

UNIVERSIDADE REGIONAL INTEGRADA DO ALTO URUGUAI E DAS MISSÕES
URI – CAMPUS DE ERECHIM
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

CHAIANE TEILA IAEGER

DIFERENCIAÇÃO MORFOLÓGICA NO CRÂNIO E MANDÍBULA DOS RATOS DE
ESPINHO *PROECHIMYS* E *TRINOMYS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE), EM RELAÇÃO
AOS FATORES FILOGENÉTICOS, AMBIENTAIS E GEOGRÁFICOS

ERECHIM, MARÇO DE 2018.

CHAIANE TEILA IAEGER

DIFERENCIAÇÃO MORFOLÓGICA NO CRÂNIO E MANDÍBULA DOS RATOS DE
ESPINHO *PROECHIMYS* E *TRINOMYS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE), EM RELAÇÃO
AOS FATORES FILOGENÉTICOS, AMBIENTAIS E GEOGRÁFICOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ecologia. Área de Concentração: Gestão e Conservação Ambiental.

Linha de Pesquisa

Ecologia e Conservação da Biodiversidade

Orientadores

Prof. Dr. Rodrigo Fornel

Prof. Dr. Renan Maestri

ERECHIM, MARÇO DE 2018

CHAIANE TEILA IAEGER

DIFERENCIAÇÃO MORFOLÓGICA NO CRÂNIO E MANDÍBULA DOS RATOS DE
ESPINHO *PROECHIMYS* E *TRINOMYS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE), EM RELAÇÃO
AOS FATORES FILOGENÉTICOS, AMBIENTAIS E GEOGRÁFICOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade
Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões como parte dos requisitos para obtenção
do Título de Mestre em Ecologia. Área de Concentração: Gestão e Conservação Ambiental.

BANCA EXAMINADORA

RODRIGO FORNEL (Orientador)

Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim

RENAN MAESTRI (Coorientador)

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

THALES RENATO OCHOTORENA DE FREITAS

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

WILLIAM CORRÊA TAVARES

Universidade Federal do Rio de Janeiro

JORGE REPPOLD MARINHO

Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Campus de Erechim

“Great things are not done by impulse, but by a series of small things brought together”.

Vincent van Gogh

Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao professor Rodrigo pela orientação durante esses dois anos. As trocas de ideias, conversas e conselhos, sem dúvida um modelo de profissional a ser seguido. Agradecer também a coorientação do Dr. Renan Maestri, principalmente suas contribuições durante o desenvolvimento da dissertação.

Aos colegas do Ecomorf: Thuany, Flávia, Michele, Rafael, Helena e Vinícius.

Aos meus amigos por sempre de uma forma ou de outra me animarem, incentivarem e sempre estarem presentes para apoiar, Luan, Jana, Lucas, Jéssica e Ângela. Também aos colegas da turma de mestrado.

Minha família. Principalmente a minha mãe Alzira, por todo o apoio e interesse durante esses anos. Ao Jean, namorado, amigo e conselheiro. Obrigado de coração por tudo, vocês incentivaram meu crescimento profissional e pessoal.

À URI – Erechim e ao programa de pós-graduação em Ecologia, aos professores, parte importante desta minha trajetória profissional.

Aos curadores das coleções visitadas pela prestatividade e por disponibilizarem um tempo para que os roedores pudessem ser fotografados: João A. Oliveira do Museu Nacional do Rio de Janeiro, a Juliana Gualda e Mario de Vivo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, a Yuri L. R. Leite e Monique Nascimento da Universidade Federal do Espírito Santo, a Claudia Guimarães Costa da PUC Minas por emprestar os espécimes de *Trinomys moojeni*. A Simone Ximenes e Dan por me hospedarem durante as visitas às coleções do Rio de Janeiro e São Paulo.

E por fim, mas não menos importante, a agência de fomento Capes pela concessão da bolsa durante esse dois anos.

Obrigada a todos!!

RESUMO

A ecomorfologia é a correlação da forma, a morfologia do organismo com a adaptação a função, ao seu comportamento e seu ambiente - a ecologia do organismo. O estudo da morfologia evolutiva, visa integrar o desenvolvimento, ecologia, e análise filogenética para responder questões sobre a evolução da complexidade do organismo. Ou seja, a relação entre a forma, a função e o ambiente. O objetivo deste trabalho foi analisar a diferença na forma e tamanho do crânio nos gêneros de roedores *Proechimys* e *Trinomys* através de aspectos macrogeográficos, macroecológicos e filogenéticos. Analisamos 236 indivíduos de *Proechimys* e 377 indivíduos de *Trinomys*. Utilizamos métodos de morfometria geométrica com a plotagem de marcos anatômicos bidimensionais. Os resultados demonstram que ocorre diferença de tamanho e forma entre as espécies do gênero *Trinomys*, estando essa diferença relacionada ao ambiente onde as espécies se encontram com pouca influência da filogenia, uma vez que obtivemos baixo sinal filogenético. As espécies de *Proechimys* apresentam diferenças de tamanho e forma em relação aos fatores geográficos, porém a diferença de forma é bastante sutil. Comparando os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*, observamos diferenças entre os dois gêneros na forma do crânio. Sendo os gêneros bem distintos. Com a modelagem de nicho potencial das espécies, observamos sobreposição de nicho nos gêneros, com o gênero *Proechimys* apresentando a maior distribuição potencial. Portanto, nossos resultados fornecem evidências de alguns aspectos da ecologia e diversificação do crânios de dois gêneros de ratos de espinho.

Palavras-chave: Morfologia. Sinal filogenético. Ambiente. Barreiras geográficas. Modelagem.

ABSTRACT

Ecomorphology is the correlation of form, the morphology of the organism with the adaptation to function, to its behavior and its environment - the ecology of the organism. The study of evolutionary morphology aims to integrate development, ecology, and phylogenetic analysis to answer questions about the evolution of complexity of the organism. That is the relation between form, function and the environment. The objective of this work was to analyze the difference in skull form and size in the *Proechimys* and *Trinomys* rodent genus through macrogeographic, macroecological and phylogenetic aspects. We analyzed 236 individuals from *Proechimys* and 377 individuals from *Trinomys*. We used geometric morphometry methods with the plot of two-dimensional anatomical landmarks. The results show that there is a difference in size and shape among the species of the genus *Trinomys*, being this difference related to the environment where the species are found with little influence of the phylogeny, since we obtained a low phylogenetic signal. The species of *Proechimys* present differences of size and shape in relation to the geographic factors, but the difference of form is quite subtle. Comparing the genera *Proechimys* and *Trinomys*, we observed differences between the two genera in the form of the skull. The genres being quite different. With the potential niche modeling of the species, we observed niche overlap in the genus, with the genus *Proechimys* showing the highest potential distribution. Therefore, our results provide evidence for some aspects of the ecology and diversification of the skulls of two genera of thorn mice.

Key-words: Morphology. Phylogenetic signal. Environment. Geographical barriers. Modeling.

ORGANIZAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

A dissertação foi organizada em uma introdução geral, seguindo-se de três artigos separados, aos quais se encontram formatados nas normas definidas por cada revista a qual pretende-se submeter os artigos. As normas encontram-se em anexo. Após os artigos, apresentamos a conclusão geral da dissertação, seguindo-se as referências da introdução geral e conclusão geral.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Total de espécies do gênero <i>Trinomys</i> analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio.....	27
Tabela 2. Variáveis ambientais utilizadas para a Procrustes ANOVA/regression for shape data, no gênero <i>Trinomys</i>	30
Tabela 3. Resultado da Procrustes ANOVA/regression for shape data para as quatro vistas do sín-crânio do gênero <i>Trinomys</i> . Tanto para o tamanho quanto a forma do crânio em relação as variáveis ambientais.....	37

CAPÍTULO 2

Tabela I. Total de espécies por grupos do gênero <i>Proechimys</i> analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio.....	53
Tabela II: Matriz de classificação das espécies de <i>Proechimys</i> em relação aos indivíduos e o porcentual que foram classificados corretamente pela LDA.....	59
Tabela III: Valores da ANOVA (<i>p</i>) para a diferença intraespecífica no tamanho do centroide nas espécies de <i>Proechimys</i> em relação as divisões geográfica, para o crânio e mandíbula, onde: D – dorsal; V – ventral; L – lateral; ML – lateral da mandíbula.....	61
Tabela IV: Matriz de classificação intraespecífica nas espécies de <i>Proechimys</i> para a divisão geográficas Norte e Sul do rio Amazonas em relação aos indivíduos e o porcentual que foram classificados corretamente pela LDA.....	64

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Total de espécies do gênero <i>Proechimys</i> e <i>Trinomys</i> analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio e para a vista lateral da mandíbula.....	80
Tabela 2: Variáveis que influenciam a distribuição das espécies de <i>Proechimys</i> segundo os modelos propostos pelo algoritmo de máxima entropia (Maxent).....	90
Tabela 3: Variáveis que influenciam a distribuição das espécies de <i>Trinomys</i> segundo os modelos propostos pelo algoritmo de máxima entropia (Maxent).....	92

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Trinomys iheringi*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula 28
- Figura 2.** Distribuição geográfica do gênero *Trinomys*, e pontos de ocorrência das espécies do gênero *Trinomys*. Fonte do mapa político e hidrológico da América do Sul e Brasil (<http://www.diva-gis.org/>) 31
- Figura 3.** Filogenia do gênero *Trinomys*, adaptado de Lazar *et al.* (2017) 32
- Figura 4.** Boxplot da diferença do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio para o gênero *Trinomys*. As letras diferentes se referem a diferença significativa do teste de Tukey..... 33
- Figura 5.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista dorsal das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2..... 34
- Figura 6.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista ventral das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2..... 35
- Figura 7.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista lateral das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2..... 35
- Figura 8.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista lateral da mandíbula das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2..... 36
- Figura 9.** Projeção da filogenia no espaço tangente da forma, na ordenação multivariada da PCA (PC 1 e PC 2), para as vistas A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula do gênero *Trinomys*. Onde: *alb* – *T. albispinus*; *dim* – *T. dimidiatus*; *eli* – *T. eliasi*; *gra* – *T. graciosus*; *ihe* – *T. iheringi*; *mir* – *T. mirapitanga*; *moo* – *T. moojeni*; *par* – *T. paratus*; *set* – *T. setosus*; *yon* – *T. yonenagae*..... 38

CAPÍTULO 2

- Figura 1.** Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Proechimys cuvieri*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula..... 54

- Figura 2:** Mapa da localização geográfica das espécies de *Proechimys*, na América do Sul, com a separação geográfica ocidental, central e oriental (adaptado de Hoorn et al., 2010), e a divisão norte e sul do Rio Amazonas. Fonte do mapa político e hidrológico da América do Sul (<http://www.diva-gis.org/>)..... 56
- Figura 3.** Boxplot da variação do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio para as espécies de *Proechimys*. As letras diferentes se referem a diferença significativa do teste de Tukey. 57
- Figura 4.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 60
- Figura 5.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* em relação as divisões geográficas nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 62
- Figura 6.** Boxplot da variação do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio dos indivíduos de *Proechimys* em relação a variação intraespecífica da região Norte e Sul do rio Amazonas. As letras diferentes sob as caixas indicam a diferença significativa para o teste de Tukey....63
- Figura 7.** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* em relação ao rio Amazonas como barreira geográfica nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 65

CAPÍTULO 3

- Figura 1.** Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Proechimys cuvieri*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula..... 81
- Figura 2:** Distribuição das espécies dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys*, em relação a quatro biomas brasileiros, Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica. Fonte dos mapas (<http://www.diva-gis.org/>), fonte da delimitação dos biomas (<http://mapas.mma.gov.br/>)..... 84

- Figura 3:** Boxplot da diferença de tamanho do centroide entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. A) dorsal; B) ventral; C) lateral; D) lateral da mandíbula..... 85
- Figura 4:** Análise de componente principal para os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista A) dorsal, B) ventral, C) lateral, e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores mínimos da PC e as linhas pontilhadas representam os valores máximos da PC, e os percentuais de explicação de cada PC é dado em parênteses..... 86
- Figura 5:** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista dorsal do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 87
- Figura 6:** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista ventral do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 88
- Figura 7:** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 88
- Figura 8:** Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses..... 89
- Figura 9:** Áreas de nicho potencial para as espécies de *Proechimys*, segundo o modelo algoritmo de máxima entropia (Maxent). Pontos amarelos representam locais de ocorrência dos indivíduos utilizados nas análises de morfometria geométrica..... 91
- Figura 10:** Áreas de nicho potencial para as espécies de *Trinomys*, segundo o modelo algoritmo de máxima entropia (Maxent). Pontos amarelos representam locais de ocorrência dos indivíduos utilizados nas análises de morfometria geométrica..... 93

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
TEMA E PROBLEMA DE PESQUISA	14
JUSTIFICATIVA E REFERENCIAL TEÓRICO	14
Evolução Morfológica	14
Quantificação da Forma dos Organismos.....	17
A Ordem Rodentia	18
OBJETIVOS	21
OBJETIVO GERAL	21
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
CAPÍTULO 1	22
CAPÍTULO 2	49
CAPÍTULO 3	75
CONCLUSÃO GERAL	105
REFERÊNCIAS	106
ANEXOS	112

INTRODUÇÃO GERAL

TEMA E PROBLEMA DE PESQUISA

A variação morfológica nos seres vivos. O que influencia na sua evolução morfológica e quais fatores explicam a diferença na forma e tamanho do crânio e mandíbula em dois gêneros de roedores com amplas extensões geográficas?

JUSTIFICATIVA E REFERENCIAL TEÓRICO

Evolução Morfológica

A palavra evolução deriva do latim *evolvere* que significa “desenvolver ou desenrolar”, porém hoje na maioria dos casos ganha o significado de mudança, usualmente aplicada para explicar as “mudanças que ocorrem em um grupo de organismos ao longo de gerações” (FUTUYMA, 2009). Evolução é uma mudança das características herdáveis ao longo do tempo (TOWNSEND *et al.*, 2010), através da origem e alteração na frequência dos genótipos de uma população ou espécie ao longo de gerações (RIDLEY, 2008; FREEMAN e HERRON, 2009; FUTUYMA, 2009). As novas gerações para persistirem dependem da capacidade da prole em sobreviver ao ambiente e reproduzir, ocorrendo assim, uma gradual e continua seleção dos genótipos mais capazes de adaptação ao ambiente, ao efeito do acaso sobre os genes alterando a sua composição na população, e assim reestruturando geneticamente as populações (MAYR, 2008).

A reestruturação genética das populações ocorre através de mutação, recombinação, fluxo gênico, deriva genética e seleção natural. A mutação é um erro na replicação do DNA, ou qualquer outra alteração espontânea ou induzida do genoma de um organismo individual (MAYR, 2008; FUTUYMA, 2009), podendo ser advinda de uma mutação pontual, deleção, inserção ou de um rearranjo cromossômico (STEARNS e HOEKSTRA, 2003). A recombinação, que resulta de meiose com permuta e de reprodução sexuada com exocruzamento (FREEMAN e HERRON, 2009), um evento no qual o DNA é intercambiado entre os membros de um par de cromossomos homólogos (RIDLEY, 2008). Mudanças na estrutura genética de uma população podem estar relacionadas ao fluxo gênico que movimenta e incorpora os genes entre populações por meio de migração e intercruzamento (RIDLEY,

2008; FUTUYMA, 2009). Ou com a deriva genética que modifica aleatoriamente as frequências gênicas de uma população, eliminando a variação genética, devido às alterações ao acaso na fecundidade, mortalidade e herança de cópias de genes através dos gametas (STEARNS e HOEKSTRA, 2003; RICKLEFS, 2012). Por fim, mas não menos importante, a reestruturação genética também ocorre através da seleção natural.

A seleção natural atua na sobrevivência e reprodução diferenciada de alelos, genótipos ou subconjuntos de genótipos, populações, ou espécies que diferem em uma ou mais características herdadas (FUTUYMA, 2009). Assim as formas bem adaptadas ao ambiente aumentam em frequência relativamente as formas menos bem adaptadas, ao longo de uma série de gerações (RIDLEY, 2008). A seleção natural age na população, alterando os padrões fenotípicos (FREEMAN e HERRON, 2009).

O fenótipo é a totalidade dos caracteres observáveis de um organismo, controlados durante o desenvolvimento pelo genótipo, ou seja, a constituição genética do indivíduo (MAYR, 2008). Podemos considerar que o fenótipo são todas as características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e também comportamentais manifestadas ao longo da vida de um organismo (FUTUYMA, 2009). Embora todos os atributos fenotípicos tenham uma base genética, eles são também influenciados pelos efeitos direcionadores do ambiente (RIDLEY, 2008; FUTUYMA, 2009; RICKLEFS, 2012). Dependendo da característica este traço pode ser influenciado de forma distinta pelo ambiente. Assim, pode-se resumir o fenótipo como um resultado das interações entre o genótipo e o ambiente em que determinado organismo se desenvolve (FUTUYMA, 2009).

A plasticidade fenotípica é a capacidade adaptativa dos organismos de desenvolver qualquer um de vários estados fenotípicos induzidos pelo ambiente em que se encontram (FUTUYMA, 2009). Essa variação dos fenótipos está associada a um único genótipo, ou seja, um mesmo genótipo em condições ambientais diferentes pode gerar diferentes fenótipos (FREEMAN e HERRON, 2009; BEAMAN *et al.*, 2016). A plasticidade fenotípica proporciona ao organismo a capacidade de aclimação que é o conjunto de respostas de fenótipos em organismos juvenis e adultos, resultando em mudança das tolerâncias fisiológicas em resposta à variação ambiental, que ocorre ao longo de um período de vários dias ou mais, sendo alterações reversíveis e que podem se repetir ao longo da vida dos organismos (RICKLEFS, 2012; BEAMAN *et al.*, 2016). Quanto mais plástico é o fenótipo, menores são as pressões seletivas adversas, o que é vantajoso ao seu portador (MAYR, 2008). A plasticidade fenotípica pode causar diversificação das espécies, uma vez que a variação fenotípica favorecida pelo

ambiente possui muitos componentes genéticos que podem responder a seleção gerando evolução adaptativa (PFENNIG *et al.*, 2010; IRSCHICK *et al.*, 2013).

As variações graduais na frequência alélica ou na média de um caractere ao longo de um gradiente geográfico em resposta as características ambientais são denominadas de clines ou clinas (DAJOZ, 2005; RIDLEY, 2008; FUTUYMA, 2009). As mudanças no ambiente biótico e abiótico refletem na variação espacial de uma determinada característica, o que evidencia o papel da seleção natural na manutenção das clinas, mais frequentemente em populações com ampla distribuição geográfica (SOTKA, 2008). Quando ocorre uma mudança brusca na frequência de um gene ou característica, ou cariótipo, essa clina é definida como escalonada (RIDLEY, 2008; SOTKA, 2008). As populações que ocupam essas regiões apresentam outros limites de tolerância aos fatores ecológicos, diferindo em uma ou mais características morfológicas ou fisiológicas de populações de outros locais, sendo definidas como raças ecológicas ou ecótipos (DAJOZ, 2005; FUTUYMA, 2009).

A especiação é em geral, induzida pela seleção natural, porém a origem de uma espécie é o resultado de uma série de longos processos (STEARNS e HOEKSTRA, 2003; BEGON *et al.*, 2007). O primeiro processo para a divergência de características genéticas e ecológicas é o isolamento reprodutivo (FREEMAN e HERRON, 2009). Sendo assim a especiação pode ocorrer de forma alopátrica, parapátrica, peripátrica ou simpátrica (RIDLEY, 2008). A especiação alopátrica ocorre em populações isoladas geograficamente cessando o fluxo gênico, onde a seleção natural (adaptação ao habitat local) ou a deriva genética podem levar ao acúmulo de diferenças genéticas entre estes dois grupos, resultando em duas espécies reforçando assim o isolamento reprodutivo acarretando em diversas consequências genéticas (STEARNS e HOEKSTRA, 2003; BEGON *et al.*, 2007). A especiação parapátrica ocorre em populações contíguas, com a evolução de uma clina escalonada, zonas híbridas também denominadas zonas de tensão, onde as duas espécies irmãs realizam contato secundário e ocorre a ação da seleção sobre os híbridos (RIDLEY, 2008). A especiação peripátrica ocorre quando alguns poucos indivíduos que se encontram isolados na periferia da distribuição de uma espécie, acabam se isolando reprodutivamente (MARKO, 2008). Na especiação simpátrica uma espécie bifurca-se sem que haja qualquer isolamento das populações, geralmente associada com a especialização das espécies a um nicho específico ou a rearranjos cromossômicos que promovam o isolamento reprodutivo (BOLNICK e FITZPATRICK, 2007; RIDLEY, 2008). Como resultado da especiação temos a alta diversidade biológica, com espécies que apresentam diferenças

morfológica e fisiológicas ocupando um mesmo local, devido a heterogeneidade do habitat (FUTUYMA, 2009; RICKLEFS, 2012).

A relação entre a forma, a função e o ambiente é possibilitada através da evolução das populações e das respostas dos indivíduos que capacitam uma espécie a se adaptar as condições de seu ambiente (RICKLEFS, 2012). Desta forma o estudo da morfologia evolutiva visa integrar o desenvolvimento, ecologia, biomecânica e análise filogenética para responder questões sobre a evolução da complexidade do organismo (FUTUYMA, 2009). A ecomorfologia é a correlação da forma (a morfologia) do organismo com a adaptação a função, ao seu comportamento e seu ambiente (a ecologia) (POUGH *et al.*, 2008; FUTUYMA, 2009). Ou seja, o estudo da morfologia funcional dos organismos no que se refere as suas aptidões e adaptações a seus habitats particulares (PLUMMER *et al.*, 2008; CURRAN, 2012).

Por possuir partes com origem filogenética e ontogenética diferentes (ANKEL-SIMONS, 2007), o crânio constitui um material útil para estudos morfológicos (MARROIG e CHEVERUD, 2001). O crescimento precoce (alterações na regulação genética dos fatores de crescimento) é um dos principais determinantes das diferenças de tamanho que indiretamente alteram a forma do crânio (BRENO *et al.*, 2011; CARDINI e POLLY, 2013), é outro determinante à organização espacial e estrutural às diferentes adaptações evolutivas (ANKEL-SIMONS, 2007; LINDE-MEDINA *et al.*, 2016). Nos mamíferos o crescimento e desenvolvimento do crânio são processos complexos que envolvem diferenciação celular, interação de tecidos, influência hormonal, desenvolvimento das meninges e modos de ossificação (CHEVERUD, 1995; LEE *et al.*, 2015).

Quantificação da Forma dos Organismos

A descrição de características morfológicas é historicamente utilizada para a classificação taxonômica das espécies e para a quantificação da diversidade biológica (ADAMS *et al.*, 2004). A diversidade biológica pode refletir trajetórias de desenvolvimento divergentes devido a diversas condições ambientais, dessa forma populações geneticamente homogêneas podem apresentar diferenças morfológicas, sendo a morfometria uma importante ferramenta para a quantificação da variação da forma (BRENO *et al.*, 2011).

A morfometria concerne em métodos de descrição quantitativa e análises estatísticas da variação da forma dentro e entre amostras de organismo, descrevendo padrões de variação da forma em relação ao crescimento e evolução (ROHLF e MARCUS, 1993; ADAMS *et al.* 2004).

Desta forma a morfometria baseada em medidas lineares (morfometria tradicional) aplica análises multivariadas e univariadas para medir a variação nos organismos, essas medidas incluem distância linear, raios/proporções e ângulos (ROHLF e MARCUS, 1993; ADAMS *et al.*, 2013).

Por outro lado, a morfometria geométrica se baseia em coordenadas de marcos anatômicos que capturam maior quantidade de informação (ROHLF e MARCUS, 1993). Sendo utilizada na quantificação dos padrões gerados pela morfogênese, com dados relativos à relação espacial (bi 2D ou tridimensional 3D) entre os pontos de referência não limitados pelas direções das variáveis tradicionais (ROHLF e MARCUS, 1993; MONTEIRO *et al.*, 2005). Esses recursos acoplados com a remoção de efeitos não ligados à forma como tamanho, posição e orientação, tornam a morfometria geométrica mais competente na interpretação biológica dos resultados (ROHLF, 2003; ADAMS *et al.*, 2004).

A morfometria geométrica difere de outras aplicações em estatística multivariada na medida que os padrões da variação da forma após serem quantificados e comparados geram representações gráficas (ADAMS *et al.*, 2013). Assim possibilitando a visualização das alterações da forma facilitando as interpretações biológicas dessas tendências estatísticas (CARDINI e ELTON, 2007; KLINGENBERG, 2010; ADAMS *et al.*, 2013). Desta forma, abordagens em morfometria geométrica podem identificar diferenças na forma e ajudar a explorar as causas da variação intra e interespecífica (LAWING e POLLY, 2009).

Um grupo de mamíferos que apresenta uma grande diversificação de espécies, com ampla distribuição pelo globo, com grande representação de espécimes tombados em coleções e que poderia ser utilizado para testar hipóteses a respeito da variação ecomorfológica são os roedores (GALEWSKI *et al.*, 2005; WOLFF e SHERMAN, 2007).

A Ordem Rodentia

Aproximadamente 42% das espécies existentes de mamíferos pertencem à ordem Rodentia, a qual contém 34 famílias e 2277 espécies de roedores (HONEYCUTT, 2009) mais recente, das quais 89% estão classificadas em 5 famílias: Muridae, Sciuridae, Echimyidae, Heteromyidae e Dipodidae (HONEYCUTT *et al.*, 2007). No Brasil ocorrem 9 famílias de roedores, distribuídos em 74 gêneros e 234 espécies (PAGLIA *et al.*, 2012). Atualmente a origem dos roedores é atribuída à região da Ásia durante o período do Cretáceo superior entre 92,9 a 91,8 milhões de anos (Ma) (MARIVAUX *et al.*, 2002; BENNINDA-EMMONS, 2007;

HONEYCUTT, 2009), com sua diversificação iniciando no fim do Cretáceo superior de 88 a 66 Ma e no fim do Paleoceno e início do Eoceno entre 60 a 55 Ma (HONEYCUTT, 2009). A maioria das famílias existentes atualmente emergiram entre 25 e 15 Ma (KAY e HOEKSTRA, 2008; HONEYCUTT, 2009).

Os roedores passaram por vários eventos de radiações adaptativas (VUCETICH *et al.*, 1999; STEPPAN *et al.*, 2004; HONEYCUTT, 2009). Esse sucesso de diversificação pode ser atribuído a uma vasta gama de morfologias desenvolvidas, principalmente ao desenho único de roer, resultado das modificações que ocorreram na mandíbula e no crânio para melhor configuração dos músculos, e especialização dos incisivos como respostas adaptativas aos vários nichos que os roedores colonizaram (WAHLERT, 1974; FABRE *et al.*, 2013). Baseada principalmente na morfologia da mandíbula, os roedores são divididos em: duas subordens Sciurognathi e Hystricognathi (TULLBERG, 1899; KAY e HOEKSTRA, 2008), três subordens: Sciuromorpha, Myomorpha e Hystricomorpha (SIMPSON, 1945) ou em quatro subordens: Hystricomorpha, Myomorpha, Sciuromorpha e Castorimorpha (PATTON, 2015).

Os roedores Hystricognathi foram os primeiros que colonizaram a América do Sul entre 43 e 63 milhões de anos atrás (HUCHON e DOUZERV, 2001; ANTOINE *et al.*, 2012), porém os padrões de migração e distribuição dos Hystricognathi na América do Sul ainda são discutíveis. Os roedores Hystricognathi compreendem formas asiáticas, africanas e sul americanas (MARIVAUX *et al.*, 2004). De 17 famílias de Hystricognathi, 12 são endêmicas continentais, Erethizontidae é Pan-americana, Hystricidae é paleotropical e três famílias são Africanas, Bathyergidae, Petromuridae e Thyronomyidae (PATTERSON e VELAZCO, 2008).

A família neotropical Echimyidae é uma das mais representativas famílias pertencentes a infraordem Hystricognathi. Possui cerca de 22 gêneros e aproximadamente 95 espécies (WOODS e KILPATRICK, 2005; EMMONS *et al.*, 2015), das quais 17 gêneros e 65 espécies ocorrem no Brasil (PAGLIA *et al.*, 2012). Incluindo as espécies conhecidas como os ratos-de-espinho que apresentam a pelagem espinhosa devido à presença de pelos-guarda aristiformes (OLIVEIRA e BONVICINO, 2006).

A família Echimyidae é a mais diversa morfologicamente e ecologicamente (LARA *et al.*, 2002; EMMONS *et al.*, 2015), estando tradicionalmente dividida em três subfamílias: Eumysopinae (onde se encontram os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*), Dactylomyinae e Echimyinae (WOODS e KILPATRICK, 2005; EMMONS *et al.*, 2015). Estudos moleculares incluem Myocastorinae como a quarta subfamília pertencente à família Echimyidae (GALEWSKI *et al.*, 2005; FABRE *et al.*, 2013; VERZI *et al.*, 2014). A diversificação dos

Echimyidae é evidenciada através das assembleias ecológicas: fossorial, semi-fossorial, terrestre, escansorial, semi-aquática e arbórea (GALEWSKI *et al.*, 2005; FABRE *et al.*, 2013).

A alta diversificação de espécies foi possibilitada pelo isolamento biogeográfico do continente sul-americano durante a maior parte do Cenozoico (VUCETICH *et al.*, 1999). Com a ausência de concorrentes, a família Echimyidae ocupou um impressionante conjunto de nichos ecológicos (MARES E OJEDA, 1982; GALEWSKI *et al.*, 2005). Com as radiações de Echimyidae sul-americanas ocorrendo a aproximadamente 26 Ma (VERZI *et al.*, 2014), ou seja, antes da chegada pelo grande intercambio biótico americano que seguiu a formação do istmo do Panamá no Plioceno entre 2 a 3 Ma, de miomorfos (ratos e camundongos) e sciurómorfos (esquilos) (UPHAM e PATTERSON, 2012; LEITE *et al.*, 2014; LEIGH *et al.*, 2014). A rápida radiação dos Echimyidae ocorreu através da: i) divergência de ocupação dos habitats; ii) diferenciação morfológica; e iii) especiação para os hábitos arborícolas (FABRE *et al.*, 2013).

Contudo as espécies terrestres da família Echimyidae apesar de sua versatilidade ecológica, se caracterizam por baixa divergência morfológica do crânio, retendo muitos caracteres plesiomórficos dos dentes e crânio, junto com algumas estruturas externas (FABRE *et al.*, 2013). Ou seja, as espécies atuais de Echimyidae compartilham excepcionais caracteres morfológicos ancestrais (LARA *et al.*, 2002). Sendo a subfamília Eumysopinae um dos conjuntos de espécies (terrestres, semi-fossorial e arbórea) que retiveram algumas características consideradas primitivas (VERZI *et al.*, 1995; FABRE *et al.*, 2013). Dentro da subfamília Eumysopinae encontram-se os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*.

Os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* compartilham muitas características crânio-dentais (plural) e morfológicas (PESSÔA *et al.*, 2015). Por compartilharem estas características eram considerados um único gênero, até que em 1921 Thomas dividiu o gênero *Proechimys* em dois subgêneros, *Proechimys sensu stricto* e *Trinomys*. Porém, a combinação de dados biogeográficos, e filogenéticos (LARA *et al.*, 1996; GALEWSKI *et al.*, 2005; FABRE *et al.*, 2013), separou os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Estes não estando filogeneticamente relacionados e representam as linhagens evolutivas mais distantes entre os Echimyidae, sendo os dois gêneros tão divergentes que devem, portanto ser considerados como gêneros distintos (GALEWSKI *et al.*, 2005).

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

Compreender a diferença na forma e tamanho do crânio nos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* através de aspectos macrogeográficos, macroecológicos e filogenéticos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1 - Quantificar e descrever a diferença morfológica no crânio e mandíbula do gênero *Trinomys* em relação:

- i) Aos fatores ambientais; testando se os caracteres cranianos são correlacionados com as variáveis ambientais.
- ii) Ao sinal filogenético; verificando se a diferença na forma e tamanho do crânio é restringida pela filogenia no gênero *Trinomys*;

2 - Quantificar e descrever a diferença morfológica no crânio e mandíbula do gênero *Proechimys* em relação:

- iii) A distribuição geográfica; testando se a distribuição afeta a forma e tamanho do crânio das espécies do gênero *Proechimys*;

3 - Através da morfologia do sincrânio em conjunto com a modelagem de nicho descrever as diferenças que ocorrem entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*.

Capítulo 1

Iaeger, C.T.; Maestri, R., Fornel, R.

Ambiente e Filogenia influenciam na diversificação do crânio e mandíbula dos ratos de espinho do gênero *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae)?

Artigo formatado segundo as normas do periódico *Zoological Journal of the Linnean Society*.

Ambiente e Filogenia influenciam na diversificação do crânio e mandíbula dos ratos de espinho do gênero *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae)?

CHAIANE TEILA IAEGER ¹, RENAN MAESTRI ², RODRIGO FORNEL ¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI Campus Erechim, Av. Sete de Setembro 1621, CEP 99709-910, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal - Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Av. Bento Goncalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

Skull shape variation in *Trinomys*

Resumo: A história filogenética e os fatores ecológicos influenciam na diversidade morfológica entre as espécies. O objetivo deste trabalho foi compreender a diversificação morfológica entre as espécies de *Trinomys*, relacionando a variação morfológica com o ambiente e testando o sinal filogenético. Isto para verificar as hipóteses de que ocorre diversificação morfológica entre as espécies de *Trinomys* em estruturas funcionais do sincrânio, estando esta diversificação relacionada com o ambiente, esperando um baixo sinal filogenético. Foram examinados 377 crânios e mandíbulas de 10 espécies do gênero *Trinomys*. Utilizamos métodos de morfometria geométrica com a plotagem de marcos anatômicos bidimensionais. A influência do ambiente foi testada através de regressão entre a forma, tamanho e variáveis ambientais. O sinal filogenético foi testado através da estatística K. Constatamos diferença de tamanho e forma no sincrânio do gênero *Trinomys*. Esta diferença estando relacionada ao ambiente em que as espécies ocorrem. Encontramos baixo sinal filogenético no sincrânio de *Trinomys*, com valores de $K < 1$. Portanto, a diferenciação do sincrânio no gênero *Trinomys* está associada ao ambiente onde as espécies ocorrem, com poucas restrições impostas pela filogenia.

Palavras-chave: Morfologia. Morfometria. Diversidade. Sinal filogenético. Fatores ecológicos. Roedores. Habitat.

INTRODUÇÃO

A diversificação morfológica é, em geral, o resultado de forças evolutivas como a seleção natural agindo sobre as populações no decorrer de gerações. Em nível interespecífico a história filogenética e os fatores ecológicos influenciam na diversidade morfológica entre espécies (Polly, 2001; Viguier 2002; Renaud, Chevret & Michaux, 2007). Usualmente, espera-se que as espécies mais próximas filogeneticamente sejam mais similares morfológicamente sob baixa pressão de seleção, mas que possam ser distintas morfológicamente, mesmo que aparentadas, quando estiverem sofrendo pressões de seleção distintas (Wainwright, 2007).

Para compreender como ocorre a evolução morfológica, em termos de desenvolvimento ou adaptações, adequações entre a forma e os genes devem ser consideradas e uma forma de obter essas medidas é comparando a força do sinal filogenético nas estruturas morfológicas (Cardini & Elton, 2008). O sinal filogenético é definido como a tendência de espécies evolutivamente relacionadas possuírem características que as tornam semelhantes (Blomberg & Garland 2002; Blomberg, Garland & Ives, 2003). Desta forma, o crânio por sua alta complexidade é útil em recuperar a filogenia (Caumull & Polly 2005), como também é observado um forte efeito do ambiente na morfologia do crânio e da mandíbula dos roedores (Samuels, 2009).

O gênero *Trinomys* é um dos grupos de roedores Hystricognathi, com grande diversidade de espécies (Lara & Patton, 2000; Pessôa *et al.*, 2015). Sua diversificação iniciou durante o Mioceno na Mata Atlântica (Leite & Patton 2002; Galewski *et al.*, 2005; Upham & Patterson, 2012). As espécies do gênero apresentam uma variação cromossômica de $2n = 54$ até $2n = 65$ (Pessôa *et al.*, 2015), possuindo muitas espécies relacionadas em nível subespecífico (Souza, Corrêa & Pessôa, 2006), desta forma ocorrendo divergências quanto a quantidade de espécies que pertencem ao gênero. Porém, segundo Pessôa *et al.*, (2015), somente 10 espécies podem ser reconhecidas com segurança: *Trinomys albispinus* (I. Geoffroy St.- Hilaire, 1838), *T. dimidiatus* (Günther, 1876), *T. eliasi* (Pessôa & Reis, 1993), *T. gratiosus* (Moojen, 1948), *T. iheringi* (Thomas, 1911), *T. mirapitanga* (Lara, Patton, & Hingst- Zaher, 2002), *T. moojeni* (Pessôa, Oliveira, & Reis, 1992), *T. paratus* (Moojen, 1948), *T. setosus* (Desmarest, 1817) e *T. yonenagae* (Rocha, 1995). Das quais três se encontram em perigo na lista vermelha da IUCN, *T. eliasi*, *T. moojeni* e *T. yonenagae* (IUCN, 2017).

As espécies deste gênero são terrestres, e vivem em áreas florestadas da Mata Atlântica, ao leste do Brasil, em florestas perenes e semidecíduas, e algumas espécies são também

encontradas em vegetação xerófila de dunas e em áreas de transição com o Cerrado e com a Caatinga (Lara & Patton, 2000; Lara *et al.*, 2002; Oliveira & Bonvicino, 2006). Ocorrem em planícies até altitudes de 1300m, sendo um gênero vulnerável a ambientes degradados, principalmente a distúrbios causados por humanos (Attias *et al.*, 2009).

Este estudo buscou investigar a diversificação morfológica no crânio e mandíbula dos roedores do gênero *Trinomys*. Foram abordadas as seguintes questões: (i) quais estruturas do crânio e mandíbula apresentam diferenciação morfológica entre as espécies no gênero *Trinomys*? (ii) o ambiente influencia na diferenciação morfológica das espécies do gênero *Trinomys*? (iii) crânio e mandíbula apresentam sinal filogenético para a forma e o tamanho?

Desta forma testamos as seguintes hipóteses: (i) há diferença morfológica entre as espécies, principalmente em relação a estruturas funcionais do sincrânio, devido a adaptação e utilização dos recursos disponíveis nos diferentes habitats de forma diferente (Barros *et al.*, 1998; Samuels, 2009); (ii) fatores ambientais têm associação com a diversificação morfológica nos roedores Echimyidae, aparentando ter uma complexa relação entre morfologia e fatores ambientais (Perez *et al.*, 2009; Fabre *et al.*, 2013); e (iii) esperamos encontrar um baixo sinal filogenético para a forma e tamanho do crânio e mandíbula se os fatores ambientais geraram convergências ecológicas entre espécies distantemente aparentadas (Nicola *et al.*, 2003; Monteiro & Reis, 2005).

MATERIAIS E MÉTODOS

AMOSTRA

Foram examinados indivíduos do gênero *Trinomys* provenientes de quatro coleções científicas do Brasil, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-M), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Os indivíduos foram fotografados na vista dorsal, ventral e lateral esquerda do crânio, assim como na vista lateral esquerda da mandíbula, através de uma câmera digital FUJIFILM FINEPIX S regulada no modo padrão, sem *flash*, função macro, com resolução de 7 megapixels (3072 × 2304) a uma distância focal padrão de 13 cm. A padronização da distância foi garantida pela utilização de um suporte portátil para a câmera sobre o qual foram apoiados os indivíduos fotografados. O tamanho amostral total foi de 377 indivíduos, mas este número variou conforme a vista já que alguns indivíduos apresentavam estruturas danificadas (Tabela 1). Somente

indivíduos adultos (dentição permanente erupcionada) foram utilizados para as análises. A lista completa dos espécimes estudados se encontra no Apêndice I.

Tabela 1. Total de espécies do gênero *Trinomys* analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio.

Espécies	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
<i>Trinomys albispinus</i>	60	55	52	55
<i>Trinomys dimidiatus</i>	32	31	28	28
<i>Trinomys eliasi</i>	5	5	5	4
<i>Trinomys gratiosus</i>	50	48	46	40
<i>Trinomys iheringi</i>	85	84	79	69
<i>Trinomys mirapitanga</i>	2	2	2	2
<i>Trinomys moojeni</i>	2	2	2	2
<i>Trinomys paratus</i>	67	67	67	65
<i>Trinomys setosus</i>	28	31	27	26
<i>Trinomys yonenagae</i>	35	34	33	30
Total	366	359	341	321

A ordenação e organização da lista de fotos digitais foi realizada utilizando o programa TPSUtil versão 1.64 (Rohlf, 2013). A digitalização dos marcos anatômicos que melhor representam a morfologia do crânio e da mandíbula, foi realizada com o programa TPSDig2, versão 2.22 (Rohlf, 2015). Foram digitalizados 23 marcos anatômicos na vista dorsal, 34 marcos anatômicos na vista ventral, 20 marcos anatômicos na vista lateral do crânio e 13 marcos anatômicos na lateral da mandíbula (Fig. 1; descrição conforme Apêndice II). Os marcos anatômicos foram similares aos propostos por Nicola *et al.*, (2003) e Monteiro & Reis (2005).

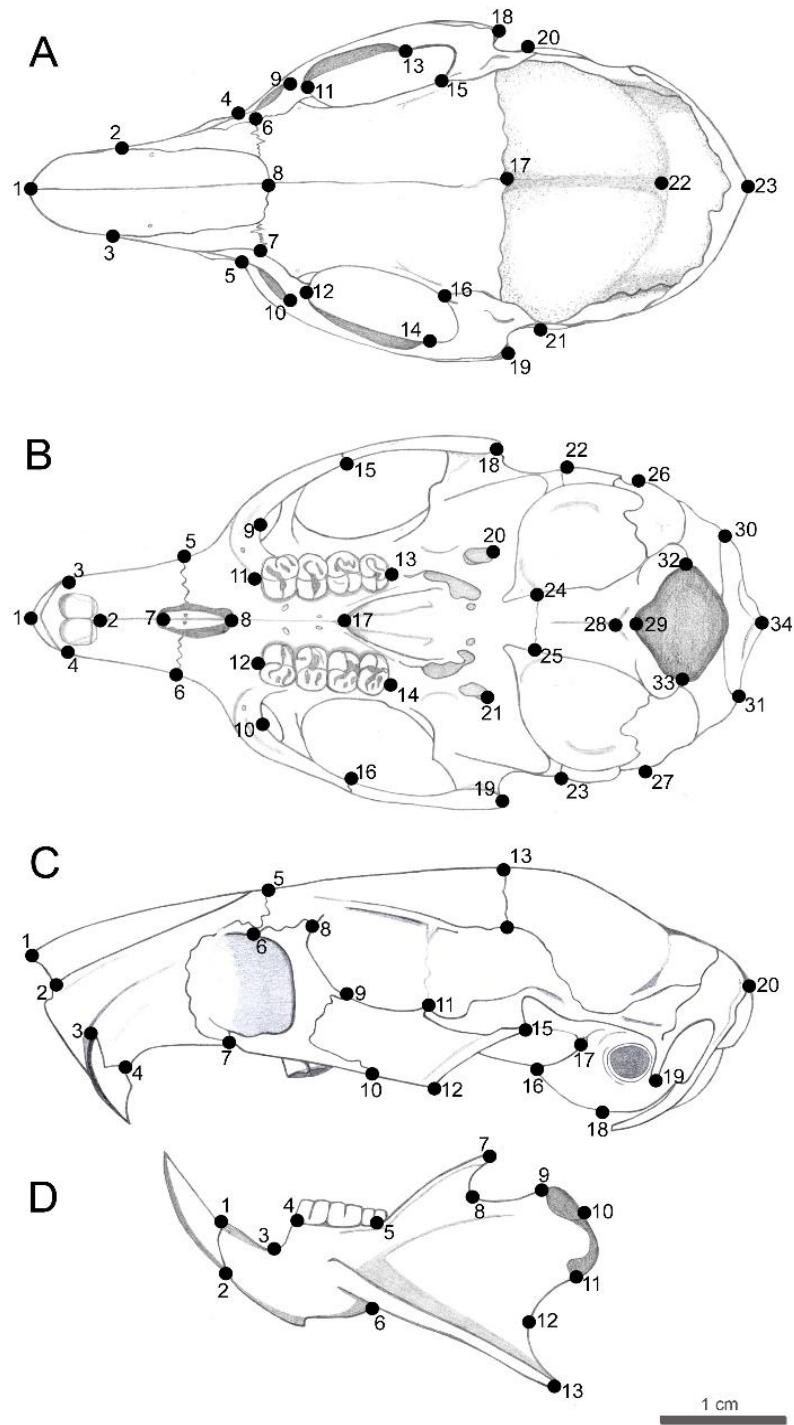


Figura 1. Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Trinomys iheringi*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula.

ANÁLISE DE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

A diferenciação no tamanho do crânio e mandíbula foi calculada a partir do tamanho do centroide que é a raiz quadrada da soma das distâncias ao quadrado entre cada marco anatômico

e o centroide da forma (Bookstein, 1991). O tamanho do centroide foi log transformado. Para testar a diferença de tamanho entre as espécies foi realizada uma ANOVA. Foi realizado o teste de Tukey em caso de $p < 0.05$, para identificar entre quais espécies ocorre diferença significativa.

As coordenadas dos marcos anatômicos foram sobrepostas com o método de sobreposição generalizada de Procrustes (GPA – *Generalized Procrustes Analysis*) (Dryden & Mardia, 1998; 2016). O método GPA remove diferenças não relacionadas à forma como escala, posição e orientação, com as coordenadas dos marcos anatômicos resultando em uma matriz de variáveis de forma ou resíduos de Procrustes (Rohlf & Slice 1990; Dryden & Mardia, 1998; Adams, Rohlf & Slice, 2004). Foi testada a associação entre tamanho e forma, ou seja, se há influência da alometria no conjunto de dados através de uma análise de regressão múltipla. A partir disso, os dados corrigidos para alometria (resíduos da regressão entre forma e tamanho) foram utilizados para as demais análises de forma.

Para avaliação da forma foi usada como análise exploratória a Análise de Componentes Principais (PCA- *Principal Component Analysis*). Para testar a diferença da forma entre as espécies foi realizada uma MANOVA (*Multivariate Analysis of Variance*). Foi usada uma função discriminante, a Análise de Variáveis Canônicas (CVA - *Canonical Variate Analysis*) para geração dos gráficos discriminantes. As visualizações das diferenças de forma foram feitas através de projeções das configurações de marcos anatômicos ao longo dos diferentes eixos da CVA.

DIMORFISMO SEXUAL

Testamos se ocorre dimorfismo sexual na forma e tamanho do crânio e mandíbula para cada espécie. Para testar a diferença de tamanho entre machos e fêmeas foi utilizado o teste t de Student. Para a forma utilizamos a MANOVA. Como não foi evidenciado a presença de dimorfismo ($p > 0.05$) ambos os sexos foram analisados juntos.

MORFOLOGIA E AMBIENTE

Foram utilizadas 19 camadas bioclimáticas do WorldClim version 1.4 (www.worldclim.org), e uma de elevação (www.fao.org) com resolução de 30 arc-seconds. Além dessas, também foi usada uma camada de cobertura do solo (due.esrin.esa.int), com resolução de 300 metros (Tabela 2). As camadas foram recortadas para os estados de ocorrência das espécies através do programa Quantum Gis (QGis) versão 2.18.13.

Tabela 2. Variáveis ambientais utilizadas para a Procrustes ANOVA/regression for shape data, no gênero *Trinomys*.

Variáveis	Descrição
Bio1	Annual Mean Temperature
Bio2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
Bio3	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)
Bio4	Temperature Seasonality (standard deviation *100)
Bio5	Max Temperature of Warmest Month
Bio6	Min Temperature of Coldest Month
Bio7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
Bio8	Mean Temperature of Wettest Quarter
Bio9	Mean Temperature of Driest Quarter
Bio10	Mean Temperature of Warmest Quarter
Bio11	Mean Temperature of Coldest Quarter
Bio12	Annual Precipitation
Bio13	Precipitation of Wettest Month
Bio14	Precipitation of Driest Month
Bio15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
Bio16	Precipitation of Wettest Quarter
Bio17	Precipitation of Driest Quarter
Bio18	Precipitation of Warmest Quarter
Bio19	Precipitation of Coldest Quarter
Elevation	Median elevation (meters)
Cover Land	Global Land Cover Map

Foram extraídos os valores de cada camada para os pontos específicos (localização geográfica) de ocorrência das espécies (Fig. 2). Sendo então testado a relação entre a forma, tamanho e as variáveis ambientais, dos indivíduos em cada ponto de ocorrência através de uma Procrustes ANOVA/regression for shape data disponível no pacote geomorph. Foi realizada a PLS (*Partial Least Squares*), para analisar a associação entre a forma e as variáveis ambientais.

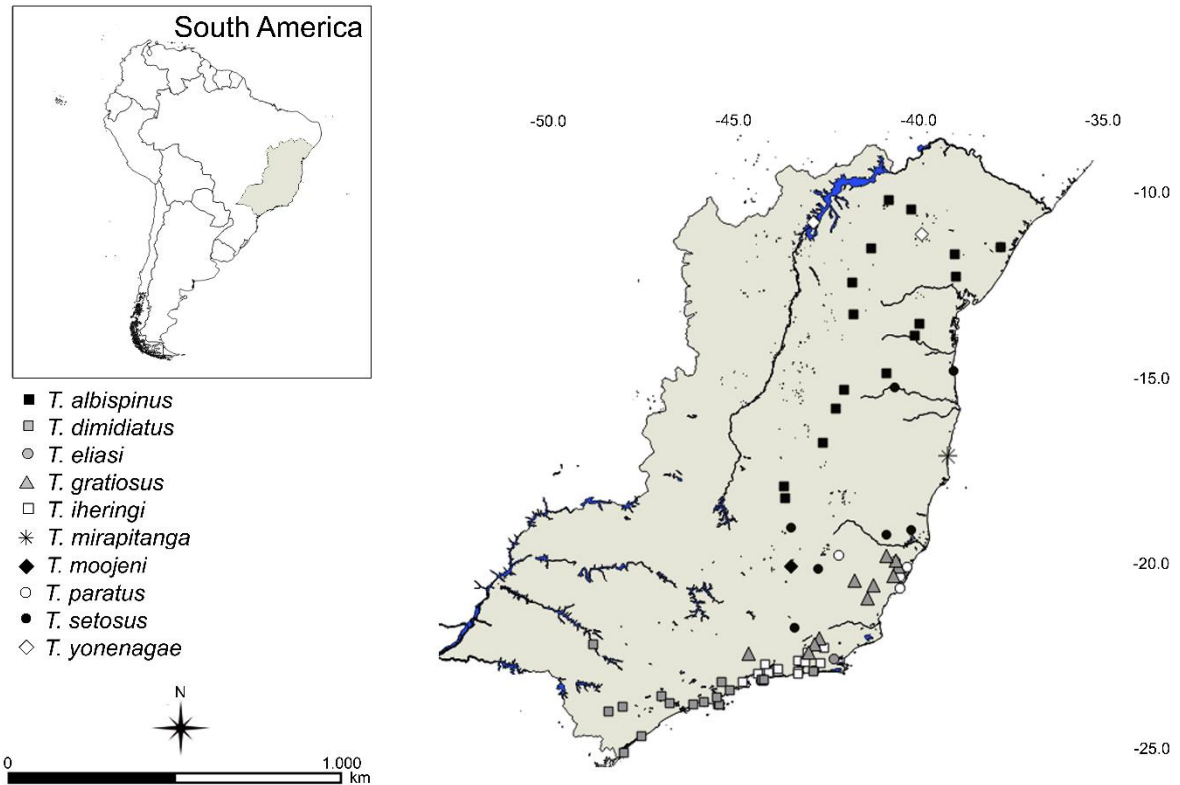


Figura 2. Distribuição geográfica do gênero *Trinomys*, e pontos de ocorrência das espécies do gênero *Trinomys*. Fonte do mapa político e hidrológico da América do Sul e Brasil (<http://www.diva-gis.org/>).

MORFOLOGIA E FILOGENIA

Comparamos a variação da morfologia do crânio e mandíbula com uma filogenia para os gêneros *Trinomys*. A hipótese filogenética utilizada foi a proposta por Lazar *et al.*, (2017), onde o gênero *Trinomys* é dividido em dois clados (Fig 3). Para testar a existência de sinal filogenético na forma e tamanho do crânio e mandíbula (nas suas diferentes vistas), foi utilizada a estatística K (Blomberg *et al.*, 2003) e o K generalizado (Adams, 2014). A estatística K mede desvios do modelo de movimento Browniano de evolução quando $K = 1$. Quando $K < 1$ indica menor sinal filogenético do que o esperado do modelo Browniano e quando $K > 1$ indica maior sinal filogenético do que o esperado (Blomberg *et al.*, 2003). O valor de P foi obtido por permutação com 10.000 interações. Para visualizar a história filogenética da variação da forma do crânio e mandíbula a filogenia foi projetada dentro do espaço tangente de forma, na ordenação multivariada da PCA.

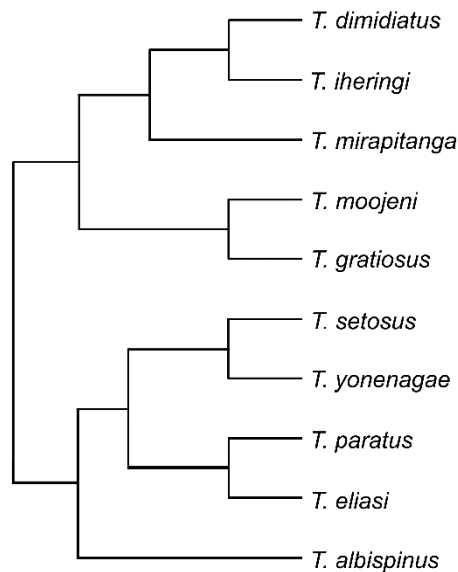


Figura 3. Filogenia do gênero *Trinomys*, adaptado de Lazar *et al.* (2017).

Para todas as análises estatísticas e para a geração de gráficos utilizamos à linguagem “R” na versão 3.4.3 (R Development Core Team, 2017), e as bibliotecas ape (Paradis, Claude & Strimmer, 2004), corrplot (Wei & Simko, 2017), geomorph. (Adams *et al.*, 2017), maptools (Bivand & Lewin-Koh, 2017), MASS (Venables & Ripley, 2002), Morpho (Schlager, 2017), phytools (Revell, 2012), raster (Hijmans, 2017), rgdal (Bivand, Keitt & Rowlingson, 2017), RStoolbox (Leutner & Horning, 2017), Rvcg (Schlager, 2017), stats (R Core Team, 2017) e vegan (Oksanen *et al.*, 2017).

RESULTADOS

Ocorreu diferença significativa de tamanho entre as espécies para as quatro vistas (dorsal: $F_{(9;356)} = 44,5$; $p < 0,001$; ventral: $F_{(9;349)} = 40,8$; $p < 0,001$; lateral: $F_{(9;331)} = 41,19$; $p < 0,001$; e mandíbula $F_{(9;311)} = 35,39$; $p < 0,001$). A espécie *T. paratus*, com o menor tamanho de centroide, diferiu em relação a todas as outras espécies (Fig. 4), sendo os resultados muito similares nas quatro vistas do sínclânio, sendo apresentado os resultados somente da vista dorsal.

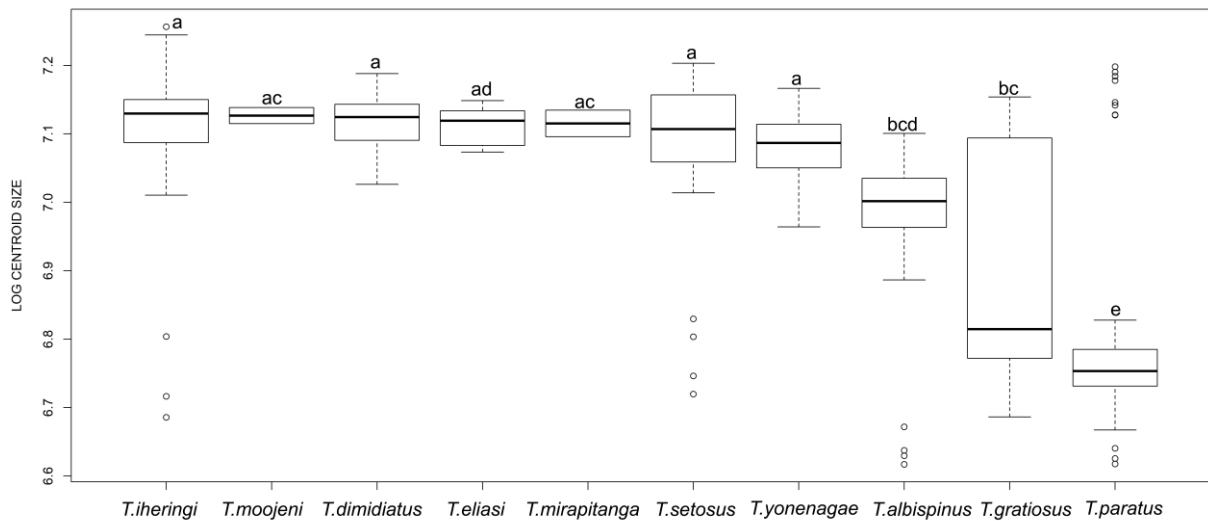


Figura 4. Boxplot da diferença do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio para o gênero *Trinomys*. As letras diferentes se referem a diferença significativa do teste de Tukey.

Quanto à forma do crânio, através da análise de componentes principais (PCA), não foi possível observar estruturação entre as espécies. Para a análise de variáveis canônicas (CVA) foram excluídas as espécies com $n < 5$ (*T. mirapitanga* e *T. moojeni* de todas as vistas do sínscranio e *T. eliasi* somente na lateral da mandíbula). O resultado da análise mostram uma clara separação das espécies *T. albispinus* e *T. yonenagae* do restante das espécies as quais mostraram sobreposição dos scores para as quatro vistas. Foi encontrada diferença significativa na forma para a vista dorsal (λ de Wilks = 0,0034; $F_{(7;354)} = 20,333$; $p < 0,001$), ventral (λ de Wilks = 0,0005; $F_{(7;347)} = 19,25$; $p < 0,001$), lateral (λ de Wilks = 0,0004; $F_{(7;329)} = 16,317$; $p < 0,001$), e mandíbula (λ de Wilks = 0,0057; $F_{(6;306)} = 17,994$; $p < 0,001$). A espécie *T. eliasi* não apresentou diferença com as espécies *T. paratus* na vista dorsal, ventral e lateral e com *T. setosus* na vista dorsal e ventral. Além disso, na lateral do crânio a espécie *T. eliasi* não apresentou diferença com a espécies *T. iheringi*. Em relação a lateral da mandíbula ocorre diferença entre as sete espécies de *Trinomys*.

Na vista dorsal podemos observar uma separação das espécies *T. yonenagae* e *T. albispinus* das outras espécies (Fig. 5). Com a espécie *T. yonenagae* principalmente associada a primeira CV (66,1% de explicação) apresentando um rostro mais robusto e *T. albispinus* associada a segunda CV (17,6% de explicação) com rostro mais afilado. Na vista ventral também podemos observar a separação das espécies, *T. yonenagae* e *T. albispinus* (Fig. 6). Onde a espécie *T. yonenagae* está associada a primeira CV (50,1% de explicação) apresentando o rostro afilado e bulas auditivas proeminentes. Já *T. albispinus* está associada a segunda CV (20,4% de explicação), apresentando um processo jugal robusto e rostro curto e afilado. Em

relação à vista lateral do crânio novamente separa as espécies *T. yonenagae* e *T. albispinus* (Fig. 7). Com *T. yonenagae* associada a primeira CV (50% de explicação), com um rostro alongado e bulas auditivas proeminentes. Já *T. albispinus* associada a segunda CV (33.3% de explicação), com crânio robusto e rosto curto. Para a lateral da mandíbula também são separadas as espécies *T. yonenagae* e *T. albispinus* (Fig. 8). Onde *T. yonenagae* e *T. albispinus* estão principalmente associadas a primeira CV (50,9 % de explicação), apresentando mandíbula alongada, processo coronóide menos saliente e processo angular alongado e projetado para trás.

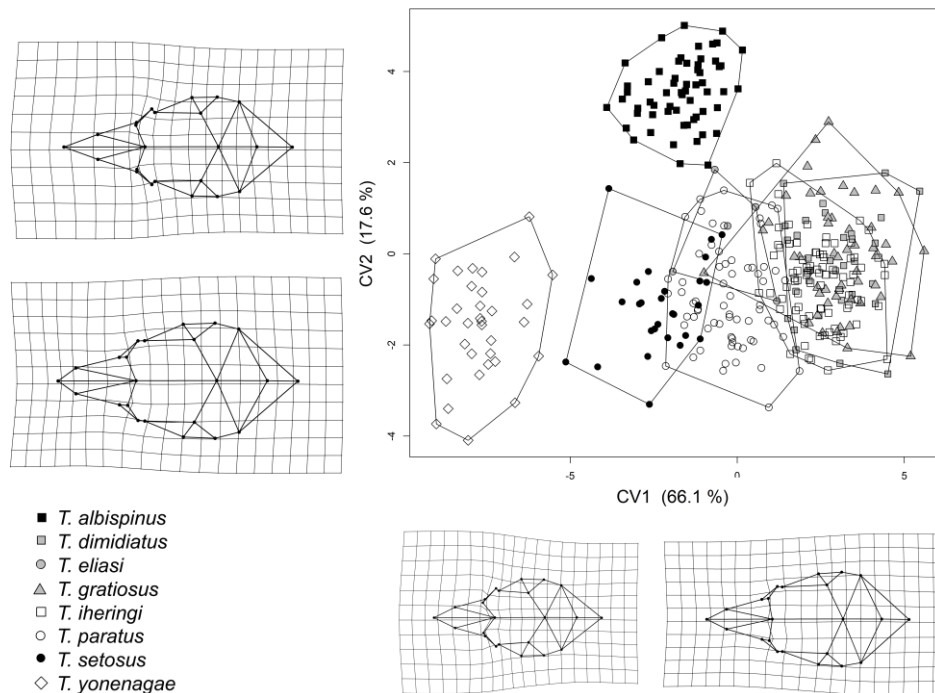


Figura 5. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista dorsal das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2.

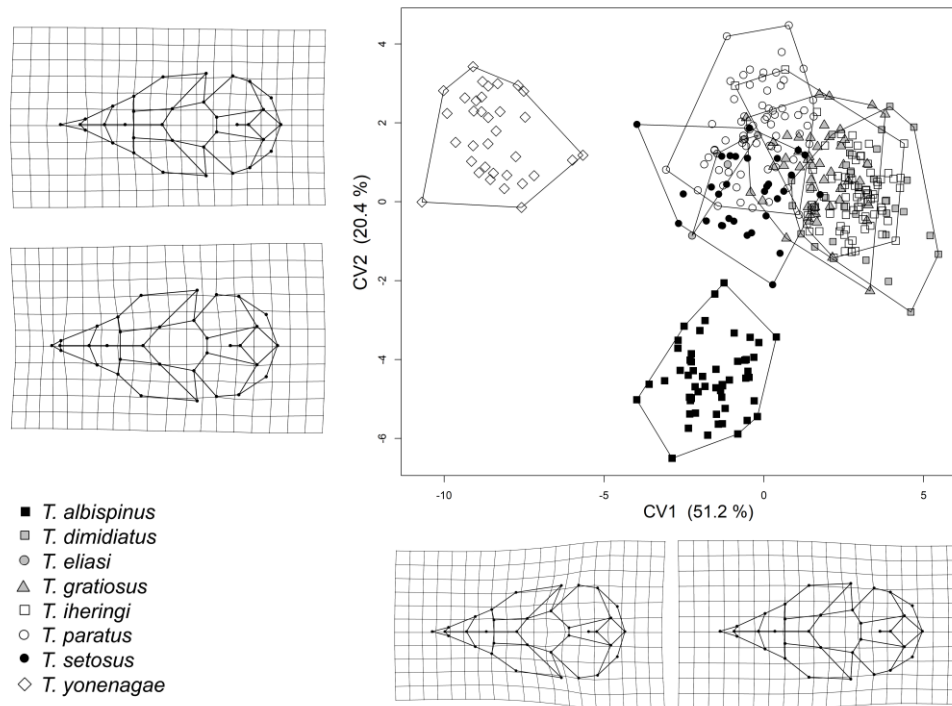


Figura 6. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista ventral das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2.

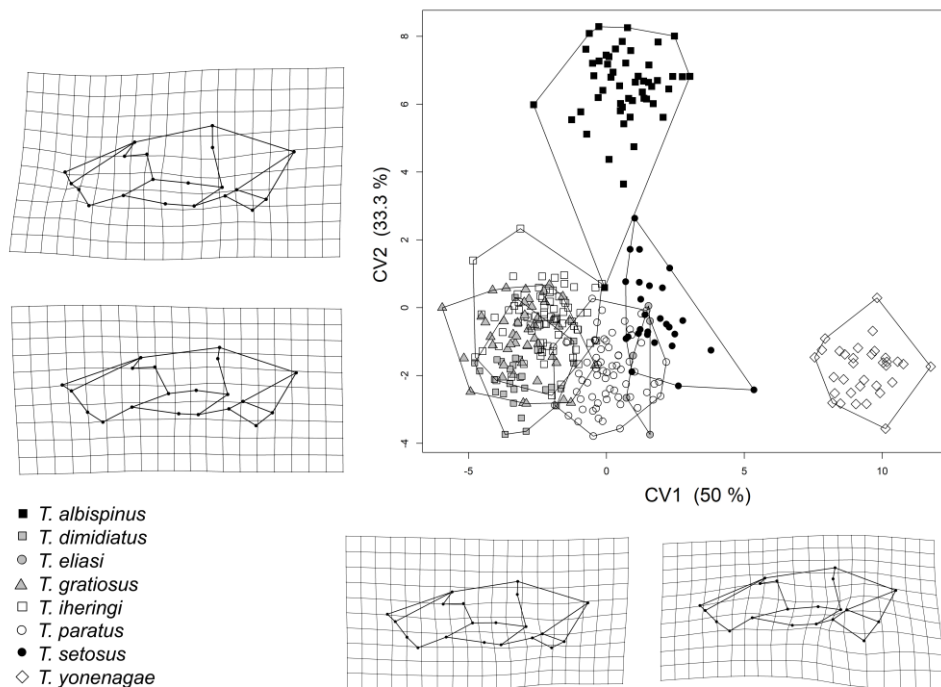


Figura 7. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista lateral das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2.

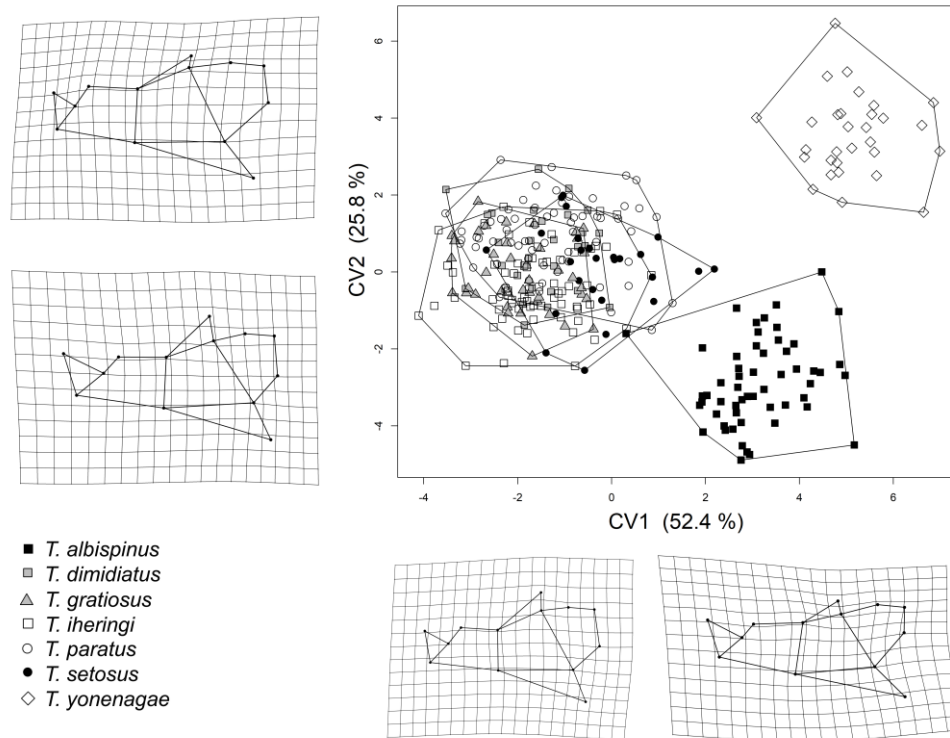


Figura 8. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio na vista lateral da mandíbula das espécies do gênero *Trinomys*. As grades de deformação representam os extremos de variação na forma ao longo dos CV1 e CV2.

Em relação a influência do ambiente, constatamos que o ambiente influencia tanto no tamanho como na forma do sín-crânio do gênero *Trinomys* (Tabela 3). Foi confirmada diferenciação na forma do crânio em relação às variáveis ambientais através dos valores da PLS para as vistas dorsal ($r\text{-PLS} = 0,655$; $p = 0,001$); ventral ($r\text{-PLS} = 0,573$; $p = 0,002$); lateral ($r\text{-PLS} = 0,596$; $p = 0,001$), em relação a mandíbula a diferença em relação as variáveis ambientais não foi significativa ($r\text{-PLS} = 0,448$; $p = 0,194$).

Tabela 3. Resultado da Procrustes ANOVA/regression for shape data para as quatro vistas do sínclânio do gênero *Trinomys*. Tanto para o tamanho quanto a forma do crânio em relação as variáveis ambientais.

	Dorsal		Ventral		Lateral		Mandíbula	
	R ²	P	R ²	p	R ²	p	R ²	P
Forma x variáveis ambientais	0,382	0,001	0,372	0,001	0,394	0,001	0,369	0,001
Tamanho x variáveis ambientais	0,253	0,001	0,271	0,001	0,213	0,001	0,225	0,002

Não encontramos evidências de sinal filogenético para o tamanho (dorsal: $K = 0,469$; $p = 0,723$; ventral: $K = 0,458$; $p = 0,777$; lateral: $K = 0,490$; $p = 0,621$; e mandíbula: $K = 0,450$; $p = 0,818$). Em relação à forma, também não encontramos evidência de sinal filogenético (dorsal: $K = 0,681$; $p = 0,03$; ventral: $K = 0,642$; $p = 0,08$; lateral: $K = 0,687$; $p = 0,049$; e mandíbula: $K = 0,662$; $p = 0,093$).

A projeção da filogenia dentro do espaço tangente de forma, na ordenação multivariada da PCA (Fig. 9), mostra que espécies irmãs como *T. setosus* e *T. yonenagae* estão claramente distantes em todas as vistas do sínclânio, assim como as espécies irmãs *T. moojeni* e *T. graciosus*. Observamos ainda que a espécie *T. graciosus* tende a ser mais próximas das espécies irmãs *T. iheringi* e *T. dimidiatus* que se mantém relativamente próximas em todas as vistas. As espécies irmãs que também não se distanciam em todas as vistas do sínclânio são *T. paratus* e *T. eliasi*. Já a espécie *T. albispinus* se distancia consideravelmente do seu clado. Sendo assim, podemos considerar que ocorre diferença entre espécies filogeneticamente mais próximas e similaridades morfológicas entre espécies mais distantes na filogenia. Podemos ainda observar que a espécie *T. yonenagae*, se encontra claramente mais distante de todas as outras espécies nas quatro vistas do sínclânio.

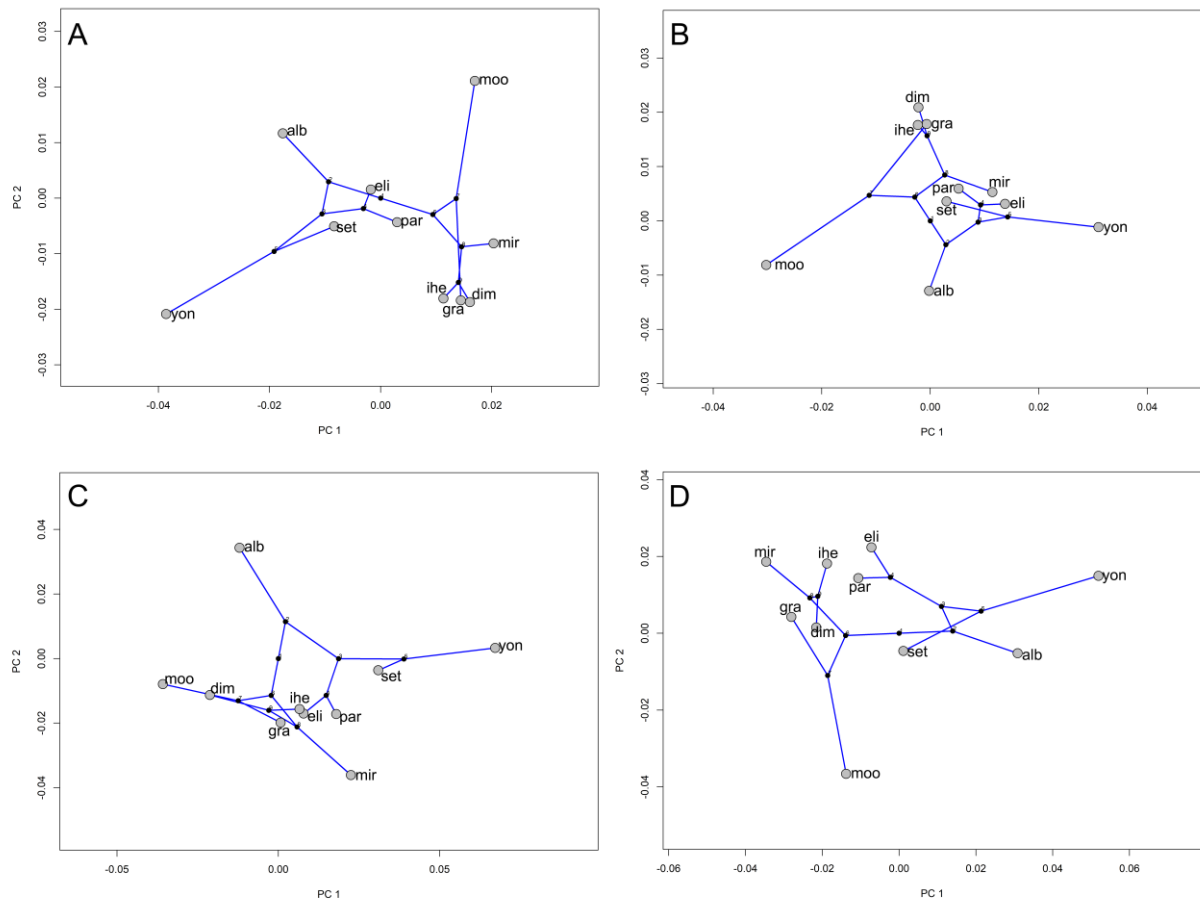


Figura 9. Projeção da filogenia no espaço tangente da forma, na ordenação multivariada da PCA (PC 1 e PC 2), para as vistas A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula do gênero *Trinomys*. Onde: *alb* – *T. albispinus*; *dim* – *T. dimidiatus*; *eli* – *T. eliasi*; *gra* – *T. graciosus*; *ihe* – *T. iheringi*; *mir* – *T. mirapitanga*; *moo* – *T. moojeni*; *par* – *T. paratus*; *set* – *T. setosus*; *yon* – *T. yonenagae*.

DISCUSSÃO

As análises de morfometria geométrica mostram diferença de tamanho e de forma para o sínclânio entre algumas espécies do gênero *Trinomys*, corroborando parcialmente a nossa primeira hipótese. Não encontramos evidência de dimorfismo sexual no tamanho e na forma o que é congruente com outros trabalhos no gênero *Trinomys* (Pessôa & Reis 2002; Dallapicola & Leite, 2015). Em relação a diferença de tamanho entre as espécies, notavelmente, *T. paratus* apresentou menor tamanho de centroide para o crânio no entanto é a espécie no gênero *Trinomys* com o maior tamanho corporal (Pessôa *et al.*, 2015). A espécie *T. graciosus* apresenta uma grande amplitude de variação de tamanho, devido a ter três subespécies agrupadas (*T.*

gratiosus gratiosus, *T. gratiosus bonafidei* e *T. gratiosus panema*), sendo uma espécie com tamanho corporal médio à grande (Pessôa *et al.*, 2015). Sendo assim, consideramos que o tamanho não é adequado para diferenciar as espécies, devido a amplitude de variação ser bastante similar entre a maioria das espécies de *Trinomys*.

Em relação a diferença de forma entre as espécies do gênero *Trinomys*, encontramos diferenciação em estruturas como o rostro alongado e bulas auditivas proeminentes em *T. yonenagae* e *T. albispinus*. Com as análises de forma apresentando uma clara separação de *T. yonenagae* e *T. albispinus* das outras espécies, que pode estar associada a pressão de seleção na mudança fenotípica para habitar a Caatinga (Tavares, Pessôa & Seuánez, 2016). Assim a espécie *T. albispinus*, apresenta diferenças por ser especializada a viver em ambientes secos (floresta seca) da Caatinga e Cerrado (Pessôa & Reis, 2002; Pessôa *et al.*, 2015). A espécie *T. yonenagae* apresenta diferenciação morfológica para o ambiente de deserto (Rocha, 1995), possuindo um focinho proporcionalmente mais alongado e bulas auditivas mais proeminentes que as outras espécies. Esta diferença no rostro alongado pode estar relacionada a respiração, que por viver em um ambiente quente e seco possuiria algumas alterações fisiológicas (Barros *et al.*, 1998) e morfológicas para reter maior umidade em climas mais secos. Por sua vez, as bulas auditivas proeminentes em roedores de deserto são adaptações para escutar a aproximação de predadores favorecendo o forrageamento em áreas abertas (Webster 1962; Kotler, 1984). Estas alterações não seriam necessárias em um ambiente com ar úmido como é o caso das outras espécies do gênero *Trinomys* que são habitantes de áreas florestais (Moojen 1948; Tavares & Pessôa 2010; Pessôa *et al.*, 2015).

Sendo assim, as espécies com habitat florestal possuem crânios com estruturas mais similares (Tavares *et al.*, 2016), o que podemos inferir através da CVA para a vista dorsal (Fig. 5), ventral (Fig. 6), lateral (Fig. 7), onde ocorre uma clara sobreposição dos escores de forma para as espécies habitantes de áreas florestais. Com as espécies possuindo bulas auditivas menores por habitarem áreas úmidas (Webster 1962) e um rostro proporcionalmente mais curto e robusto. Já em relação à mandíbula (Fig. 8), podemos apontá-la como a menos informativa na estruturação de diferença entre as espécies.

Quanto a evolução da morfologia do crânio e sua relação com a história evolutiva do gênero *Trinomys*, constatamos baixo sinal filogenético ($K < 1$) na forma e tamanho do sincrânio. O baixo sinal filogenético em espécies relacionadas, demonstra que as espécies do gênero são mais diferentes umas das outras do que o esperado (Ackerly, 2009). Desta maneira o sincrânio estaria mais sujeito a seleção natural devido a pressão ambiental em diferentes locais, do que a

restrição filogenética. Podemos considerar que isso demonstra um maior efeito de divergência e convergência, como consequência de forte evolução adaptativa para diferentes ambiente (Revell, Harmon & Collar, 2008; Ackerly, 2009). Portanto, as espécies do gênero *Trinomys* apresentam uma baixa dependência filogenética, como demonstrado pela projeção da filogenia no espaço tangente da forma, onde ocorre associação entre espécies mais distantes na filogenia (Fig. 9), como nas similaridades em espécies de clados distintos e.g *T. mirapitanga* e *T. eliasi* que se encontram mais próximas na vista ventral. Já para a vista lateral do crânio e lateral da mandíbula a espécie *T. iheringi* possui similaridades morfológicas com *T. eliasi* e *T. paratus*. Entretanto, podemos ressaltar que essas espécies habitam áreas florestais. Por outro lado, no caso de *T. setosus* e *T. yonenagae*, podemos destacar como essas espécies irmãs acabam se distanciando em relação a morfologia, possivelmente por possuírem habitats diferentes, floresta e dunas respectivamente.

Desta forma, o sincrânio das espécies do gênero *Trinomys* respondem a variação do ambiente com baixa influência da filogenia na morfologia do crânio e da mandíbula. Podemos ainda inferir, que as espécies *T. albispinus* e *T. yonenagae*, apresentam características morfológicas que as destacam do restante do gênero. O que demonstra a importância da diversificação ecológica na evolução morfológica (Renaud *et al.*, 2007). Como evidenciado em roedores da família Echimyidae onde a diversificação parece ter começado com a divergência de habitat com subsequente divergência morfológica (Fabre *et al.*, 2013). Por sua vez, a diversificação atual no gênero *Trinomys* pode ser apoiada pela hipótese dos refúgios florestais na Mata Atlântica. Com a retração das florestas no último máximo glacial e a ocorrência de refúgios evidenciado atualmente pelos centros de endemismo (Costa *et al.*, 2000; Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval *et al.*, 2009), e com o isolamento destas áreas ocorreu a especiação alopátrica no gênero *Trinomys*, (Tavares & Pessôa 2010; Tavares, Pessôa & Seuánez, 2015), que possibilitou a ampla distribuição geográfica do gênero. Desta forma concluímos que ocorre diferença de forma e tamanho entre a maioria das espécies de *Trinomys*, estando essas diferenças associadas principalmente ao ambiente onde essa espécies ocorrem, demonstrando poucas restrições impostas pela filogenia.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e chefes de coleções: João A. Oliveira do Museu Nacional do Rio de Janeiro, a Juliana Gualda e Mario de Vivo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, a Yuri L. R. Leite e Monique Nascimento da Universidade Federal

do Espírito Santo, a Claudia Guimarães Costa da PUC Minas. A agência de fomento Capes pela concessão da bolsa.

REFERÊNCIAS

- Ackerly D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19699–19706.
- Adams DC. 2014. A Generalized K Statistic for Estimating Phylogenetic Signal from Shape and Other High-Dimensional Multivariate Data. *Systematic Biology* 63, 5: 685–697.
- Adams DC, Collyer ML, Kaliontzopoulou A, Sherratt E. 2017. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
- Attias N, Raíces DSL, Pessoa FS, Albuquerque H, Jordão-Nogueira T, Modesto TC, Bergallo HG. 2009. Potential distribution and new records of *Trinomys* species (Rodentia: Echimyidae) in the state of Rio de Janeiro. *Zoologia* 26, 2: 305-315.
- Barros RCH, Oliveira ES, Rocha PLB, Branco LGS. 1998. Respiratory and metabolic responses of the spiny rats *Proechimys yonenagae* and *P. iheringi* to CO₂. *Respiration Physiology* 11: 223–231.
- Blomberg SP, Garland T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 899–910.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric Tools of Landmark Data: Geometry and Biology*. London, United Kingdom. Cambridge University Press.
- Bivand R, Lewin-Koh N. 2017. mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.9-2. <https://CRAN.R-project.org/package=mapproj>.
- Bivand R, Keitt T, Rowlingson B. 2017. rgeos: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.2-16. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>.
- Cardini A, Elton S. 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 813–834.
- Carnaval AC, Moritz C. 2008. Historical Climate Modelling Predicts Patterns of Current Biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 35, 7: 1187-1201.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Moritz, C. (2009). Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science* 323, 785-789.

- Caumul R, Polly PD. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in Marmots (*Marmota*, rodentia). *Evolution* 59, 11:2460–2472.
- Costa, LP, Leite YLR, Fonseca GAB, Fonseca MT. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* - Special Issue: The Brazilian Atlantic Forest 32, 4b: 872-881.
- Dalapicolla J, Leite YLR. 2015. Taxonomic implications of morphological variation in three species of *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) from eastern Brazil. *Zootaxa* 3919, 1: 061–080.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. *Statistical shape analysis*. New York, NY: John Wiley & Sons, Inc.
- Dryden IL, Mardia KV. 2016. *Statistical shape analysis: with application in R*. New York, NY: John Wiley and Sons, Ltd.
- Fabre PH, Galewski T, Tilak M, Douzery EJP. 2013. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zoologica Scripta* 42: 117–134.
- Galewski T, Mauffrey JF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601–615.
- Hijmans RJ. 2017. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.6-7. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- IUCN, Red List of Threatened Species, < www.iucnredlist.org/> acessado em 20 junho de 2017.
- Kotler BP. 1984. Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities. *Ecology* 65, 3: 689-701.
- Lara MC, Patton JL, Hingst-Zaher E. 2002. *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology* 67: 233-242.
- Lara MC, Patton JL. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 661–686.
- Lazar A, Nacif C, Weksler M, Bonvicino CR. 2017. The karyotype of *Trinomys paratus* (Rodentia: Echimyidae) with comments about its phylogenetic relationship. *Mammalia* 2016–0131
- Leite YLR, Patton JL. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 455–464.
- Leutner B, Horning N. 2017. RStoolbox: Tools for Remote Sensing Data Analysis. R package version 0.1.10. <https://CRAN.R-project.org/package=RStoolbox>.

- Monteiro LR, Reis SF. 2005. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43, 4: 332–338.
- Moojen J, 1948. Speciation in the Brazilian Spiny Rats (Genus *Proechimys*, Family Echimyidae). University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 387.
- Nicola PA, Monteiro LR, Pessôa LM, Von Zuben FJ, Rohlf FJ, Reis SF. 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 385–396.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. 2017. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-5. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan>.
- Oliveira JA, Bonvicino CR. 2006. Ordem Rodentia. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP, eds. *Mamíferos do Brasil*. Londrina, Paraná, 347-406.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.
- Perez SI, Diniz-Filho JAF, Rohlf FJ, Reis SF. 2009. Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 646–660.
- Pessôa LM, Reis SF. 2002. *Proechimys albispinus*. *Mammalian Species* 693:1–3.
- Pessôa LM, Tavares WC, Oliveira JA, Patton JL. 2015. Genus *Trinomys*. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G, eds. *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, 999- 1019.
- Polly PD. 2001. On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones. *Genetica* 112–113: 339–357.
- R Development Core Team. R: a language and environment statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R Development Core Team, 2017. Available at: <http://www.rproject.org>
- Renaud S, Chevret P, Michaux J. 2007. Morphological vs. molecular evolution: ecology and phylogeny both shape the mandible of rodents. *Zoologica Scripta* 36, 5: 525–535.
- Revell LJ. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3 217-223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x
- Revell LJ, Harmon LJ, Collar DC. 2008 Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Systematic Biology* 57, 4: 591–601.
- Rocha PLB. 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. *Mammalia* 59,4: 537-549.

- Rohlf FJ. 2013. tpsUtil, file utility program. version 1.64. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf FJ. 2015. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.19. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39,1: 40-59.
- Samuels JX. 2009. Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 864–888.
- Schlager S. 2017. “Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R.” In: Zheng G, Li S, Székely G, eds. *Statistical Shape and Deformation Analysis*. Academic Press. 217-256.
- Souza ALG, Corrêa MMO, Pessôa LM. 2006. Morphometric discrimination between *Trinomys albispinus* (is.geoffroy, 1838) and *Trinomys minor* (Reis & Pessôa, 1995) from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil, and the karyotype of *Trinomys albispinus* (Rodentia, Echimyidae). *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 64, 4: 325-332.
- Tavares WC, Pessôa LM. 2010. Variação Morfológica em Populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de Restingas e Matas de Baixada no Estado do Rio de Janeiro. In: *Mamíferos de restingas e manguezais do Brasil*, eds. Pessôa LM, Tavares WC, Siciliano S. Sociedade Brasileira de Mastozoologia, Rio de Janeiro, Brazil, 128–154.
- Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN. 2015. Plio-Pleistocene history of the endangered spiny rat *Trinomys eliasi* (Echimyidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Mammalogy* 96, 1: 94–106.
- Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN. 2016. Stability and acceleration of phenotypic evolution in spiny rats (*Trinomys*, Echimyidae) across different environments. *Zoological Journal of the Linnean Society* 178: 149–162.
- Upham NS, Patterson BD. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 417–429.
- Viguié B. 2002. Is the morphological disparity of lemur skulls (Primates) controlled by phylogeny and/or environmental constraints? *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 577–590.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Wei T, Simko V. 2017. R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). Available from <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- Wainwright PC. 2007. Functional Versus Morphological Diversity in Macroevolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 8:381–401.

Webster DB. (1962). A function of the enlarged middle ear cavities of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *Physiol Zool* 35:248–255.

Apêndice I

Espécies de *Trinomys* utilizadas nas análises. Espécimes depositados nas coleções: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-M), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Trinomys albispinus - **Fêmeas:** MN9936; MN9958; MN9941; MN13759; MN13870; MN13761; MN33872; MN13764; MN13739 MZUSP2636; MN13792; MN34008; **Machos:** MN9939; MN9938; MN30537; MN13744; MN14026; MN13811; MN13818; MN13819; MN13952; MN33873; MN33879; MN67903; MN6454; MN13740; MN13772; MN13991; **Sem gênero definido:** MZUSP26722; *Trinomys albispinus minor*: **Fêmeas:** MN44544; MN67774; MN67814; MN75883; MZUSP28887 MZUSP28940; MZUSP28885; UFES952; UFES964; MCN-M1132; MCN-M1136. **Machos:** MN44543; MN67763; MN75882; MN75884; MN75896; MN75873; MN75875; MN75878; MN75880; MZUSP28888; MZUSP28886; UFES963; UFES961; MCN-M726; MCN-M1050; **Sem gênero definido:** MN67773; MN75881; MN75903; MN75923; MN75879; MN75877.

Trinomys dimidiatus - **Fêmeas:** MN4943; MN42996; MN5470; MN5450; MN73778; MN70160; MN10350; MN6144; MN6157; MN10366; MN10361; MN10360; MN62269; MN62266; MN43808; **Machos:** MN4950; MN60209; MN4942; MN42770; MN4001; MN10344; MN73362; MN67554; MN10352; MN6147; MN6146; MN6154; MN33705; MN33704; MN6159; MN10367; MN43823; MN30521; **Sem gênero definido:** MN62265.

Trinomys eliasi - **Fêmeas:** MN42816; MN35884; **Machos:** MN29427; MN42868; **Sem gênero definido:** MN29426.

Trinomys graciosus - **Fêmeas:** UFES913; UFES1627; UFES1621; UFES1650; UFES1824; UFES1823; UFES1822; UFES1821; UFES1825; UFES1222; UFES1891; UFES1818; UFES1819; **Machos:** UFES912; UFES1652; UFES1617; UFES1835; UFES1651; UFES1817; UFES1820; UFES1839; UFES1615; UFES1889; UFES945; UFES2594; **Sem gênero definido:** UFES3116; UFES3125; UFES3118. *Trinomys graciosus graciosus* - **Fêmeas:** MN43847; MN35883; **Macho:** MN67498. *Trinomys graciosus bonafidei* - **Fêmeas:** MN33517; MN43807; **Machos:** MN31370; MN61806; MN43821; MN75827; MN54153; MN75821; M-

MN75828; **Sem gênero definido:** MN15099; MN75826. *Trinomys graciosus panema* -
Fêmeas: MN5656; MN5663; MN5767; MN5757; **Machos:** MN5674; MN5759; MN5772;
Sem gênero definido: MN33789; MN33792.

Trinomys iheringi - **Fêmeas:** MN31022; MN43809; MN30520; MN30522; MN30519;
 MN43806; MN43829; MN31381; MN31382; MN62280; MN67500; MN69873; MZUSP2146;
 MZUSP28370; MZUSP28378; MZUSP27757; MZUSP10073; MZUSP10210; MZUSP11025;
 MZUSP27758; MZUSP1966; MZUSP1964; MZUSP1967; MZUSP26646; MZUSP26801;
 MZUSP11023; UFES2286; 107-F-UFES2232. **Machos:** MN25705; MN34388; MN30517;
 MN31021; MN43822; MN62281; MN62283; MN62285; MN66190; MN68927; MZUSP2095;
 MZUSP10071; MZUSP2145; MZUSP2096; MZUSP29409; MZUSP27432; MZUSP10211;
 MZUSP28381; MZUSP10209; MZUSP11022; MZUSP10212; MZUSP22809; MZUSP213;
 MZUSP25909; MZUSP26647; MZUSP11427; MZUSP29397; MZUSP28386; MZUSP27756;
 MZUSP25885; MZUSP25887; MZUSP1962; MZUSP221; MZUSP26550; MZUSP10779;
 MZUSP11021; MZUSP25878; UFES2231; **Sem gênero definido:** MN43826; MN24931;
 MN34156; MN43845; MZUSP2525; MZUSP29410; MZUSP29400; MZUSP3201;
 MZUSP25900; MZUSP214; MZUSP25905; MZUSP318; MZUSP25910; MZUSP25871;
 MZUSP25874; MZUSP25904; MZUSP26551; MZUSP25883; MZUSP222; MZUSP25873;
 MZUSP25902.

Trinomys mirapitanga - **Machos:** MN48012; MN48013.

Trinomys moojeni - **Fêmea:** MCN-M1036. **Macho:** MCN-M1037.

Trinomys paratus - **Fêmeas:** MN31452; MN31451; MN31407; MZUSP29420; UFES645;
 UFES641; UFES639; UFES638; UFES637; UFES628; UFES625; UFES654; UFES644;
 UFES646; UFES648; UFES658UFES659; UFES653; UFES652; UFES651; UFES650;
 UFES2004; UFES1487; UFES671; UFES674; UFES684; UFES662; UFES669; UFES814;
 UFES817; UFES815; UFES818; UFES820; UFES2809; UFES2804; UFES2818; UFES3117.
Machos: MN5455; MN31406; MZUSP29419; UFES634; UFES632; UFES631; UFES630;
 UFES627; UFES435; UFES434; UFES642; UFES629; UFES436; UFES655; UFES656;
 UFES657; UFES643; UFES647; UFES649; UFES844; UFES967; UFES663; UFES673;
 UFES682; UFES683; UFES660; UFES661; UFES816; UFES819; UFES2798; **Sem gênero
 definido:** MN67463.

Trinomys setosus - **Fêmeas:** MN10473; MN30532; MN10524; MN10523; MN10997;
 MN33744; MN31442; UFES2043; UFES285; UFES2063; MCN-M994; MCN-M996;
Machos: MN31441; MN10515; MN30528; MN30536; MN10521; MN8328; MN8327;

MN8325; MN33748; UFES289; MCN-M997. **Sem gênero definido:** MN74388; UFES2081.
Trinomys setosus elegans - **Fêmeas:** MN34127; MN31448; **Machos:** MN34128; MN34132;
 MN34129; MN31449.

Trinomys yonenagae - **Fêmeas:** MZUSP28936; MZUSP28941; MZUSP28911; MZUSP28930;
 MZUSP28913; MZUSP28928; MZUSP28945; MZUSP28944; MZUSP28897; MZUSP28901;
 MZUSP28900; MZUSP28903; MZUSP28912; MZUSP28883; MZUSP28902; MZUSP28917;
 MZUSP28920; MZUSP28915; **Machos:** MZUSP28884; MZUSP28943; MZUSP28934;
 MZUSP28925; MZUSP28935; MZUSP28904; MZUSP28923; MZUSP28933; MZUSP28927;
 MZUSP28929; MZUSP28899; MZUSP28898; MZUSP28918; MZUSP28919; MZUSP28909;
Sem gênero definido: MN44812; MN44814; MN44813.

Apêndice II

Descrição dos marcos anatômicos para as quatro vistas dos sínclânio do gênero *Trinomys*.

Vista Dorsal

1 - Extremidade do nasal na sutura entre os nasais; 2 e 3 - Extremidade anterior da sutura entre o nasal e o pré-maxilar; 4 e 5 - Extremidade anterior da raiz do arco zigomático; 6 e 7 - Sutura anterolateral entre o frontal e maxilar; 8 - Sutura sagital entre o frontal e o nasal; 9 e 10 - Extremidade posterior do forame infra orbital; 11 e 12 - Extremidade anterior do forame infra orbital; 13 e 14 - Extremidade final do processo jugal superior; 15 e 16 - Extremidade anterior da sutura entre o frontal e o esquamosal; 17 - Sutura sagital entre o frontal e o parietal; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 22 - Sutura sagital entre o parietal e interparietal; 23 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Ventral

1 - Extremidade anterior da sutura entre os nasais; 2- Extremidade posterior do alvéolo incisivo; 3 e 4 - sutura entre nasal e pré-maxilar; 5 e 6 - Sutura lateral entre pré-maxilar e maxilar; 7 - Extremidade anterior do forame incisivo; 8 - Extremidade posterior do forame incisivo; 9 e 10 - Extremidade anterior do forâmen infraorbital; 11 e 12 - Margem anterior do alvéolo do 4º pré-molar; 13 e 14 - Margem posterior do alvéolo do 3º molar; 15 e 16 - Sutura entre maxilar e jugal na porção interna do arco zigomático; 17 - Extremidade posterior da sutura do palato; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Extremidade posterior do foramen oval; 22 e 23 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 24 e 25 -

Extremidade lateral da sutura entre basisfenóide e basioccipital; 26 e 27 - Extremidade lateral da apófise mastoide; 28 - Extremidade anterior da parte basilar do osso occipital; 29 - Extremidade anterior do forame magno; 30 e 31 - Extremidade lateral da crista occipital; 32 e 33 - Extremidade lateral do forame magno; 34 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral

1 - Extremidade anterior da sutura entre nasais; 2- Extremidade anterior da sutura entre nasal e pré-maxilar; 3 - Ponto mais posterior do alvéolo incisivo; 4 - Ponto inferior do alvéolo incisivo; 5 - Sutura entre nasal e frontal; 6 - Sutura entre maxilar e frontal na borda do forame infraorbital ; 7 – Ponto mais inferior da sutura entre pré-maxilar e maxilar; 8 – Ponto mais inferior da sutura entre maxilar e lacrimal; 9 - Sutura supra posterior entre maxila e jugal na borda do arco zigomático; 10 - Extremidade inferior da sutura entre maxilar e jugal; 11 - Extremidade final do processo jugal superior; 12 - Extremidade final do processo jugal inferior; 13 – Ponto superior da sutura entre frontal e parietal; 14 - Sutura entre frontal, parietal e esquamosal; 15 - Extremidade do processo jugal posterior; 16 - Extremidade anterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica; 17 - Extremidade posterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica próximo ao meato auditivo externo; 18 – Extremidade inferior da apófise mastoide; 19 – Sutura entre o occipital e bula timpânica; 20 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral da Mandíbula

1 - Borda anterior dorsal do alvéolo incisivo; 2- Borda anterior ventral do alvéolo incisivo; 3 - Extremidade inferior do diastema; 4 - Borda anterior da raiz do 3º molar; 5 - intersecção posterior da raiz do molar com a superfície coronoide; 6 - Ponto dorsal da borda ventral do ramo horizontal com o corpo da mandíbula; 7 - Ponta do processo coronoide; 8 - Máximo de curvatura entre o processo coronoide e condilar; 9 - Borda anterior da superfície articular condilar; 10 - Ponta do processo condilar; 11 - Borda posterior da superfície articular condilar; 12 - Máximo de curvatura entre o processo condilar e angular; 13 - Ponta do processo angular.

Capítulo 2

Iaeger, C.T.; Maestri, R., Fornel, R.

**Morfologia do sincrânio em espécies de *Proechimys*
(Rodentia: Echimyidae) em relação a variação
geográfica**

Artigo formatado segundo as normas do periódico *Journal of Zoology*.

Morfologia do sínclino em espécies de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) em relação a variação geográfica

Chaiane Teila Iaeger¹, Renan Maestri², Rodrigo Fornel¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI Campus Erechim, Av. Sete de Setembro 1621, CEP 99709-910, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal - Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

Correspondence: Chaiane Teila Iaeger, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões: URI Campus de Erechim. Av. Sete de Setembro, 1621, CEP 99709-910, Erechim, Brasil. E-mail:chai.iaeger@gmail.com.

Variação geográfica e morfologia

ABSTRACT: A alta biodiversidade neotropical, em especial na região da Amazônia é o resultados de complexos processos geológicos, climáticos e ecológicos. O gênero *Proechimys* representa um dos mais diversos grupos de roedores, possuindo ampla distribuição geográfica e número de taxa. Nosso objetivo foi verificar se ocorre diferença intraespecífica na forma e tamanho no crânio e mandíbula nos roedores do gênero *Proechimys* em relação a divisão geográfica da região Amazônica (ocidental, central e oriental), e a divisão geográfica norte e sul com o Rio Amazonas agindo como barreira. Foram examinados 236 crânios e mandíbulas de sete espécies do gênero *Proechimys*. Utilizamos métodos de morfometria geométrica com a plotagem de marcos anatômicos bidimensionais. Nossos resultados não foram significativos em relação ao efeito da divisão geográfica (ocidental, central e oriental) bem como do rio Amazonas como barreira, na diferença de forma e tamanho do gênero *Proechimys*. Sendo a forma entre as espécies, e intraespecífica muito sutil, com o sínclino muito similar.

KEY WORDS: Barreiras. Dispersão. Amazônia. Roedores. Morfometria.

INTRODUÇÃO

A alta biodiversidade neotropical, em especial na região da Amazônia é o resultados de complexos processos geológicos, climáticos e ecológicos. Evidências indicam que alguns destes processos estariam interligados como a elevação dos Andes (Hoorn et al., 1995; Hoorn et al., 2010), alterações climáticas, deposição de sedimentos (Insel, Poulsen & Ehlers 2009; Poulsen, Ehlers & Insel, 2010) e a formação do rio Amazonas como um rio transcontinental (Hoorn et al., 2017). Associado a essas mudanças da paisagem, estariam os processos ecológicos como a teoria dos refúgios, eventos vicariantes e os rios como barreira (Wallace 1854; Haffer 1969; Bush 1994; Leite & Rogers 2013).

A hipótese de que os sistemas ribeirinhos na Amazônia serviriam como uma barreira ao fluxo gênico entre as populações foi proposta por Wallace (1854). Atualmente essa hipótese ainda é controversa, pois para alguns organismos como aves e primatas os sistemas ribeirinhos agem como uma barreira favorecendo a especiação (Ayres & Clutton-Brock 1992; Ribas et al., 2012). Por outro lado, para alguns anfíbios, squamatas, marsupiais e roedores não ocorre essa delimitação à dispersão (da Silva & Patton 1998; Gascon et al., 2000; Moraes et al., 2016). Porém, como a especiação na Amazônia não é explicada por um único modelo, aparentemente possuindo uma história mais complexa de especiação (Bush 1994), análises de modelos para uma determinada espécie, gênero ou família devem ser levadas em consideração.

O gênero *Proechimys* representa um dos mais diversos grupos de roedores (Emmons, 2005). Para o continente sul americano são reconhecidas 22 espécies de *Proechimys*, porém esse valor é subestimado (Patton & Leite, 2015). O gênero possui uma considerável variação no número de cromossomos de $2n = 14/16$ até $2n = 62$ (Weksler et al., 2001; Machado et al., 2005; Silva et al., 2012). Desta forma, devido as espécies de *Proechimys* apresentarem semelhanças morfológicas e grande número de táxons, as espécies são divididas em grupos, com base em similaridades morfológicas (Patton, 1987; Patton & Leite, 2015).

As espécies do gênero *Proechimys* são terrestres e sua distribuição se estende de Honduras na América Central até o Paraguai na América do Sul (Lara et al., 2002; Oliveira & Bonvicino, 2006). É o gênero mais amplamente distribuído da família Echimyidae (Patton & Leite, 2015), podendo ocorrer de três a cinco espécies em simpatria (Patton, da Silva & Malcolm, 2000). É considerado o mamífero mais abundante na floresta Neotropical, com importante papel ecológico como dispersor de sementes e presa de vários predadores (Adler

1995; Hock & Adler 1997; Patton et al., 2000; Lara et al., 2002; Patton & Leite, 2015). As espécies desse gênero vivem em áreas de mata de várzea e em terra firme na Floresta Amazônica, matas de galeria, cerradões e florestas semidecíduas no Cerrado (Oliveira & Bonvicino, 2006).

Neste trabalho buscamos responder às seguintes questões (i) ocorre diferença na forma e tamanho no crânio e mandíbula nos roedores do gênero *Proechimys*? (ii) ocorre diferença na forma e tamanho do crânio e mandíbula em relação à divisão geográfica da região Amazônica (ocidental, central e oriental) intraespecificamente? (iii) e em relação a divisão geográfica norte e sul com o Rio Amazonas agindo como barreira, ocorre diferença na forma e tamanho do crânio e mandíbula intraespecificamente?

Sendo assim, testamos as seguintes hipóteses: (i) ocorre diferença na forma e tamanho do crânio e mandíbula nos roedores do gênero *Proechimys* nas unidades funcionais do crânio que respondem de forma diferente ao habitat (Corti et al., 2001); (ii) esperamos diferença intraespecífica na forma e tamanho do crânio entre a divisão geográfica ocidental, central e oriental da Amazônia. Devido a região ocidental apresentar alta produtividade florestal e biodiversidade, (por possuir as maiores concentrações de nutrientes no solo), propiciando maior riquezas de mamíferos terrestres, ao contrário da região oriental mais pobre em biodiversidade (possuindo solos mais pobres em nutrientes) (Voss & Emmons 1996; Hoorn et al., 2010; Quesada et al., 2010). Esperamos que, (iii) apesar de com a elevação dos Andes (~ 23 – 10 Maa) e o estabelecimento do rio Amazonas (~ 9 Maa), funcionar como uma barreira geográfica que propiciou a especiação alopátrica (Hoorn et al 2010; Hoorn et al., 2017), para os roedores o rio Amazonas não representa uma barreira à dispersão das espécies (Gascon *et al.*, 2000). Desta forma não esperamos encontrar diferença no crânio e mandíbula entre os indivíduos que se encontram na região geográfica norte daqueles que se encontram ao sul do rio Amazonas.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem

Examinamos os crânios e mandíbulas de indivíduos do gênero *Proechimys* depositados em três coleções científicas do Brasil: Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Os indivíduos foram fotografados na vista dorsal, ventral e lateral esquerda do crânio, assim como na vista lateral esquerda da mandíbula, através de uma câmera digital FUJIFILM FINEPIX S regulada no modo padrão, sem flash, função macro, resolução de 7 megapixels (3072 × 2304) a uma distância focal padrão de 13 cm. A padronização da distância foi garantida pela utilização de um suporte portátil para a câmera sobre o qual foram apoiados os indivíduos fotografados. O tamanho amostral total foi de 235 indivíduos, mas este número variou conforme a vista já que alguns indivíduos apresentavam estruturas quebradas (Tabela I). Somente indivíduos adultos (dentição permanente erupcionada) foram utilizados para as análises. A lista completa dos espécimes estudados se encontra no Apêndice I.

Tabela I. Total de espécies por grupos do gênero *Proechimys* analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio.

Espécies	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Grupo longicaudatus				
<i>Proechimys longicaudatus</i> (Rengger, 1830)	7	7	7	7
<i>Proechimys cuvieri</i> (Petter, 1978)	22	21	21	14
Grupo gardneri				
<i>Proechimys kulinae</i> (da Silva, 1998)	5	5	5	5
Grupo goeldii				
<i>Proechimys goeldii</i> (Thomas, 1905)	23	23	24	15
Grupo guyannensis				
<i>Proechimys guyannensis</i> (É. Geoffroy St. Hilaire, 1803)	26	27	26	21
<i>Proechimys roberti</i> (Thomas, 1901)	129	127	125	70
Grupo semispinosus				
<i>Proechimys semispinosus</i> (Tomes, 1860)	6	5	5	6
Total	218	215	213	138

A ordenação e organização da lista de fotos digitais foi realizada utilizando o programa TPSUtil versão 1.64 (Rohlf, 2013). A digitalização dos marcos anatômicos que melhor representam a morfologia do crânio e da mandíbula, foi realizada com o programa TPSDig2, versão 2.22 (Rohlf, 2015). Foram digitalizados 23 marcos anatômicos na vista dorsal, 34 marcos anatômicos na vista ventral, 20 marcos anatômicos na vista lateral do crânio e 13 marcos

anatômicos na lateral da mandíbula (Figura 1, descrição no Apêndice II). Os marcos anatômicos foram similares aos propostos por Corti et al., (2001) para o crânio e Monteiro & Reis (2005) para a mandíbula.

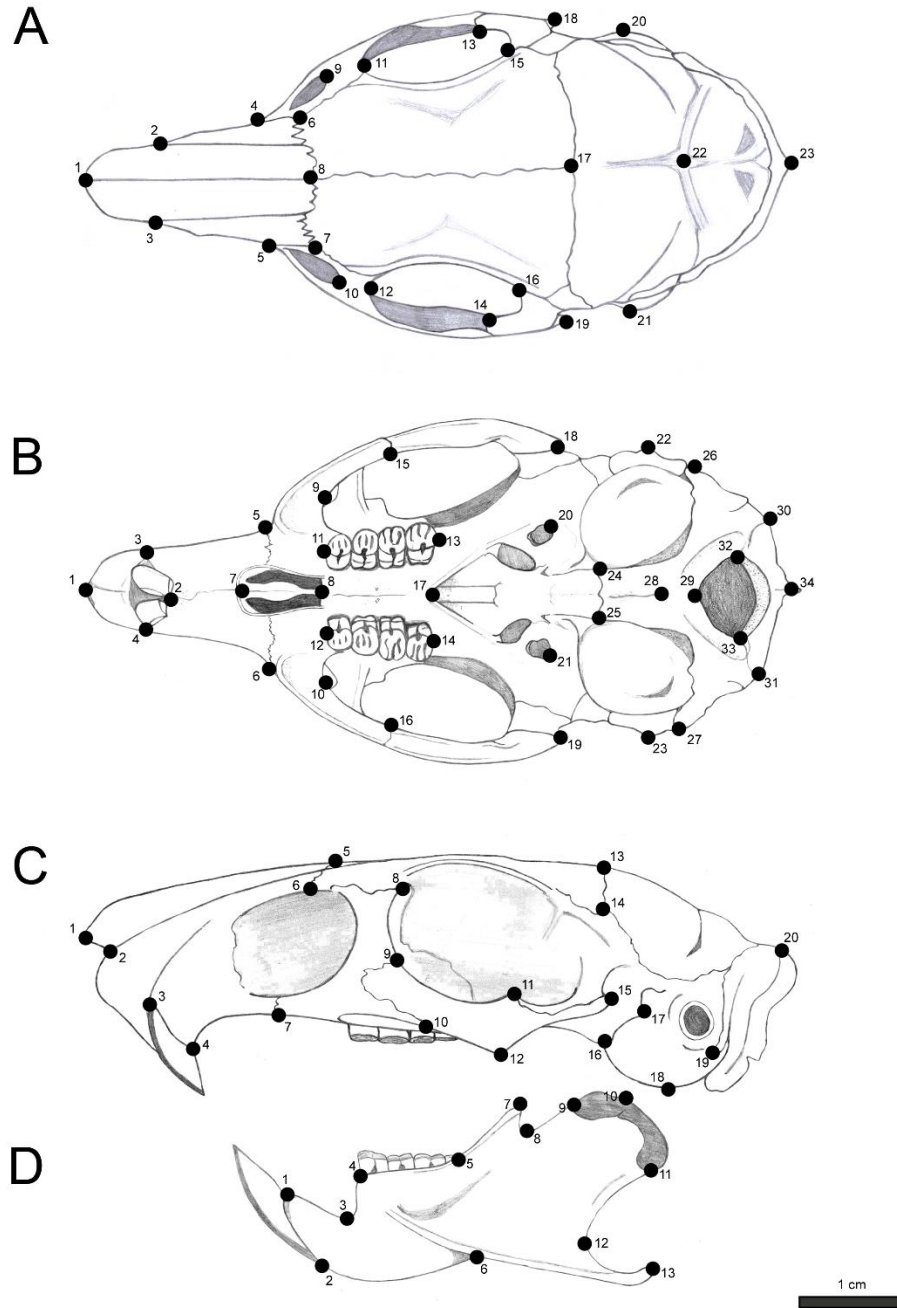


Figura 1. Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Proechimys cuvieri*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula.

Análise de Morfometria Geométrica

A variação no tamanho do crânio e mandíbula foi calculada a partir do tamanho do centroide que é a raiz quadrada da soma das distâncias ao quadrado entre cada marco anatômico e o centroide da forma (Bookstein, 1991). O tamanho do centroide foi log transformado. Para testar a diferença de tamanho entre as espécies foi realizada uma Análise da Variância ANOVA. Foi realizado o teste de Tukey em caso de $p < 0.05$, para identificar entre quais espécies ocorre diferença significativa.

As coordenadas dos marcos anatômicos foram sobrepostas com o método de sobreposição generalizada de Procrustes (GPA – *Generalized Procrustes Analysis*) (Dryden & Mardia, 1998; 2016). O método GPA remove diferenças não relacionadas à forma como escala, posição e orientação, com as coordenadas dos marcos anatômicos resultando em uma matriz de variáveis de forma ou resíduos de Procrustes (Rohlf e Slice 1990; Dryden & Mardia, 1998; Adams et al., 2004). Foi testada a associação entre tamanho e forma, ou seja, se há influência da alometria (resíduos de regressão de forma e tamanho) no conjunto de dados através de uma análise de regressão múltipla. A partir disso, os dados corrigidos para alometria foram utilizados para demais análises de forma.

Para avaliação da forma foi usada como análise exploratória a Análise de Componentes Principais (PCA- *Principal Component Analysis*), para verificar a existência de ordenação nos dados entre os PCs de maior variação. Para testar a diferença da forma entre as espécies foi realizada a MANOVA (*Multivariate Analysis of Variance*). Foi usada uma função discriminante, a LDA (*Linear Discriminant Analysis*) seguindo de uma Análise de Variáveis Canônicas (CVA - *Canonical Variate Analysis*) para geração dos gráficos discriminantes. As visualizações das diferenças de forma foram feitas através de projeções das configurações de marcos anatômicos ao longo dos diferentes eixos da CVA.

Dimorfismo Sexual

Verificamos se ocorre dimorfismo sexual na forma e tamanho do crânio e mandíbula para cada espécie. Para testar a diferença de tamanho entre machos e fêmeas foi utilizado o teste t de Student; Para a forma utilizamos a MANOVA.

Morfologia em relação à distribuição geográfica

As informações sobre os locais de coleta da amostra (tomadas nas coleções visitadas) serviram como base para gerar uma matriz de distância geográfica (em km) através do programa

Geographic Distance Matrix Generator (Ersts, 2009). Para a variação morfológica entre as localidades geográficas, foi gerada uma matriz de distâncias de Mahalanobis para computar um fenograma com o método de Neighbor-Joining (NJ). Ambas as matrizes, de distância geográfica e morfológica, foram relacionadas através do teste de Mantel.

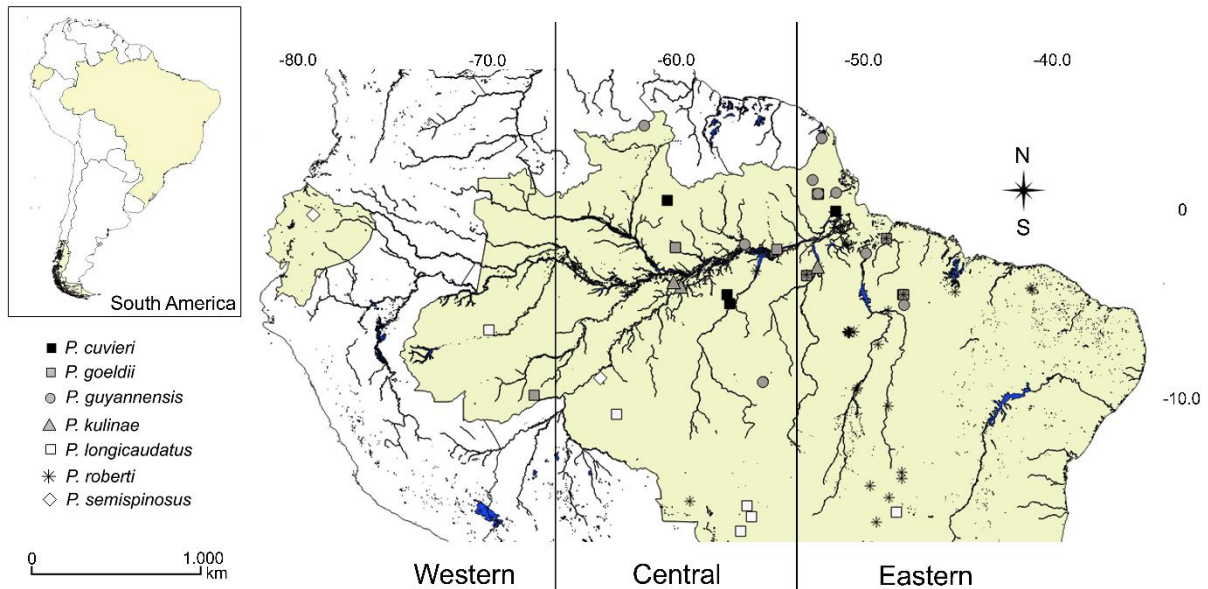


Figura 2: Mapa da localização geográfica das espécies de *Proechimys*, na América do Sul, com a separação geográfica ocidental, central e oriental (adaptado de Hoorn et al., 2010), e a divisão norte e sul do Rio Amazonas. Fonte do mapa político e hidrológico da América do Sul (<http://www.diva-gis.org/>).

Para todas as análises estatísticas e para a geração de gráficos utilizamos a linguagem “R” na versão 3.4.3 (R Development Core Team, 2017), e as bibliotecas ape (Paradis, Claude & Strimmer, 2004), ade4 (Dray & Dufour, 2007), geomorph. (Adams et al., 2017), MASS (Venables & Ripley, 2002), Morpho (Schlager, 2017), Rvcg (Schlager, 2017), stats (R Core Team, 2017) e vegan (Oksanen et al., 2017).

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

Em relação ao dimorfismo sexual no tamanho o teste t se mostrou significativo em todas as vistas do crânio das espécies de *Proechimys*: (dorsal $t = -2,02$; $p = 0,04$; ventral $t = -2,05$; $p = 0,04$; lateral $t = -2,16$; $p = 0,03$; a lateral da mandíbula não foi significativo $t = -1,79$; $p = 0,07$) porém o resultado da ANOVA mostra que a interação entre os fatores, sexo e espécie não

foi significativa em nenhuma das vistas. Para a forma a interação entre os fatores, sexo e espécie também não foi significativa (dorsal: $F_{(1:116)} = 0,6819$, $p = 0,76$; ventral: $F_{(1:120)} = 0,6391$; $p = 0,79$; lateral: $F_{(1:120)} = 0,6341$; $p = 0,84$; lateral da mandíbula: $F_{(1:78)} = 0,7538$; $p = 0,54$), desta forma ambos os sexos foram analisados juntos.

Diferenciação Morfológica entre espécies

Ocorreu diferença de tamanho do centroide entre as espécies de *Proechimys* para as vistas dorsal ($F_{(6;211)} = 54,48$; $p = <0,001$); ventral ($F_{(6;208)} = 53,86$, $p = <0,001$); lateral ($F_{(6;206)} = 49,93$; $p = <0,001$) e lateral mandíbula ($F_{(6;131)} = 32,91$; $p = <0,001$). Onde as espécies *P. roberti* e *P. kulinae* diferem das outras espécies, possuindo tamanhos de centroide menores (Figura 3). Como resultados muito similares foram observados em todas as vistas, apresentamos os resultados somente da vista dorsal.

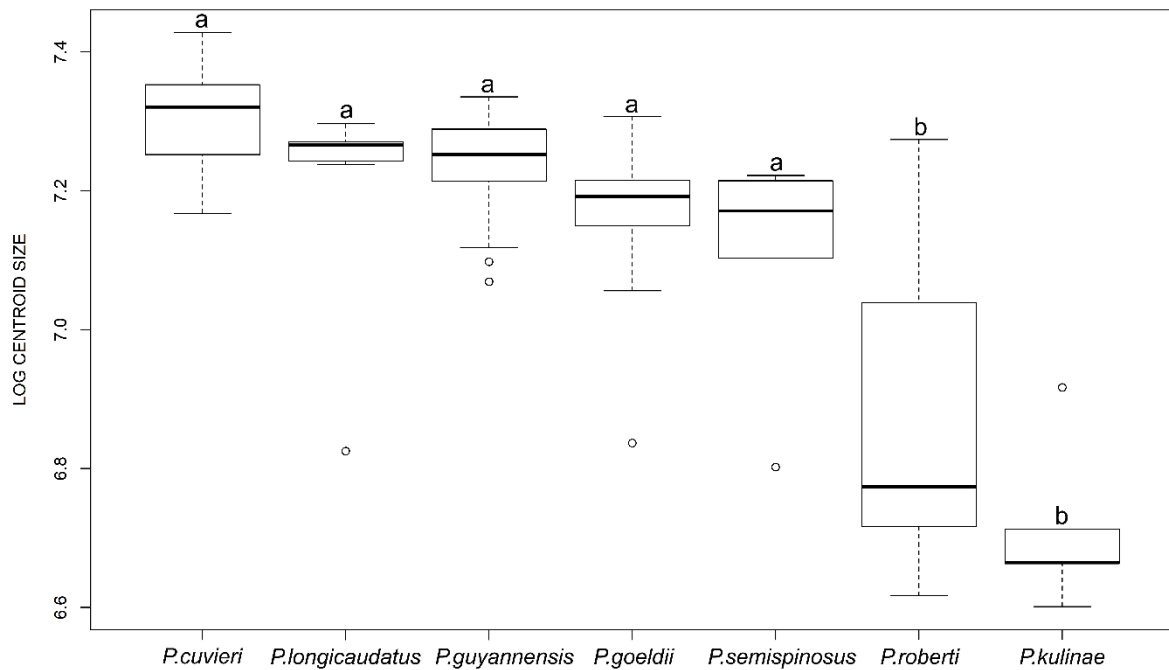


Figura 3. Boxplot da variação do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio para as espécies de *Proechimys*. As letras diferentes se referem a diferença significativa do teste de Tukey.

Em relação à alometria, foi encontrado valor significativo ($p = 0,01$), para as quatro vistas do sínclino, sendo assim, a forma sem o fator alométrico foi utilizada para as análises. Constatamos diferença da forma entre as espécies para a vista dorsal (λ de Wilks = 0,19; $F_{(6;211)} = 2,86$; $p = <0,001$), ventral (λ de Wilks = 0,03; $F_{(6;208)} = 4,04$; $p = <0,001$), lateral (λ de Wilks

= 0,08; $F_{(6,206)} = 2,46$; $p = <0,001$), e lateral da mandíbula (λ de Wilks = 0,17; $F_{(6,131)} = 1,70$; $p = <0,001$). A LDA reclassificou as espécies de *Proechimys*, sendo os valores de reclassificação mais baixos de *P. cuvieri*, *P. goeldii*, *P. guyannensis* e *P. longicaudatus*. Já os valores mais altos de reclassificação foram de *P. kulinae*, *P. roberti* e *P. semispinosus* (Tabela II). Através da análise de componentes principais (PCA), não foi possível obter estruturação entre as espécies. Em relação a análise de variáveis canônicas (CVA), para a vista dorsal mostrou uma sobreposição entre as espécies, com leve separação de *P. kulinae* e *P. cuvieri* do restante das espécies (Figura 4). Onde a espécie *P. kulinae* difere de todas as espécies exceto de *P. goeldii* na vista dorsal, ventral e lateral da mandíbula, e de *P. longicaudatus* na vista dorsal. Já a espécie *P. roberti*, não apresenta diferença com nenhuma outra na lateral da mandíbula.

O resultado do teste de Mantel na comparação das matrizes de distância geográfica e morfológica, apresentou valores não significativos para as vistas dorsal ($r = -0,0005$; $p = 0,45$), ventral ($r = -0,0447$; $p = 0,83$), lateral ($r = -0,0056$; $p = 0,52$) e lateral da mandíbula ($r = -0,0434$; $p = 0,74$).

Tabela II: Matriz de classificação das espécies de *Proechimys* em relação aos indivíduos e o percentual que foram classificados corretamente pela LDA.

Dorsal								
	<i>P. cuvieri</i>	<i>P. goeldii</i>	<i>P. guyannensis</i>	<i>P. kulinae</i>	<i>P. longicaudatus</i>	<i>P. roberti</i>	<i>P. semispinosus</i>	%
<i>P. cuvieri</i>	14	-	-	-	-	8	-	64%
<i>P. goeldii</i>	-	9	3	-	-	11	-	39%
<i>P. guyannensis</i>	-	1	13	-	-	12	-	50%
<i>P. kulinae</i>	-	1	-	3	-	1	-	60%
<i>P. longicaudatus</i>	-	1	-	-	3	3	-	43%
<i>P. roberti</i>	2	3	2	-	-	121	1	94%
<i>P. semispinosus</i>	-	-	-	-	-	2	4	67%
Ventral								
	<i>P. cuvieri</i>	<i>P. goeldii</i>	<i>P. guyannensis</i>	<i>P. kulinae</i>	<i>P. longicaudatus</i>	<i>P. roberti</i>	<i>P. semispinosus</i>	%
<i>P. cuvieri</i>	19	1	-	-	-	1	-	90%
<i>P. goeldii</i>	1	15	-	-	-	7	-	65%
<i>P. guyannensis</i>	-	1	23	-	2	1	-	85%
<i>P. kulinae</i>	-	1	-	4	-	-	-	80%
<i>P. longicaudatus</i>	-	-	1	-	4	2	-	57%
<i>P. roberti</i>	-	-	-	-	2	125	-	98%
<i>P. semispinosus</i>	-	-	-	-	-	-	5	100%
Lateral								
	<i>P. cuvieri</i>	<i>P. goeldii</i>	<i>P. guyannensis</i>	<i>P. kulinae</i>	<i>P. longicaudatus</i>	<i>P. roberti</i>	<i>P. semispinosus</i>	%
<i>P. cuvieri</i>	11	1	-	-	-	9	-	52%
<i>P. goeldii</i>	-	22	-	-	-	2	-	92%
<i>P. guyannensis</i>	-	1	20	-	-	5	-	77%
<i>P. kulinae</i>	-	-	-	5	-	-	-	100%
<i>P. longicaudatus</i>	1	-	-	-	6	-	-	86%
<i>P. roberti</i>	-	4	3	-	-	118	-	94%
<i>P. semispinosus</i>	-	-	-	-	-	1	4	80%
Lateral Mandíbula								
	<i>P. cuvieri</i>	<i>P. goeldii</i>	<i>P. guyannensis</i>	<i>P. kulinae</i>	<i>P. longicaudatus</i>	<i>P. roberti</i>	<i>P. semispinosus</i>	%
<i>P. cuvieri</i>	6	2	1	-	-	5	-	43%
<i>P. goeldii</i>	-	6	1	-	-	8	-	40%
<i>P. guyannensis</i>	-	2	9	-	-	10	-	43%
<i>P. kulinae</i>	-	-	-	5	-	-	-	100%
<i>P. longicaudatus</i>	-	-	1	-	3	3	-	42%
<i>P. roberti</i>	3	1	5	-	-	60	1	86%
<i>P. semispinosus</i>	-	-	1	-	-	-	5	83%

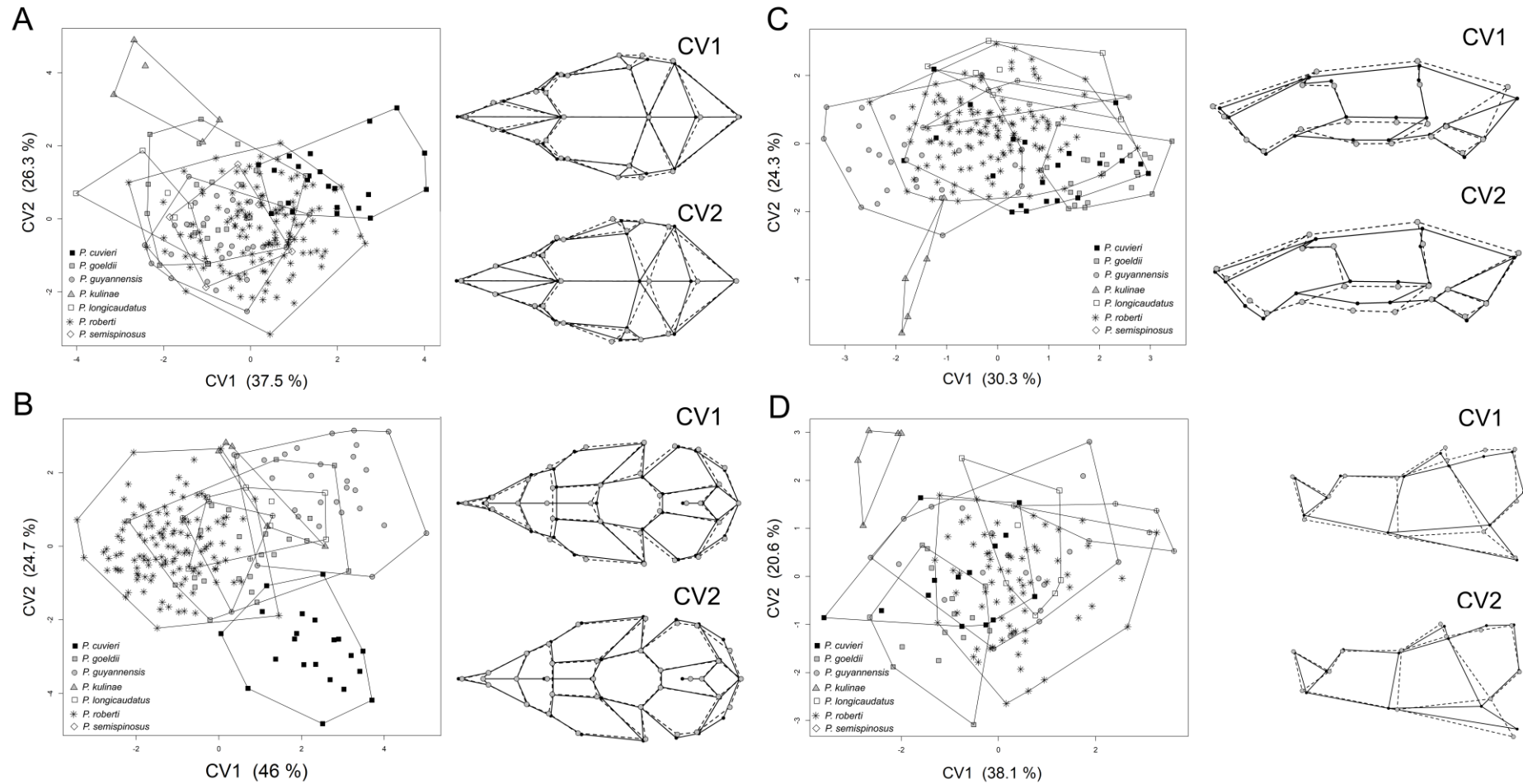


Figura 4. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

Diferenciação Morfológica entre Regiões Geográficas

Não foi constatamos diferença no tamanho do centroide entre as divisões geográficas. As espécies que ocorrem em mais de uma região geográfica não apresentam diferença no tamanho do centroide em nenhuma das vistas do sínclânio (Tabela III). Para a forma não foi constatada diferença intraespecífica do sínclânio em relação as divisões geográficas em nenhuma das vistas do sínclânio. A CVA mostra uma sobreposição nas espécies de *Proechimys* em relação a diferença intraespecífica para as divisões geográficas (Figura 5).

Tabela III: Valores da ANOVA (p) para a diferença intraespecífica no tamanho do centroide nas espécies de *Proechimys* em relação as divisões geográfica, para o crânio e mandíbula, onde: D – dorsal; V – ventral; L – lateral; ML – lateral da mandíbula.

Espécies	Oriental x Central				Occidental x Central				Oriental x Occidental			
	D	V	L	ML	D	V	L	ML	D	V	L	ML
<i>P. cuvieri</i>	1,00	0,28	1,00	0,99	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. goeldii</i>	1,00	0,22	0,99	1,00	0,99	-	1,00	-	0,99	-	0,99	-
<i>P. guyannensis</i>	0,99	0,42	0,99	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. kulinae</i>	0,98	0,81	0,99	0,95	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. longicaudatus</i>	0,44	0,16	0,45	0,65	1,00	0,45	1,00	1,00	0,59	0,22	0,65	0,74
<i>P. roberti</i>	0,99	0,30	1,00	0,99	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. semispinosus</i>	-	-	-	-	0,69	-	0,67	0,69	-	-	-	-

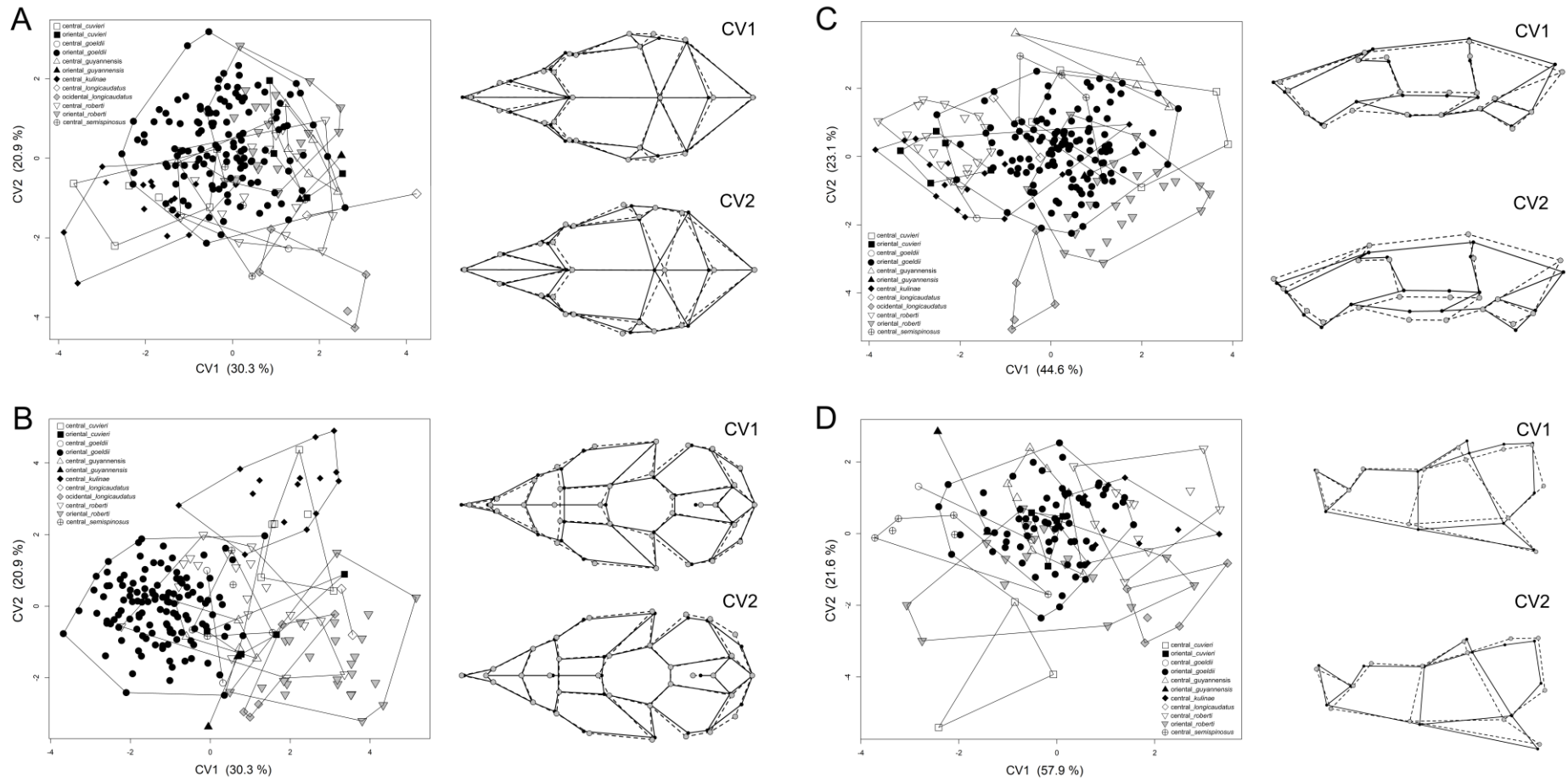


Figura 5. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* em relação as divisões geográficas nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

Ao considerar o rio Amazonas como uma barreira a relação intraespecífica para a regiões norte e sul do Rio Amazonas, as espécies que ocorrem em ambas regiões não apresentaram diferença de tamanho (Figura 6).

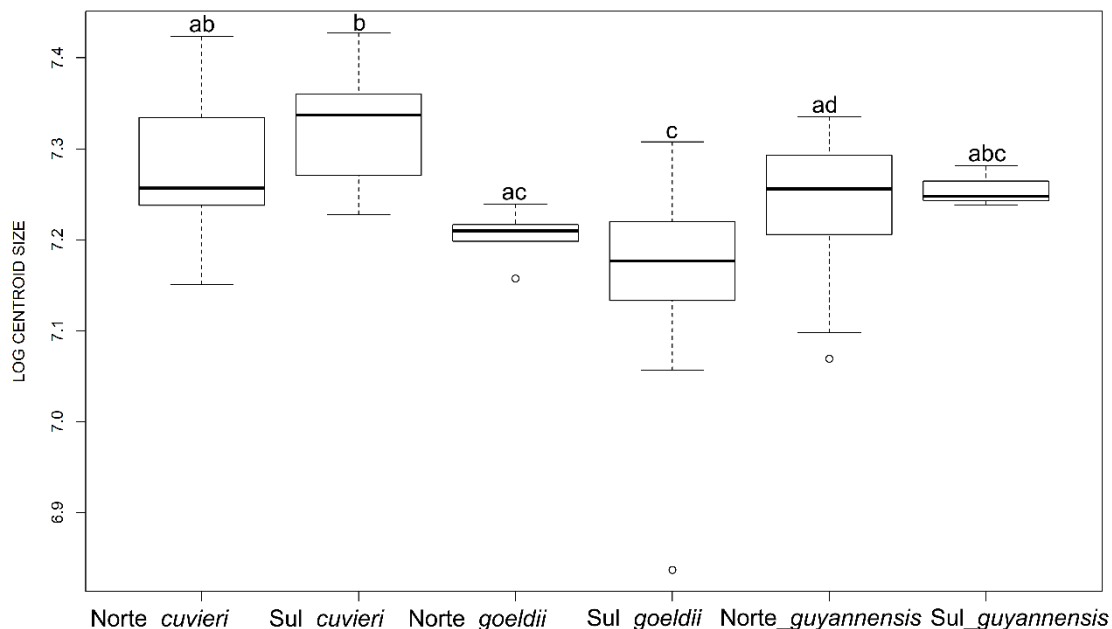


Figura 6. Boxplot da variação do tamanho do centroide da vista dorsal do crânio dos indivíduos de *Proechimys* em relação a variação intraespecífica da região Norte e Sul do rio Amazonas. As letras diferentes sob as caixas indicam a diferença significativa para o teste de Tukey.

Em relação a forma não ocorre variação intraespecífica em nenhuma das vistas do sínclânio. A LDA em relação as espécies que ocorrem no norte e no sul do rio Amazonas apresentou altos valores de reclassificou as espécies em todas as vistas, com o menor valor de *P. goeldii* da região norte na vista dorsal (Tabela IV). A CVA mostra sobreposição nas espécies que ocorrem no norte e sul do rio Amazonas (Figura 7). Não foi observada diferença intraespecífica de forma entre as espécies que ocorrem no norte e no sul, com exceção da vista lateral da mandíbula que ocorre diferença entre *P. goeldii* sul e *P. goeldii* norte $p = 0,002$ (Figura 7).

Tabela IV: Matriz de classificação intraespecífica nas espécies de *Proechimys* para a divisão geográficas Norte e Sul do rio Amazonas em relação aos indivíduos e o percentual que foram classificados corretamente pela LDA.

Dorsal							
	Norte <i>cuvieri</i>	Norte <i>goeldii</i>	Norte <i>guyannensis</i>	Sul <i>cuvieri</i>	Sul <i>goeldii</i>	Sul <i>guyannensis</i>	%
Norte <i>cuvieri</i>	11	-	-	-	-	-	100%
Norte <i>goeldii</i>	-	3	2	-	1	-	50%
Norte <i>guyannensis</i>	-	1	22	-	-	-	96%
Sul <i>cuvieri</i>	1	-	-	9	1	1	75%
Sul <i>goeldii</i>	-	-	1	-	15	-	94%
Sul <i>guyannensis</i>	-	-	-	-	-	3	100%
Ventral							
	Norte <i>cuvieri</i>	Norte <i>goeldii</i>	Norte <i>guyannensis</i>	Sul <i>cuvieri</i>	Sul <i>goeldii</i>	Sul <i>guyannensis</i>	%
Norte <i>cuvieri</i>	9	-	-	-	1	-	90%
Norte <i>goeldii</i>	-	8	-	-	-	-	100%
Norte <i>guyannensis</i>	-	-	24	-	-	-	100%
Sul <i>cuvieri</i>	-	-	-	11	-	-	100%
Sul <i>goeldii</i>	-	-	1	-	14	-	93%
Sul <i>guyannensis</i>	-	-	-	-	-	3	100%
Lateral							
	Norte <i>cuvieri</i>	Norte <i>goeldii</i>	Norte <i>guyannensis</i>	Sul <i>cuvieri</i>	Sul <i>goeldii</i>	Sul <i>guyannensis</i>	%
Norte <i>cuvieri</i>	9	-	-	-	-	-	100%
Norte <i>goeldii</i>	-	8	-	-	-	-	100%
Norte <i>guyannensis</i>	-	-	24	-	-	-	100%
Sul <i>cuvieri</i>	-	1	-	10	1	-	83%
Sul <i>goeldii</i>	-	-	-	-	16	-	100%
Sul <i>guyannensis</i>	-	-	-	-	-	2	100%
Lateral da Mandíbula							
	Norte <i>cuvieri</i>	Norte <i>goeldii</i>	Norte <i>guyannensis</i>	Sul <i>cuvieri</i>	Sul <i>goeldii</i>	Sul <i>guyannensis</i>	%
Norte <i>cuvieri</i>	6	-	-	-	-	-	100%
Norte <i>goeldii</i>	-	4	1	-	-	-	80%
Norte <i>guyannensis</i>	-	-	19	1	-	-	95%
Sul <i>cuvieri</i>	-	-	-	8	-	-	100%
Sul <i>goeldii</i>	-	-	-	1	9	-	90%
Sul <i>guyannensis</i>	-	-	-	-	-	-	-

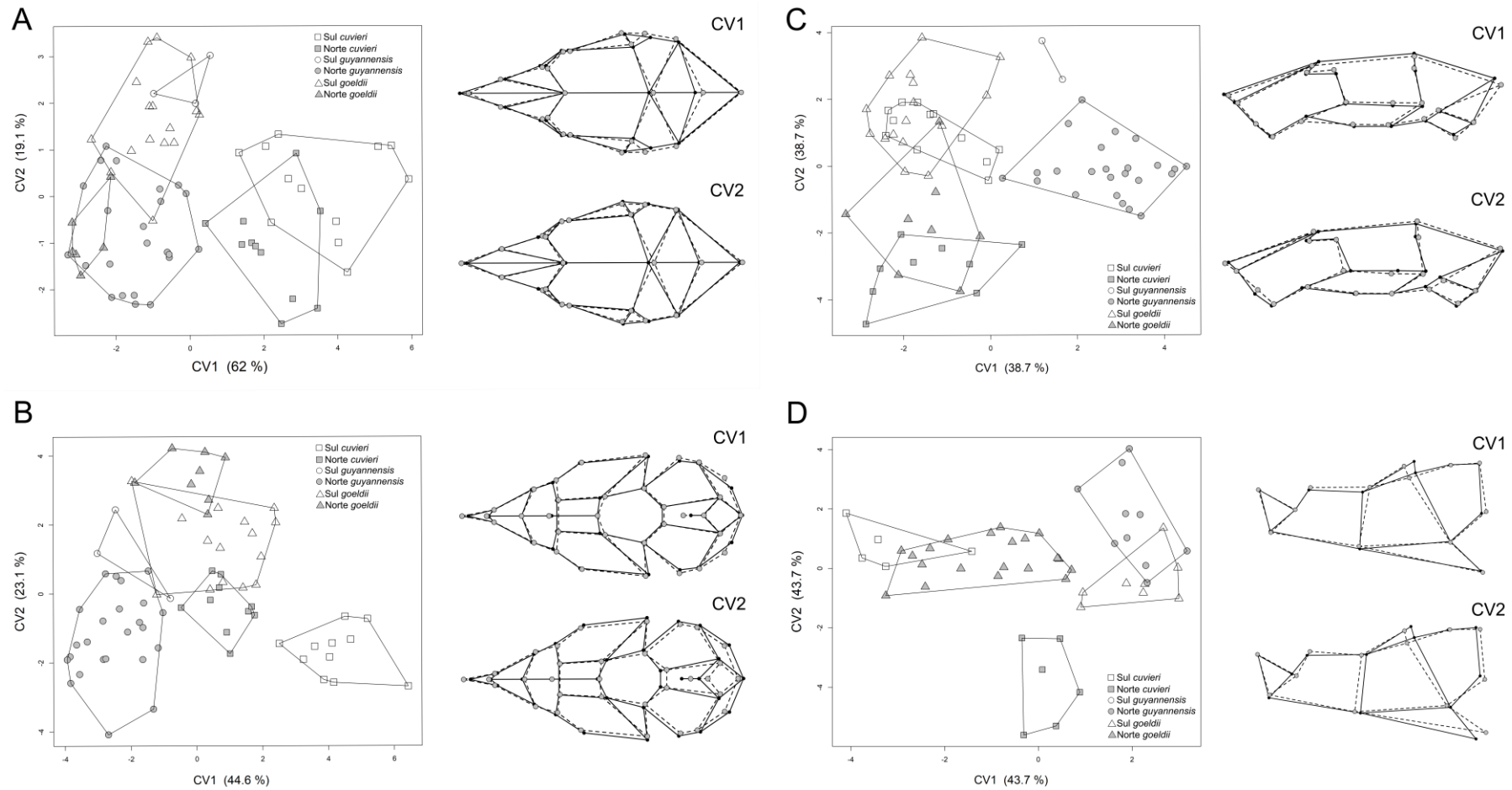


Figura 7. Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* em relação ao rio Amazonas como barreira geográfica nas vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimos da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

DISCUSSÃO

Foi constatamos dimorfismo sexual no tamanho e na forma nas espécies de *Proechimys*, porém não foi evidenciado interação entre os fatores sexo e as espécies, parcialmente contrário ao trabalho de Corti et al., (2001), que constatou dimorfismo no tamanho e não para a forma de *Proechimys*. Por sua vez, podemos constatar que o dimorfismo sexual é pouco relevante no gênero *Proechimys*, uma vez que é relatado que a diferença do tamanho entre os sexos está associado ao crescimento das espécies mesmo quando adultos (Patton & Rogers 1983; Patton et al., 2000). Em relação ao tamanho do centroide no sínclânio das espécies de *Proechimys*, observamos que ocorre diferença. Com a espécie *P. roberti* apresentando grande variação por agrupar as subespécies (*P. roberti arescens*, e *P. roberti oris*). A espécie *P. kulinae* que apresenta o menor tamanho corporal do gênero (Patton & Leite, 2015), também apresenta o menor tamanho de centroide (Figura 3).

Na forma do sínclânio, constatamos diferença entre as espécies de *Proechimys*. Entretanto a CVA (Figura 4), mostra grande sobreposição entre as espécies, aparentemente apresentado diferenças sutis na forma do sínclânio. Sendo assim, podemos considerar que as espécies do gênero são bastante similares, possuindo no geral um crânio estreito e alongado, possivelmente essas características estariam relacionadas ao seu ambiente e hábitos alimentares. Considerando que roedores que vivem em áreas florestais e possuem uma dieta herbívora possuem um crânio mais estreito (Samuels 2009; Hautier, Lebrun & Cox, 2012). Desta forma, a nossa primeira hipótese é parcialmente corroborada, uma vez que constatamos diferença de tamanho no sínclânio entre as espécies. Porém não observamos diferença de forma em relação as estruturas funcionais do sínclânio relacionadas a audição, alimentação e olfato, como encontrado por Corti et al. (2001).

Para a variação intraespecífica nas regiões geográficas (oriental, central e ocidental), observamos que as espécies que ocorrem em mais de uma região não apresentam diferença de tamanho e forma. Isso evidencia a ampla distribuição e capacidade de dispersão deste gênero. Considerando ainda, que o gênero é capaz de sobreviver em diferentes ambientes, como preservados ou que sofreram perturbação (Patton et al., 2000). Desta forma, podemos inferir que apesar da região ocidental apresentar maior riqueza de mamíferos por possuir características de solo e produtividade superiores do que o encontrado na região oriental (Voss & Emmons 1996; Hoorn et al., 2010; Quesada et al., 2010), as espécies de *Proechimys*

possivelmente não apresentam diferenças de tamanho e forma oriundas destes fatores. Não corroborada a nossa segunda hipótese uma vez que não ocorre diferença intraespecífica.

Notavelmente o mesmo ocorre quando se considera o rio Amazonas como uma barreira. Quando analisamos as espécies que ocorrem em ambas as margens do rio Amazonas, observamos que não ocorre diferença intraespecífica. Desta forma, podemos considerar que o rio Amazonas não é uma barreira efetiva à dispersão dessas espécies, corroborando a nossa terceira hipótese. Podemos ressaltar ainda, como apontado por Moraes et al., (2016), como a habilidade de cada espécie em transpor o rio e estabelecer populações na outra margem é relevante. Sendo relatado que para roedores o padrão de distribuição está geralmente mais correlacionado com a vegetação do que com a margem do rio (Gascon et al., 2000).

Sendo assim, para entender os padrões de diversidade, se faz necessário um entendimento do amplo contexto de influências regionais, geográficas e históricas (Ricklefs, 2004). Considerando, que ao longo do período Neogeno, na região da Amazônia ocorreram mudanças climáticas, erosão intensa com uma paisagem em mudança resultante da formação dos Andes e do desenvolvimento da bacia de drenagem, que resultou no surgimento de novos habitats (Hoorn et al 2017). Essas novas oportunidades ecológicas, podem ter ocasionado a expansão do gênero *Proechimys*, uma vez que sua especiação ocorreu durante o Plioceno (Galewski et al. 2005). Isso resultaria na amplitude de variação que encontramos hoje nesse gênero. Com espécies ocorrendo tanto nas Florestas amazônicas ocidentais influenciadas pelos Andes e a bacia sedimentar, como na floresta da região oriental amazônica mais seca, influenciadas pela transição da Amazônia com o Cerrado. Desta forma, possivelmente a diversidade e grande amplitude geográfica do gênero está relacionada as questões ambientais e/ou a filogenia.

Com o resultado do teste de mantel, onde observamos claramente que não há estruturação geográfica na morfologia do sínclínio. Descartamos a ideia de isolamento pela distância, ou seja, se há estruturação geográfica ela não é linear. Em conjunto com as análises de diferenciação regional (ocidental, central e oriental) e do rio Amazonas como uma barreira, concluímos que as espécies do gênero *Proechimys* não são influenciadas no tamanho e na forma do sínclínio por nenhuma destas hipóteses. Salientando, como o sínclínio ao longo das variações regionais e o rio Amazonas como barreira, apresenta diferenças de forma bem sutis.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e chefes de coleções: João A. Oliveira do Museu Nacional do Rio de Janeiro, a Juliana Gualda e Mario de Vivo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, a Yuri L. R. Leite e Monique Nascimento da Universidade Federal do Espírito Santo. A agência de fomento Capes pela concessão da bolsa.

REFERENCIAS

- Adams, D.C., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A., Sherratt, E. (2017). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>
- Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool* 71, 5-16.
- Adler, G.H. (1995). Fruit and Seed Exploitation by Central American Spiny Rats, *Proechimys semispinosus*. *Stud Neotrop Fauna E* 30,4, 237-244.
- Ayres, J. M., Clutton-Brock, T. H. (1992). River boundaries and species range size in Amazonian primates. *Am Nat* 140, 531–537.
- Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric Tools of Landmark Data: Geometry and Biology*. London, United Kingdom. Cambridge University Press.
- Bush, M.B. (1994). Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J Biogeogr*, 21, 5–17.
- Corti, M., Aguilera, M., Capanna, E. (2001). Size and shape changes in the skull accompanying speciation of Sul American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *J Zool London*. V. 253, p. 537-547.
- da Silva, M.N.F., Patton, J.L. (1998). Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Mol Ecol* 7, 475-486.
- Dray, S., Dufour, A.B. (2007): The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw*. 22, 1-20.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V. (1998). *Statistical shape analysis*. New York, NY: John Wiley & Sons, Inc.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V. (2016). *Statistical shape analysis: with application in R*. New York, NY: John Wiley and Sons, Ltd.
- Emmons, L.H. (2005). A Revision of the Genera of Arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), With Descriptions of Two New Genera. In *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James*

L. Patton). 247-310. Lacey, E.A., Myers, P. (Ed). University of California publications in zoology.

Ersts, P.J. (2009) Geographic Distance Matrix generator (version 1.2.3.). American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation.

Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L., Douzery, E.J.P. (2005). Ecomorphological diversification among Sul American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Mol Phylogenet Evol* 34, 601–615.

Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., da Silva, M. N. F., Bogarti, J. P., Lougheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S., Boag, P. T. (2000). Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *PNAS*, 97, 25, 13672–13677.

Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131–137.

Hautier, L., Lebrun, R., Cox, P.G. (2012). Patterns of Covariation in the Masticatory Apparatus of Hystricognathous Rodents: Implications for Evolution and Diversification. *J. Morphol* 273, 1319–1337.

Hoch, G.A., Adler, G.H. (1997). Removal of Black Palm (*Astrocaryum standleyanum*) Seeds by Spiny Rats (*Proechimys semispinosus*). *J Trop Ecol*, 13, 1, 51-58.

Hoorn, C., Bogotá-A, G.A., Romero-Baez, M., Lammertsma, E.I., Flantua, S.G.A., Dantas, E.L., Dino, R., do Carmo, D.A., Chemale Jr, F. (2017). The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global Planet Change*.

Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A., Lorente, M.A. (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene Northern South America. *Geology* 23, 3, 237–240.

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330, 927-931.

Insel, N., Poulsen, C.J., Ehlers, T.A. (2009). Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Clim Dyn*.

Lara, M.C., Patton, J.L., Hingst-Zaher, E. (2002). *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol* 67, 233-242.

Leite, R.N., Rogers, D.S. (2013). Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Org Divers Evol*.

Machado, T., Silva, M.J.J., Leal-Mesquita, E.R., Carmignotto, A.P., Yonenaga-Yassuda, Y. (2005). Nine karyomorphs for spiny rats of the genus *Proechimys* (Echimyidae, Rodentia) from Norte and Central Brazil. *Genet Mol Biol* 28, 4, 682-692.

- Monteiro, L.R., Reis, S.F. (2005). Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *J Zool Syst Evol Res* 43, 4, 332–338.
- Moraes, L.J.C.L., Pavan, D., Barros, M.C., Ribas, C.C. (2016). The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in Sul-eastern Amazonia. *J. Biogeogr.* 43, 2113–2124.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-5. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan>.
- Oliveira, J.A., Bonvicino, C.R. (2006). Ordem Rodentia. In *Mamíferos do Brasil*. 347-406. Reis, N.R., Peracchi, A.L., Pedro, W.A., Lima, I.P., (Ed). Londrina, Paraná.
- Patton, J.L. (1987). Species group of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). *Fieldiana: Zoology* 39, 305–345.
- Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Malcolm, J.R. (2000). Mammals of the Rio Jurua and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *B Am Mus Nat Hist*.
- Patton, J.L., Leite, R.N., (2015). Genus *Proechimys*. In *Mammals of Sul America. Volume 2: Rodents*. 950-988. Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G. (Ed). The University of Chicago Press.
- Patton, J.L., Rogers, M.A. (1983). Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). *Z. Säugetierkd* 48, 363–370.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289-290.
- Poulsen, C.J., Ehlers, T.A., Insel, N. (2010). Onset of Convective Rainfall During Gradual Late Miocene Rise of the Central Andes. *Science* 328, 490- 493.
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T.R., Czimczik, C., Fyllas, N.M., Martinelli, L., Nardoto, G.B., Schmerler, J., Santos, A.J.B., Hodnett, M.G., Herrera, R., Luizão, F.J., Arneith, A., Lloyd, G., Dezzeo, N., Hilke, I., Kuhlmann, I., Raessler, M., Brand, W.A., Geilmann, H., Moraes Filho, J.O., Carvalho, F.P., Araujo Filho, R.N., Chaves, J.E., Cruz Junior, O.F., Pimentel, T.P., Paiva, R. (2010). Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7, 1515–1541.
- R Development Core Team. (2017). R: a language and environment statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R Development Core Team. Available at: <http://www.rproject.org>
- Ribas, C.C., Aleixo, A., Nogueira, A.C.R., Miyaki, C.Y., Cracraft, J. (2012). A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *P Roy Soc B-Biol Sci* 279, 681–689.

- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol Lett* 7, 1-15.
- Rohlf, F.J. (2013). tpsUtil, file utility program, version 1.64. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J. (2015). tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.19. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., Slice, D. (1990). Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39, 1, 40-59.
- Samuels, J.X. (2009). Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zool J Linn Soc-Lond* 156, 864–888.
- Schlager, S. (2017). “Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R.” In: *Statistical Shape and Deformation Analysis*. 217-256. Zheng, G., Li, S., Szekely, G. (Ed). Academic Press.
- Silva, C.E.F., Eler, E.S., Silva, M.N.F, Feldberg, E. (2012). Karyological analysis of *Proechimys cuvieri* and *Proechimys guyannensis* (Rodentia, Echimyidae) from central Amazon. *Genet Mol Biol* 35, 1, 88-94.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. 4 Ed. Springer, New York.
- Voss, R.S., Emmons, L.H. (1996). Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *B Am Mus Nat Hist* 230.
- Wallace, A.R. (1854): On the Monkeys of the Amazon. *J Nat Hist Series* 2, 14, 84, 451-454.
- Weksler, M., Bonvicino, C.R., Otazu, I.B., Silva Júnior, J. (2001). Status of *Proechimys roberti* and *P. oris* (Rodentia: Echimyidae) from Eastern Amazonia and Central Brazil. *J Mamm* 82, 1, 109–122.

APÊNDICE I

Espécies de *Proechimys* utilizadas nas análises. Espécimes depositados nas coleções: Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Proechimys cuvieri: **Fêmea**: USP26619; **Machos**: MN61640; MN61641; USP21258; USP21257; USP22932; USP21260; USP21268; USP22935; USP26700; USP21255; USP26622; **Sem gênero definido**: USP21270; USP26641; USP25983; USP26150; USP26649; USP26136; USP26127; USP26202; USP25948; USP26620; USP26610; USP26616.

Proechimys goeldii: **Fêmeas**: USP7347; USP21278; USP22759; USP21275; USP26609; USP26603; USP26606; **Machos**: USP26621; USP21277; USP21272; USP21276; USP22745;

USP21281; USP26617; USP22747; **Sem gênero definido:** MN6150; USP537; USP26014; USP25937; USP26008; USP26642; USP26012; USP26006; USP26614; USP21279.

Proechimys guyannensis: **Fêmeas:** MN20427; MN20316; MN20350; MN20349; MN20359; MN20374; MN20342; MN20371; MN20444; USP4660; USP8994; USP22353; **Machos:** MN20425; MN20380; MN20336; MN20352; MN20330; MN20310; MN20363; MN20366; MN20339; MN20608; MN20434; MN20446; MN20418; MN20419; USP8074; USP8074.

Proechimys kulinae: **Fêmea:** UFES2649; **Machos:** UFES2962; UFES2839; **Sem gênero definido:** UFES2834; UFES2835.

Proechimys longicaudatus: **Fêmeas:** USP25837; USP6346; **Machos:** USP900; USP6347; USP10657; **Sem gênero definido:** MN64694; USP2005; USP6346; USP17562.

Proechimys roberti: **Fêmeas:** MN34149; MN81717; USP21271; USP4498; MN34140; MN21924; MN4064; USP26655; MN34168; MN34169; MN34170; MN67093; MN50209; MN50213; MN50194; MN50195; MN50199; MN76215; MN76211; UFES1390; UFES1388; MN50200; MN76750; UFES1392; UFES1395; UFES1396; UFES1397; UFES1405; UFES1398; UFES1401; 50-F-UFES1404; UFES1445; UFES1570; UFES1569; UFES1887; UFES1858; USP26612; USP21263; **Machos:** MN81718; USP26693; MN21914; MN34144; MN21922; MN21923; MN4078; MN5454; MN5457; MN34174; MN50211; MN50208; MN50193; MN50196; MN75077; UFES1402; UFES1403; UFES1400; UFES1446; UFES1580; UFES1583; UFES2945; UFES1857; UFES1873; UFES1860; UFES1859; USP26552; USP26604; **Sem gênero definido:** USP26211; USP26213; USP26220; USP26210; USP25996; USP26188; USP26184; USP26204; USP26204; USP26207; USP26221; USP26208; USP26201; USP26169; USP26205; USP26193; USP26215; USP26166; USP26183; USP26181; USP26182; MN69846; USP26214; USP26195; SP26055; USP26110; USP26134 USP26115; USP26209; USP26133; USP26112; USP26198; USP26219; USP26089; USP26117; USP26111; USP26035; USP26090; ; USP26116; USP26026; USP25979; USP25984; USP25913; USP25954; USP25930; USP26029; USP25945; USP25944; USP25912; USP25922; USP25947; USP25957; USP25943; USP25991; USP25997; USP26034; USP25941; USP26175; USP26023; USP26167; USP26057; USP26122; USP26118; USP26065; USP25981; USP26135; USP26114; USP26191; USP26130; USP26124; USP26206; USP26216.

Proechimys semispinosus: **Fêmeas:** MN27951; MN27952; MN27954; **Machos:** MN27950; MN27953; **Sem gênero definido:** USP2002.

APÊNDICE II

Descrição dos marcos anatômicos para as quatro vistas dos sínclânio.

Vista Dorsal

1 - Extremidade do nasal na sutura entre os nasais; 2 e 3 - Extremidade anterior da sutura entre o nasal e o pré-maxilar; 4 e 5 - Extremidade anterior da raiz do arco zigomático; 6 e 7 - Sutura anterolateral entre o frontal e maxilar; 8 - Sutura sagital entre o frontal e o nasal; 9 e 10 - Extremidade posterior do forame infra orbital; 11 e 12 - Extremidade anterior do forame infra orbital; 13 e 14 - Extremidade final do processo jugal superior; 15 e 16 - Extremidade anterior da sutura entre o frontal e o esquamosal; 17 - Sutura sagital entre o frontal e o parietal; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 22 - Sutura sagital entre o parietal e interparietal; 23 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Ventral

1 - Extremidade anterior da sutura entre os nasais; 2- Extremidade posterior do alvéolo incisivo; 3 e 4 - sutura entre nasal e pré-maxilar; 5 e 6 - Sutura lateral entre pré-maxilar e maxilar; 7 - Extremidade anterior do forame incisivo; 8 - Extremidade posterior do forame incisivo; 9 e 10 - Extremidade anterior do forâmen infraorbital; 11 e 12 - Margem anterior do alvéolo do 4º pré-molar; 13 e 14 - Margem posterior do alvéolo do 3º molar; 15 e 16 - Sutura entre maxilar e jugal na porção interna do arco zigomático; 17 - Extremidade posterior da sutura do palato; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Extremidade posterior do foramen oval; 22 e 23 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 24 e 25 - Extremidade lateral da sutura entre basisfenóide e basioccipital; 26 e 27 - Extremidade lateral da apófise mastoide; 28 - Extremidade anterior da parte basilar do osso occipital; 29 - Extremidade anterior do forame magno; 30 e 31 - Extremidade lateral da crista occipital; 32 e 33 - Extremidade lateral do forame magno; 34 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral

1 - Extremidade anterior da sutura entre nasais; 2- Extremidade anterior da sutura entre nasal e pré-maxilar; 3 - Ponto mais posterior do alvéolo incisivo; 4 - Ponto inferior do alvéolo incisivo; 5 - Sutura entre nasal e frontal; 6 - Sutura entre maxilar e frontal na borda do forame infraorbital ; 7 - Ponto mais inferior da sutura entre pré-maxilar e maxilar; 8 - Ponto mais inferior da sutura entre maxilar e lacrimal; 9 - Sutura supra posterior entre maxila e jugal na borda do arco zigomático; 10 - Extremidade inferior da sutura entre maxilar e jugal; 11 -

Extremidade final do processo jugal superior; 12 - Extremidade final do processo jugal inferior; 13 – Ponto superior da sutura entre frontal e parietal; 14 - Sutura entre frontal, parietal e esquamosal; 15 - Extremidade do processo jugal posterior; 16 - Extremidade anterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica; 17 - Extremidade posterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica próximo ao meato auditivo externo; 18 – Extremidade inferior da apófise mastoide; 19 – Sutura entre o occipital e bula timpânica; 20 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral da Mandíbula

1 - Borda anterior dorsal do alvéolo incisivo; 2- Borda anterior ventral do alvéolo incisivo; 3 - Extremidade inferior do diastema; 4 - Borda anterior da raiz do 3º molar; 5 - intersecção posterior da raiz do molar com a superfície coronoide; 6 - Ponto dorsal da borda ventral do ramo horizontal com o corpo da mandíbula; 7 - Ponta do processo coronoide; 8 - Máximo de curvatura entre o processo coronoide e condilar; 9 - Borda anterior da superfície articular condilar; 10 - Ponta do processo condilar; 11 - Borda posterior da superfície articular condilar; 12 - Máximo de curvatura entre o processo condilar e angular; 13 - Ponta do processo angular.

Capítulo 3

Iaeger, C.T.; Maestri, R., Fornel, R.

***Proechimys* e *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae):
diferenças no sincrânio e distribuição potencial em dois
gêneros de ratos de espinho na região Neotropical**

Artigo formatado segundo as normas do periódico
Mammalian Biology.

***Proechimys* e *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae): diferenças no sincrânio e distribuição potencial em dois gêneros de ratos de espinho na região Neotropical**

Chaiane Teila Iaeger¹, Renan Maestri², Rodrigo Fornel¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI Campus Erechim, Av. Sete de Setembro 1621, CEP 99709-910, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal - Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

Correspondence: Chaiane Teila Iaeger, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões: URI Campus de Erechim. Av. Sete de Setembro, 1621, CEP 99709-910, Erechim, Brasil. E-mail:chai.iaeger@gmail.com.

Resumo: A distribuição geográfica das espécies pode ser vista como o reflexo espacial do seu nicho, considerando que a espécie depende de condições adequadas para sua sobrevivência. Sendo assim, algumas características morfológicas compartilhadas podem surgir quando os organismos ocorrem em ambientes similares. Nosso objetivo foi, através da morfologia do sínclânio e da modelagem de nicho, demonstrar as diferenças que ocorrem entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*. Testando as hipóteses de que ocorre diferença no sínclânio entre os gêneros, apesar de apresentarem grande similaridade morfológica e ecológica. Considerando que o gênero com maior potencial de ocorrência na modelagem de nicho, apresente menor diferença na morfologia do sínclânio. Para isso, nosso tamanho amostral total foi de 612 indivíduos de ambos os gêneros. Utilizamos métodos de morfometria geométrica com a plotagem de marcos anatômicos bidimensionais. Os modelos de distribuição das espécies foram gerados pelo algoritmo de máxima entropia (Maxent), utilizando dados de presença das espécies e 19 camadas bioclimáticas e uma de elevação. Com nossos resultados, observamos que não ocorre diferença de tamanho do sínclânio entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* em nenhuma das vistas, porém, ocorre diferença de forma. As espécies de *Trinomys* apresentando alterações nas bulas auditivas e possuindo um processo jugal mais proeminente e um crânio mais robusto, e as espécies de *Proechimys* um crânio delgado e afilado. Os modelos de distribuição potencial das espécies mostram grande sobreposição de nicho, com amplas áreas de distribuição potencial para as espécies de *Proechimys* e *Trinomys*. Com os modelos de distribuição potencial das espécies de *Proechimys* apresentando maior amplitude de distribuição potencial, apesar das espécies possuírem a menor variação de forma do sínclânio.

Palavras-chave: Ambiente. Diversidade. Hystricognathi. Modelagem. Morfometria.

Introdução

As características morfológicas dos organismos são utilizadas na classificação em grupos em estudos de sistemática e então comparados para identificar as relações entre os organismos (Cardini e Elton 2008), como também é utilizada para a quantificação da diversidade biológica (Adams et al. 2004). A diversidade biológica pode refletir trajetórias de desenvolvimento divergentes devido a diversas condições ambientais, dessa forma populações geneticamente homogêneas podem apresentar diferenças morfológicas, sendo a morfometria uma importante ferramenta para a quantificação da variação da forma (Breno et al. 2011). Elementos morfológicos ou fisiológicos compartilhados ou únicos podem surgir quando vários grupos de organismos enfrentam um gradiente ambiental comum ou similar (Langerhans e DeWitt 2004).

A distribuição geográfica de uma espécie depende das condições adequadas para sua sobrevivência, assim a amplitude de ocorrência desta espécie pode ser vista como o reflexo espacial do seu nicho (Brown e Lomolino 2006). Os modelos de distribuição potencial de espécies podem fornecer uma previsão ecológica útil uma vez que são modelos de nicho ambiental potencial e demonstram uma forte capacidade preditiva de ocorrência das espécies (Elith e Leathwick 2009). Os roedores possuem ampla distribuição ocorrendo em quase todos os continentes, podem ocupar basicamente qualquer habitat, o que é possibilitado por seus hábitos alimentares além de reprodução rápida, desta forma possuem um grande sucesso na ocupação dos ambientes (Kay e Hoekstra 2008).

Dentro da infraordem Hystricognathi, encontramos a família de roedores Echimyidae a mais diversa morfolologicamente e ecologicamente (Lara et al. 2002; Emmons et al. 2015). As espécies atuais de Echimyidae compartilham excepcionais caracteres morfológicos ancestrais (Lara et al. 2002). Sendo a subfamília Eumysopinae um dos conjuntos de espécies (terrestres, semi-fossorial e arbórea) que retiveram algumas características consideradas primitivas (Verzi et al. 1995; Fabre et al. 2013). Dentro da subfamília Eumysopinae encontram-se os gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*.

Os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* compartilham muitas características crânio-dentárias e morfológicas (Pessoa et al. 2015). Por compartilharem estas características eram considerados um único gênero, até que em 1921 Thomas dividiu o gênero *Proechimys* em dois subgêneros, *Proechimys sensu stricto* e *Trinomys*. Porém, a combinação de dados

biogeográficos e filogenéticos (Lara et al. 1996; Galewski et al. 2005; Fabre et al. 2013), separou os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Estes não estando filogeneticamente relacionados e representam as linhagens evolutivas mais distantes entre os Echimyidae, sendo os dois gêneros tão divergentes que devem, portanto ser considerados como gêneros distintos (Galewski et al. 2005). De fato, as espécies dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* ocupam distintas áreas geográficas. Onde *Proechimys* ocorre na floresta Amazônica e no Cerrado (Oliveira e Bonvicino 2006). Já as espécies de *Trinomys* são endêmicas da Mata Atlântica, e ocorrem em área de transição com o Cerrado e a Caatinga (Lara e Patton 2000; Lara et al. 2002; Oliveira e Bonvicino 2006).

Sendo assim, nosso objetivo foi através da morfologia do sínclânio e da modelagem de nicho demonstrar as diferenças que ocorrem entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*. Desta forma esperamos encontrar diferença no sínclânio entre os gêneros, apesar de apresentarem grande similaridade morfológica e ecológica (Galewski et al. 2005). Também, consideramos que o gênero com maior potencial de ocorrência na modelagem de nicho, apresente menor variação na morfologia do sínclânio. Uma vez que a amplitude de variação leva a ocupação de nichos distintos. E que possa ocorrer sobreposição de nicho potencial das espécies, devido as similaridades ecológicas proveniente de os dois gêneros habitarem áreas de floresta.

Material e Métodos

Amostra

Foram examinados indivíduos do gênero *Proechimys* e *Trinomys* provenientes de quatro coleções científicas do Brasil: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-M), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Os indivíduos foram fotografados na vista dorsal, ventral e lateral esquerda do crânio, assim como na vista lateral esquerda da mandíbula, através de uma câmera digital FUJIFILM FINEPIX S regulada no modo padrão, sem flash, função macro, com resolução de 7 megapixels (3072 × 2304) a uma distância focal padrão de 13 cm. A padronização da distância foi garantida pela utilização de um suporte portátil para a câmera sobre o qual foram apoiados os indivíduos

fotografados. O tamanho amostral total foi de 612 indivíduos, mas este número variou conforme a vista já que alguns indivíduos apresentavam estruturas quebradas (Tabela 1). Somente indivíduos adultos (dentição permanente erupcionada) foram utilizados para as análises. A lista completa dos espécimes estudados se encontra no Apêndice A.

Tabela 1. Total de espécies do gênero *Proechimys* e *Trinomys* analisadas nesse estudo, com o tamanho amostral para cada espécie e para as diferentes vistas do crânio e para a vista lateral da mandíbula.

Espécies	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Gênero <i>Trinomys</i>				
<i>Trinomys albispinus</i>	60	55	52	55
<i>Trinomys dimidiatus</i>	32	31	28	28
<i>Trinomys eliasi</i>	5	5	5	4
<i>Trinomys gratiosus</i>	50	48	46	40
<i>Trinomys iheringi</i>	85	84	79	69
<i>Trinomys mirapitanga</i>	2	2	2	2
<i>Trinomys moojeni</i>	2	2	2	2
<i>Trinomys paratus</i>	67	67	67	65
<i>Trinomys setosus</i>	28	31	27	26
<i>Trinomys yonenagae</i>	35	34	33	30
Gênero <i>Proechimys</i>				
<i>Proechimys cuvieri</i>	22	21	21	14
<i>Proechimys goeldii</i>	23	23	24	15
<i>Proechimys guyannensis</i>	26	27	26	21
<i>Proechimys kulinae</i>	5	5	5	5
<i>Proechimys longicaudatus</i>	7	7	7	7
<i>Proechimys roberti</i>	129	127	125	70
<i>Proechimys semispinosus</i>	6	5	5	6
Total	584	574	554	459

A ordenação e organização da lista de fotos digitais foi realizada utilizando o programa TPSUtil versão 1.64 (Rohlf, 2013). A digitalização dos marcos anatômicos que melhor representam a morfologia do crânio e da mandíbula, foi realizada com o programa TPSDig2, versão 2.22 (Rohlf, 2015). Foram digitalizados 23 marcos anatômicos na vista dorsal, 34 marcos anatômicos na vista ventral, 20 marcos anatômicos na vista lateral do crânio e 13 marcos anatômicos na lateral da mandíbula (Fig. 1; descrição conforme Apêndice B). Os marcos

anatômicos foram similares aos propostos por Corti et al. (2001), Nicola et al. (2003) e Monteiro e Reis (2005).

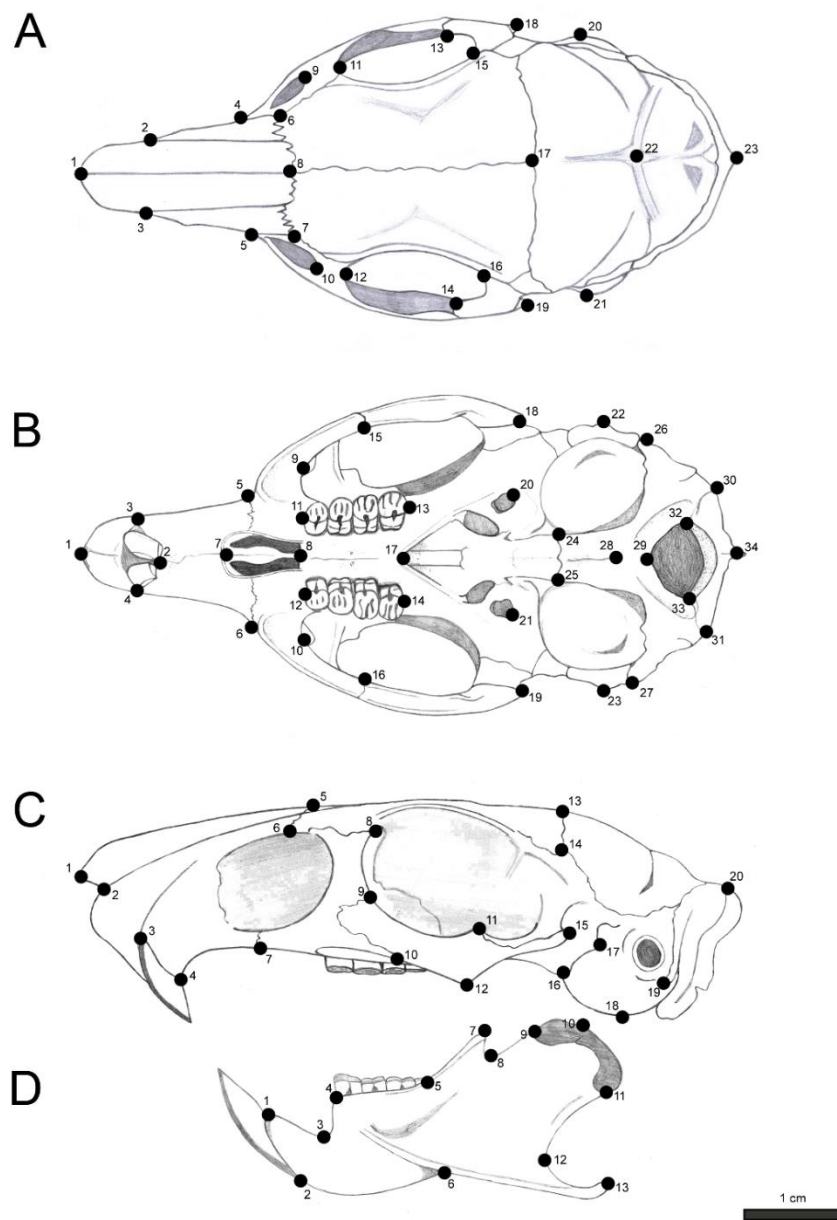


Fig. 1. Posição dos marcos anatômicos no sínscânio de *Proechimys cuvieri*: A) dorsal, B) ventral, C) lateral e D) lateral da mandíbula.

Análise de Morfometria Geométrica

A diferenciação no tamanho do crânio e mandíbula foi calculada a partir do tamanho do centroide que é a raiz quadrada da soma das distâncias ao quadrado entre cada marco anatômico e o centroide da forma (Bookstein 1991). O tamanho do centroide foi log transformado. Para testar a diferença de tamanho entre as espécies foi realizada uma ANOVA. Sendo realizado o teste de Tukey em caso de $p < 0.05$, para identificar entre quais espécies ocorre diferença significativa.

As coordenadas dos marcos anatômicos foram sobrepostas com o método de sobreposição generalizada de Procrustes (GPA – *Generalized Procrustes Analysis*) (Dryden e Mardia 1998; 2016). O método GPA remove diferenças não relacionadas à forma como escala, posição e orientação com as coordenadas dos marcos anatômicos resultando em uma matriz de variáveis de forma ou resíduos de Procrustes (Rohlf e Slice 1990; Dryden e Mardia 1998; Adams et al. 2004). Foi testada a associação entre tamanho e forma, ou seja, se há influência da alometria (resíduos de regressão de forma e tamanho) no conjunto de dados através de uma análise de regressão múltipla. A partir disso, os dados corrigidos para alometria foram utilizados para demais análises de forma.

Para avaliação da forma foi usada como análise exploratória a Análise de Componentes Principais (PCA- *Principal Component Analysis*). Para testar a diferença da forma entre as espécies foi realizada uma MANOVA (*Multivariate Analysis of Variance*). Foi usada uma função discriminante, no caso uma Análise de Variáveis Canônicas (CVA - *Canonical Variate Analysis*) para geração dos gráficos discriminantes. As visualizações das diferenças de forma foram feitas através de projeções das configurações de marcos anatômicos ao longo dos diferentes eixos da CVA.

Modelagem de Nicho e Distribuição

Os modelos de distribuição das espécies foram gerados pelo algoritmo de máxima entropia por meio do software Maxent 3.3.3 (Phillips et al. 2004; 2006; Phillips e Dudik 2008). Este software fornece um modelo de distribuição de adequabilidade ambiental no espaço geográfico, com valores de zero (inadequado) a um (alta adequabilidade), sendo que as áreas de alta adequabilidade podem ser entendidas como áreas onde são encontradas as condições de nicho ambiental requeridas pela espécie (Guisan e Thuiller 2005; Elith e Leathwick 2009; Maestri et al. 2015).

Para esta análise, foram utilizados dados de presença das espécies analisadas provenientes das coleções visitadas (Fig. 2) e de dados disponíveis no SpeciesLink database (<http://splink.cria.org.br/>), totalizando 586 pontos de ocorrência de *Proechimys* e 717 pontos de ocorrência de *Trinomys*. Foram utilizadas 19 camadas bioclimáticas do WorldClim version 1.4 (www.worldclim.org), e uma de elevação (www.fao.org) com resolução de 30 arc-seconds. As variáveis são: temperatura média anual, variação da temperatura média diurna, isothermalidade, sazonalidade da temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, variação da temperatura anual, temperatura média do trimestre mais chuvoso, temperatura média do trimestre mais seco, temperatura média do trimestre mais quente, temperatura média do trimestre mais frio, precipitação anual, precipitação do mês mais chuvoso, precipitação do mês mais seco, sazonalidade de precipitação, precipitação do trimestre mais chuvoso, precipitação do trimestre mais seco, precipitação do trimestre mais quente, precipitação do trimestre mais frio. Todas as variáveis foram convertidas para o formato raster com o mesmo nível de resolução das variáveis bioclimáticas (~ 1km²) usando o software Quantum Gis (QGis) versão 2.18.13, e cortadas para os limites do Brasil.

Essas variáveis foram utilizadas para a construção dos modelos de distribuição potencial das espécies. Os modelos foram validados pelo cálculo da área sobre a curva (AUC – *area under the curve*) a partir de uma curva ROC (*receiver operating characteristic*), um método gráfico para seleção, avaliação e organização de classificadores baseados na sua performance, mostrando o limiar entre taxas de acertos e taxas de erros (Phillips et al. 2006).

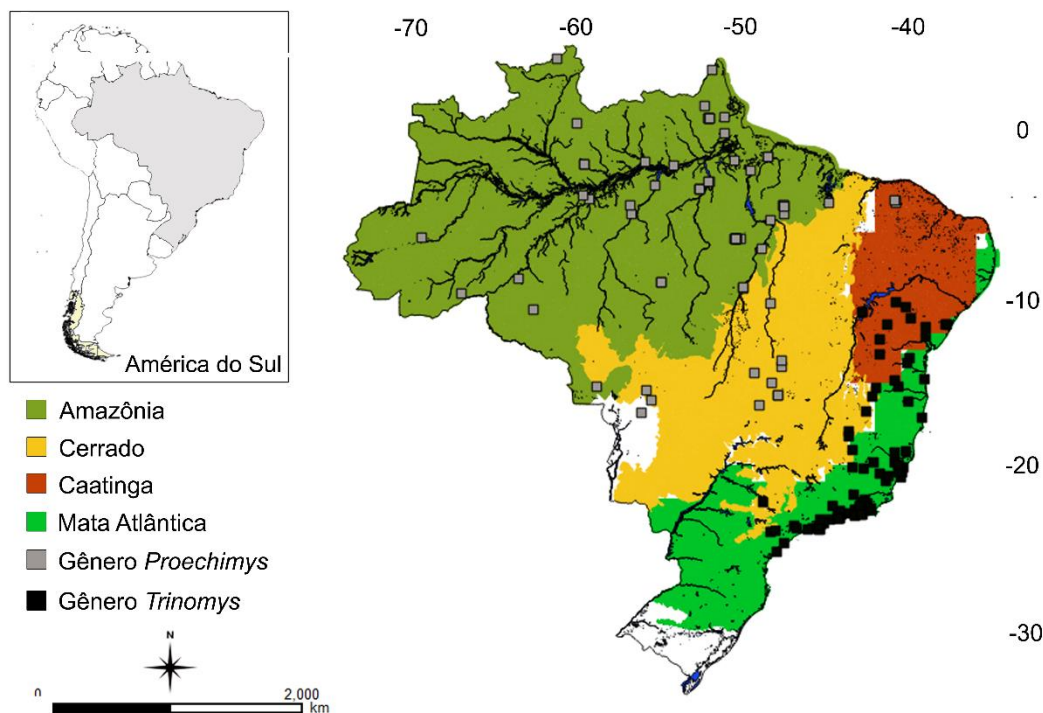


Fig. 2: Distribuição das espécies dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys*, em relação a quatro biomas brasileiros, Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica. Fonte dos mapas (<http://www.diva-gis.org/>), fonte da delimitação dos biomas (<http://mapas.mma.gov.br>).

Para todas as análises estatísticas e para a geração de gráficos utilizamos a linguagem “R” na versão 3.4.3 (R Development Core Team, 2017), e as bibliotecas ape (Paradis et al. 2004), geomorph. (Adams et al. 2017), MASS (Venables e Ripley 2002), Morpho (Schlager 2017), Rvcg (Schlager 2017), stats (R Core Team 2017) e vegan (Oksanen et al. 2017).

Resultados

A análise do tamanho do centroide mostrou que não ocorre diferença de tamanho do sincrânio entre os gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys* em nenhuma das vistas: dorsal ($F_{(1:583)} = 0,27$; $p = 0,59$) ventral ($F_{(1:573)} = 0,65$; $p = 0,42$), lateral ($F_{(1:553)} = 0,51$; $p = 0,47$) e lateral da mandíbula ($F_{(1:457)} = 1,11$; $p = 0,29$) (Fig. 3).

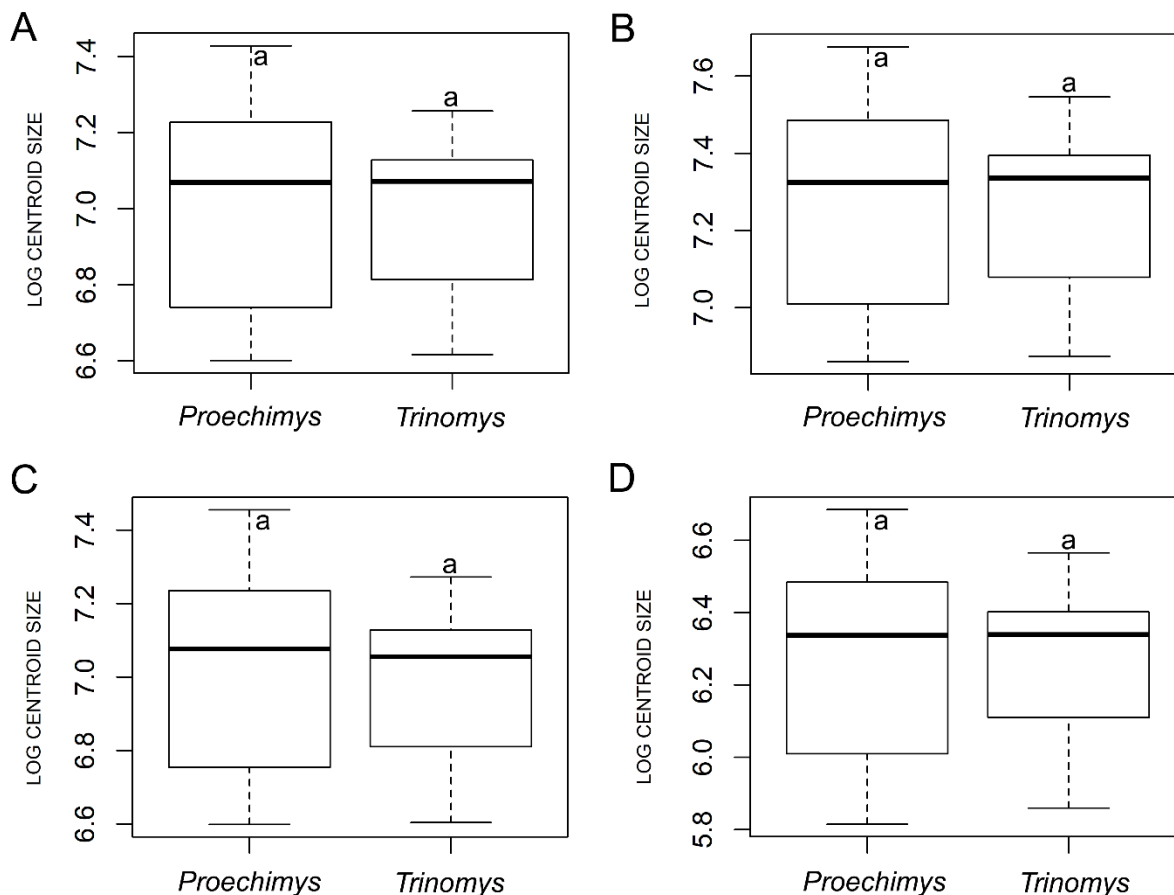


Fig. 3: Boxplot da diferença de tamanho do centroide entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. A) dorsal; B) ventral; C) lateral; D) lateral da mandíbula.

Ocorre diferença de forma entre os dois gêneros de rato de espinho *Proechimys* e *Trinomys* para as vistas do sincrânio: dorsal (λ de Wilks = 0,07; $F(1:583) = 309,0$; $p < 0,001$), ventral (λ de Wilks = 0,10; $F(1:573) = 152,09$; $p < 0,001$), lateral (λ de Wilks = 0,08; $F(1:553) = 157,57$; $p < 0,001$) e lateral da mandíbula (λ de Wilks = 0,20; $F(1:457) = 76,954$; $p < 0,001$). Através da análise de componentes principais (PCA), obtemos estruturação com separação dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* nas vistas dorsal, ventral e lateral do crânio, já a lateral da mandíbula ocorre sobreposição dos escores (Fig. 4).

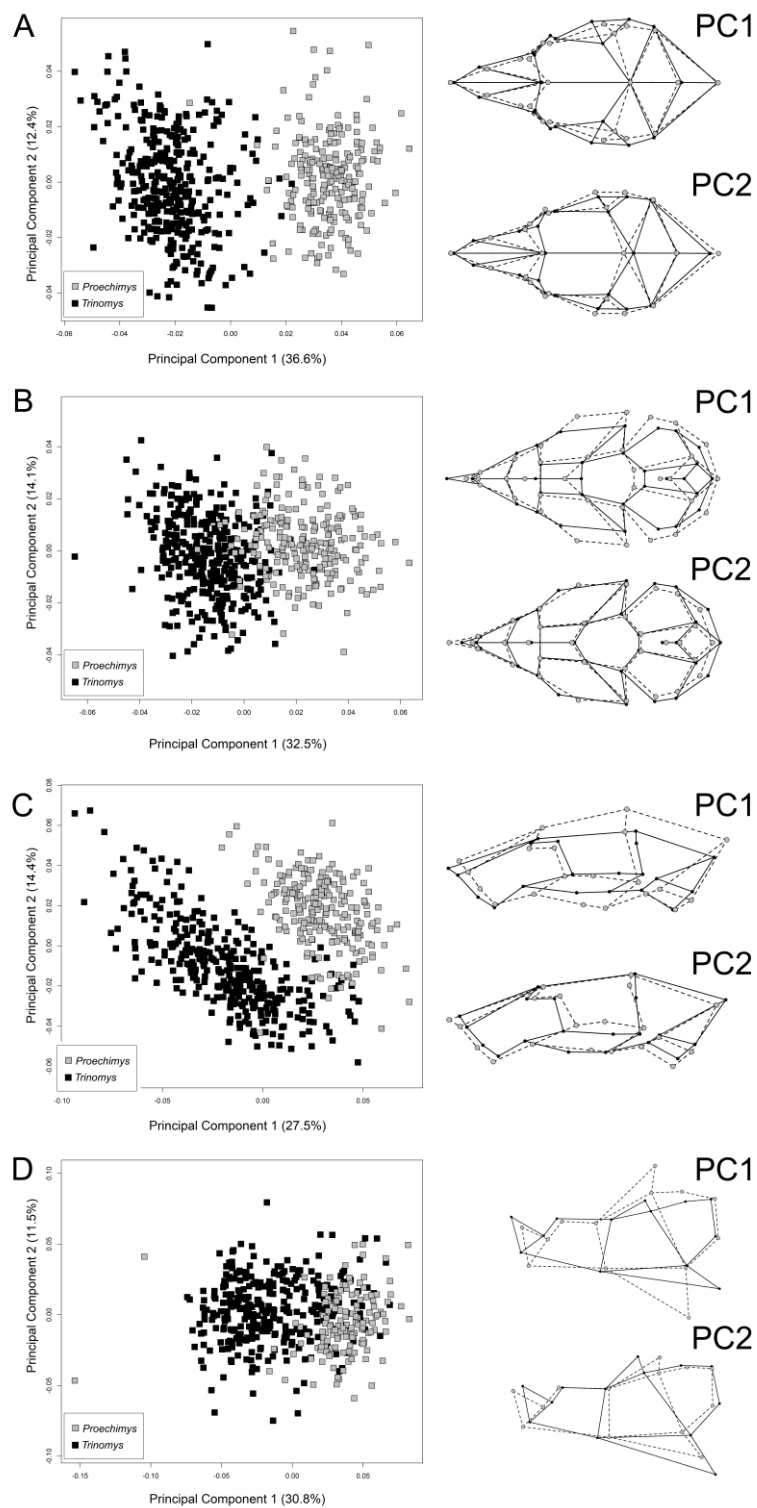


Fig. 4: Análise de componente principal para os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista A) dorsal, B) ventral, C) lateral, e D) lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores mínimos da PC e as linhas pontilhadas representam os valores máximos da PC, e os percentuais de explicação de cada PC é dado em parênteses.

As projeções da forma na CVA mostram que para a vista dorsal do crânio a CV1 apresenta 62,8% de explicação (Fig. 5). Com o gênero *Trinomys* apresentando um crânio com bulas auditivas e processo jugal mais proeminentes do que o gênero *Proechimys*, o qual apresenta um crânio mais alongado. Para a vista ventral do crânios a CV1 apresenta 47,6% de explicação (Fig. 6). Onde novamente o gênero *Trinomys* se destaca por apresentar um crânio com bulas auditivas e processo jugal consideravelmente mais proeminentes que *Proechimys*. Na lateral do crânio a CV1 apresenta 51,5% de explicação (Fig. 7), onde podemos destacar o crânio mais delgado e alongado de *Proechimys*. Já a lateral da mandíbula, a CV1 apresenta 41,6% explicação (Fig. 8), destacando sobreposição dos escores de *Proechimys* e *Trinomys*, desta forma a mandíbula apresenta menos estruturação. Podemos apontar que a mandíbula de *Proechimys* e um agrupamento menor de *Trinomys* apresentam a mandíbula com o processo angular projetado para trás, com o processo condilar mais afilado, e com um processo coronoide menos saliente.

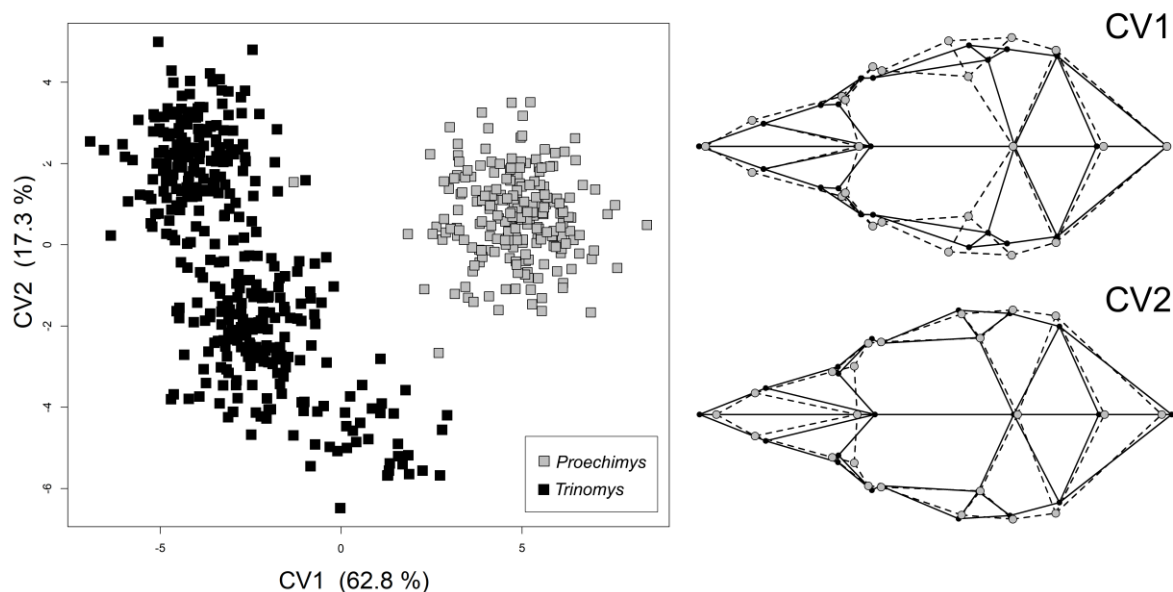


Fig. 5: Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista dorsal do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

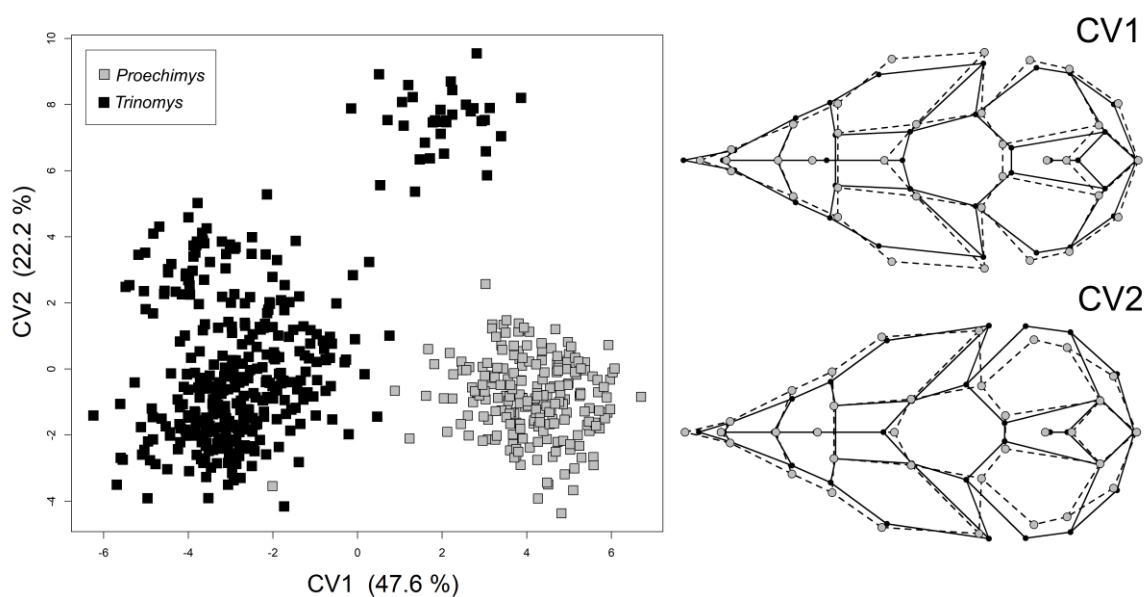


Fig. 6: Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista ventral do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

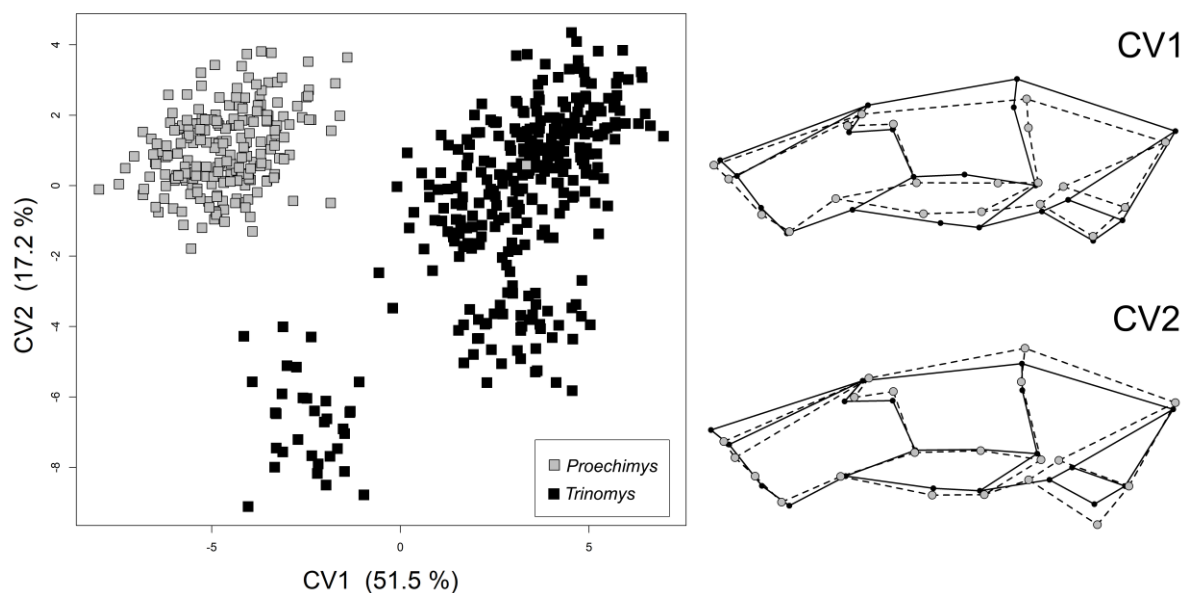


Fig. 7: Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral do crânio. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

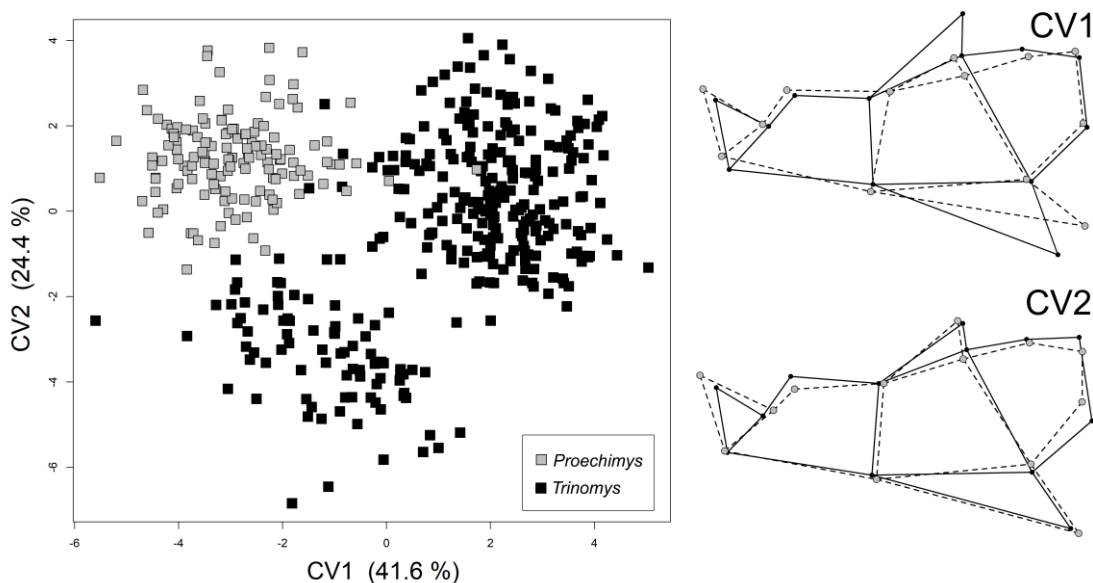


Fig. 8: Análise de variáveis canônicas para os dois primeiros eixos (CV1 e CV2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral da mandíbula. As linhas pretas representam os valores máximos da CV e as linhas pontilhadas representam os valores mínimo da CV, e os percentuais de explicação de cada CV é dado em parênteses.

Baseado no modelo algoritmo de máxima entropia, usando as variáveis bioclimáticas e de altitude, foram produzidos modelos de distribuição potencial de nicho para as espécies de *Proechimys* (Fig. 9) e *Trinomys* (Fig. 10). Neste modelo, cores mais escuras indicam maior potencial para um nicho adequado para a espécie. Cores mais tênues indicam o menor potencial para nicho adequado. Para o gênero *Proechimys*, as espécies são influenciadas por algumas variáveis, as duas principais sazonalidade da temperatura em quatro das seis espécies e precipitação do trimestre mais quente para duas espécies (Tabela 2). A performance dos modelos definido como a área sobre a curva (AUC), foi altamente discriminante para as espécies de *Proechimys*, com valores próximos a um (Tabela 2). Em relação ao gênero *Trinomys*, de acordo com os modelos propostos, seis das oito espécies de *Trinomys* são influenciadas principalmente pela variável sazonalidade da temperatura (Tabela 3). A performance do modelo definido (AUC), foi altamente discriminante para as espécies de *Trinomys* (Tabela 3).

Tabela 2: Variáveis que influenciam a distribuição das espécies de *Proechimys* segundo os modelos propostos pelo algoritmo de máxima entropia (Maxent).

Espécie	AUC	Variáveis (% de explicação)
<i>P. cuvieri</i>	0,933	Temperatura mínima do mês mais frio (25.8%)
		Precipitação do mês mais seco (21.7%)
		Variação da temperatura anual (14.3%)
<i>P. goeldii</i>	0,939	Sazonalidade da temperatura (28%)
		Precipitação do trimestre mais seco (24.5%)
		Altitude (14.6%)
<i>P. guyannensis</i>	0,913	Precipitação do trimestre mais frio (38.2%)
		Temperatura mínima do mês mais frio (23.7%)
<i>P. kulinae</i>	0,921	Sazonalidade da temperatura (42.2%)
		Variação da temperatura anual (37.7%)
		Altitude (12.8%)
<i>P. longicaudatus</i>	0,884	Precipitação do trimestre mais quente (42%)
		Precipitação do trimestre mais frio (34.1%)
		Sazonalidade da temperatura (10.9%)
<i>P. roberti</i>	0,950	Precipitação do trimestre mais quente (31.4%)
		Sazonalidade da temperatura (17%)
		Altitude (13.6%)

Os modelos de distribuição potencial das espécies de *Proechimys* mostram grande sobreposição de nicho (Fig. 8). Como também, podemos observar amplas áreas de distribuição potencial para as espécies. Algumas espécies como *P. goeldii*, *P. kulinae*, *P. longicaudatus* e *P. roberti*, apresentam áreas potenciais de distribuição na Mata Atlântica, área de ocorrência do gênero *Trinomys*. Podemos destacar ainda a espécie *P. longicaudatus* com ocorrência em dois biomas (Amazônia e Cerrado) mas com potencial de distribuição para quatro biomas.

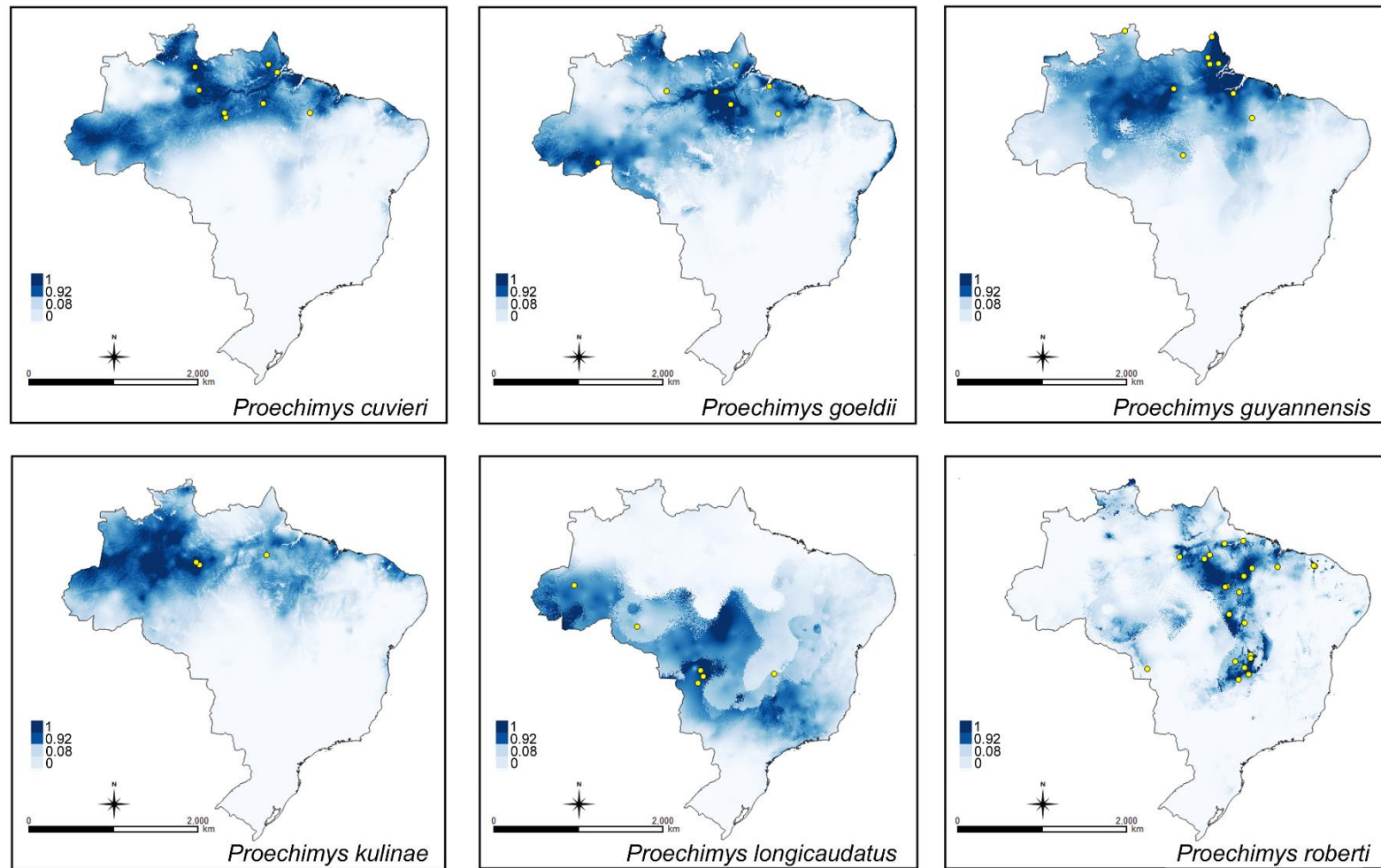


Fig. 9: Áreas de nicho potencial para as espécies de *Proechimys*, segundo o modelo algoritmo de máxima entropia (Maxent). Pontos amarelos representam locais de ocorrência dos indivíduos utilizados nas análises de morfometria geométrica.

Tabela 3: Variáveis que influenciam a distribuição das espécies de *Trinomys* segundo os modelos propostos pelo algoritmo de máxima entropia (Maxent).

Espécie	AUC	Variáveis (% de explicação)
<i>T. albispinus</i>	0,972	Precipitação anual (30.4%) Sazonalidade da temperatura (22.3%)
<i>T. dimidiatus</i>	0,996	Sazonalidade da temperatura (41.3%) Altitude (22.5%)
<i>T. graciosus</i>	0,991	Sazonalidade da temperatura (42.4%) Sazonalidade da precipitação (12.3%)
<i>T. iheringi</i>	0,990	Sazonalidade da temperatura (38.5%) Precipitação do trimestre mais quente (14.7%)
<i>T. moojeni</i>	0,956	Precipitação do trimestre mais frio (32.8%) Temperatura média do trimestre mais seco (31.2%)
<i>T. paratus</i>	0,997	Sazonalidade da temperatura (36.8%) Variação da temperatura média diurna (20.8%)
<i>T. setosus</i>	0,989	Sazonalidade da temperatura (53.8%) Precipitação do trimestre mais frio (15.2%)
<i>T. yonenagae</i>	0,994	Precipitação anual (64.7%) Precipitação do mês mais chuvoso (25.8%)

Os modelos de distribuição potencial das espécies de *Trinomys* mostram grande sobreposição de nicho (Fig. 9). A espécie *T. moojeni* com uma área de distribuição potencial bem mais ampla do que sua área reconhecida de distribuição. Alguns modelos apresentam um potencial de distribuição para o sul, porém não há ocorrência dessas espécies além de São Paulo, como também apresenta potencial de distribuição mais no interior do continente.

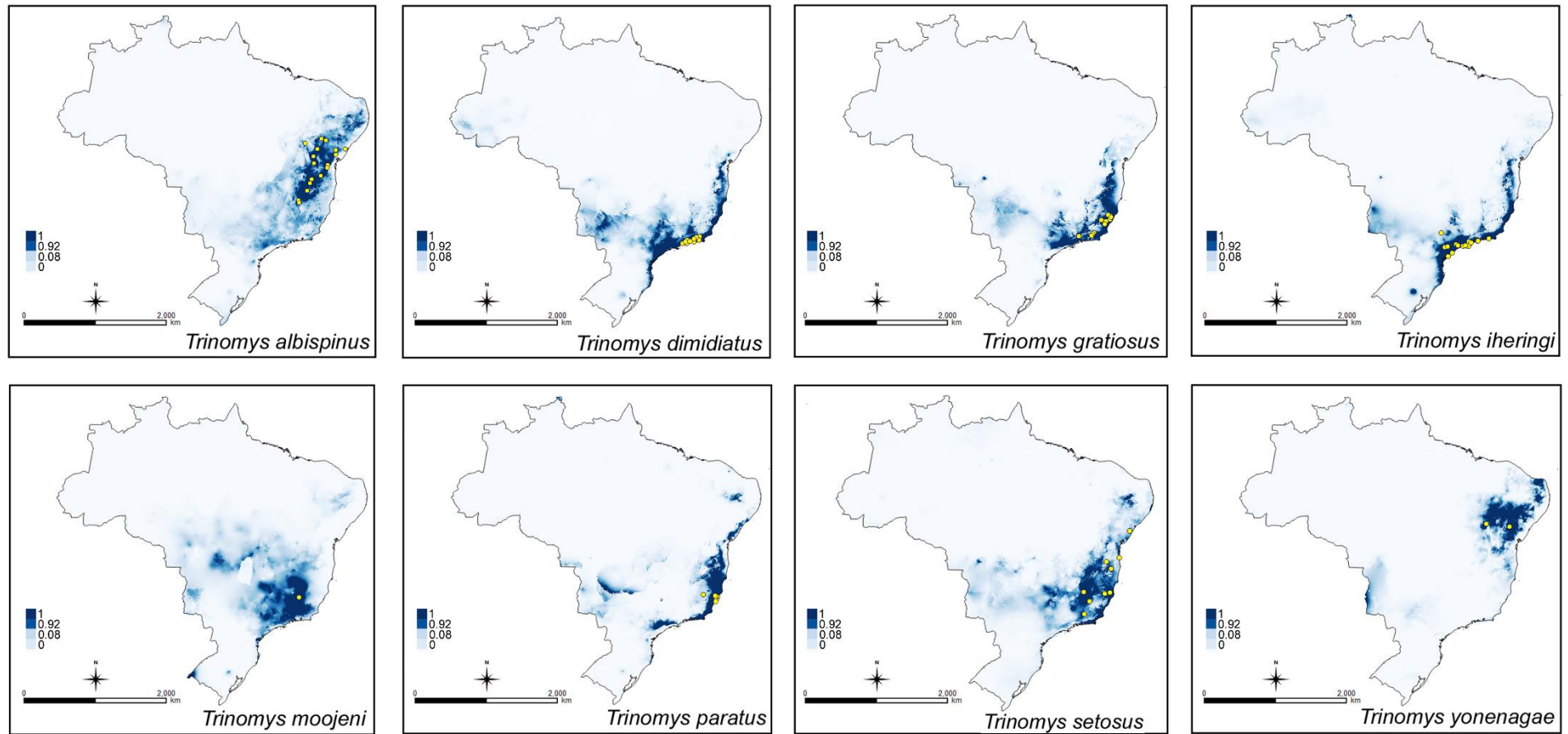


Fig. 10: Áreas de nicho potencial para as espécies de *Trinomys*, segundo o modelo algoritmo de máxima entropia (Maxent). Pontos amarelos representam locais de ocorrência dos indivíduos utilizados nas análises de morfometria geométrica.

Discussão

Neste estudo investigamos as diferenças morfológicas entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*, e através da modelagem de nicho potencial das espécies inferimos se o gênero com maior distribuição potencial também apresenta a maior diferença de tamanho e forma do sincrânio. Em relação as diferenças morfológicas, não encontramos diferença de tamanho de centroide entre os gêneros *Trinomys* e *Proechimys*. Podemos inferir que isso ocorre devido ao dois gêneros possuírem tamanho corporal similares, com as espécies de *Proechimys* variando de 180mm à 300mm (Patton e Leite 2015) e as espécies de *Trinomys* de 152mm à 246mm (Pessôa et al. 2015). Porém observamos diferença de forma entre os gêneros. Com as espécies de *Trinomys* apresentando no geral alterações nas bulas auditivas (consideravelmente proeminentes) e possuindo um processo jugal mais proeminente e um crânio mais robusto. Já as espécies de *Proechimys* apresenta um crânio delgado e afilado, como geralmente encontrado no gênero (Patton e Leite 2015). A diferença de tamanho nas bulas auditivas já foi relatada em espécies de Echimyidae, sendo relativamente maior em espécies semi-fossoriais e seguida de tamanho por espécies arbóreas e terrestres (Perez et al. 2009). No gênero *Trinomys* encontramos a espécie semi-fossorial *T. yonenagae*, que possui as bulas auditivas mais proeminentes no gênero.

No geral as espécies terrestres da família Echimyidae são caracterizados por uma baixa divergência morfológica do crânio, com os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* compartilhando características crânio-dental e morfológicas (Fabre et al. 2013; Pessôa et al. 2015). A mandíbula apresentou sobreposição de forma entre os gêneros (Fig. 8), sendo assim podemos considerar como menos informativa e uma das estruturas do sincrânio que compartilha características morfológicas similares entre o gênero *Proechimys* e *Trinomys*. A diferença morfológica na mandíbula responde à variação ecológica (e.g. ocupação de nichos homogêneos ou heterogêneos) (Monteiro e Reis 2005; Renaud et al. 2007; Perez et al. 2009), e em relação a dieta dos roedores (Hautier et al. 2012). Porém em casos de convergência por habitar habitats similares a evolução impulsionou em direção a morfologias parecidas (Hautier et al. 2011; 2012). Apesar de não constataros diferença de tamanho, a forma do crânio separa os dois gêneros claramente. Desta forma, nossa primeira hipótese é parcialmente corroborada uma vez que não encontramos diferença de tamanho, porém encontramos diferença de forma.

Os modelos de distribuição potencial das espécies de *Proechimys* apontam como as variáveis sazonalidade de temperatura e precipitação no trimestre mais quente as principais

responsáveis pela distribuição das espécies. O tipo climático da ocorrência das espécies de *Proechimys*, é classificado como tropical (Af, Am, Aw e As), com altas temperaturas durante o ano todo $>22^\circ$ e a precipitação variando de 1900mm à >3100 mm (Alvares et al. 2013). Os modelos de distribuição potencial apresentam ainda a maior amplitude de distribuição potencial, apesar das espécies possuírem a menor variação de forma do sincrânio. Isso pode estar relacionado a alta ocorrência de simpatria no gênero, uma vez que a competição em indivíduos relacionadas pode pressionar as espécies a buscarem uma expansão de nicho para áreas sem sobreposição (Mayr 2008). Não corroborando a nossa hipótese do gênero com mais amplitude geográfica, apresentar maior diferença de forma do sincrânio.

Para *Trinomys* os modelos de distribuição potencial das espécies aponta a variável sazonalidade de temperatura como a principal responsável pela distribuição das espécies. As espécies de *Trinomys* ocorrerem nos três tipos climáticos brasileiros (tropical (A), seco (B) e subtropical úmido (C)), estando principalmente associadas as regiões de altas temperaturas (Alvares et al. 2013). Desta forma, possivelmente as espécie possuem pouca tolerância a temperatura baixas (Dallapicola e Leite, 2015), uma vez que não ocorre na região sul do país, apesar da possível distribuição como apresenta o modelo. As espécies de *Trinomys*, apresentam uma amplitude de variação menor que as espécies de *Proechimys* como mostra os modelos de distribuição. Isso pode ser explicado pela restrição de distribuição das espécies do gênero *Trinomys*, que ocorrem em seis estados brasileiros, estando associadas a região leste da Mata Atlântica (Lara e Patton 2000; Lara et al. 2002; Oliveira e Bonvicino 2006; Attias et al. 2009). Segundo os modelos propostos existem áreas no interior do continente que possuem condições para a ocorrência das espécies. A não ocorrência destas espécies, entretanto, pode estar relacionada a fatores bióticos e.g. baixa capacidade de dispersão e competição com outras espécies, ou a fatores abióticos como as barreiras geográficas.

Comparando os modelos para ambos os gêneros observamos algumas possíveis áreas de distribuição potencial de *Prochimys* em regiões de ocorrência atual de *Trinomys*. Isso demonstra como as espécies dos gêneros apresentam requisitos ecológicos semelhantes. Porém, podemos considerar ainda que a ampla distribuição da espécies de *Proechimys*, pode ser característica de espécies com habitat generalistas enquanto as espécies de *Trinomys* como de especialistas. As espécies de *Proechimys* possuem uma amplitude de distribuição, maior que as espécies de *Trinomys* possivelmente por serem menos afetadas pela fragmentação do habitat como esperado de espécies generalistas (Devictor et al. 2008; Clavel et al. 2011). Considerando

ainda, que as espécies de *Proechimys* ocupam tanto ambientes preservados como os que sofreram algum tipo de alteração (Patton et al. 2000).

Já espécies especialistas por possuírem limites fisiológicos, possuiriam uma distribuição mais fragmentada, por ocuparem ambientes mais estáveis e específicos (Futuyma e Moreno 1998; Clavel et al. 2011), característica encontrada na distribuição de algumas espécies de *Trinomys*. A forma do crânio também evidencia que as espécies de *Proechimys* são generalistas, por apresentarem diferenças sutis entre as espécies. Ou seja, a forma do sincrânio é efetiva em toda a amplitude geográfica das espécies de *Proechimys*. Em *Trinomys* observamos diferenças no sincrânio das espécies, o que demonstra a especialização para habitats específicos e.g. *T. albispinus* e *T. yonenagae*, que ocorrem em habitats secos.

Agradecimentos

Os autores agradecem aos curadores e chefes de coleções: João A. Oliveira do Museu Nacional do Rio de Janeiro, a Juliana Gualda e Mario de Vivo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, a Yuri L. R. Leite e Monique Nascimento da Universidade Federal do Espírito Santo, a Claudia Guimarães Costa da PUC Minas. A agência de fomento Capes pela concessão da bolsa.

Referencias

Adams, D.C., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A., Sherratt, E., 2017. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.

Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool.* 71, 5-16.

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G. 2013. Köppen’s climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22, 711-728.

Attias, N., Raíces, D.S.L., Pessoa, F.S., Albuquerque, H., Jordão-Nogueira, T., Modesto, T.C., Bergallo, H.G., 2009. Potential distribution and new records of *Trinomys* species (Rodentia: Echimyidae) in the state of Rio de Janeiro. *Zoologia.* 26, 305-315.

Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools of Landmark Data: Geometry and Biology.* London, United Kingdom. Cambridge University Press.

Breno, M., Leirs, H., Van Dongen, S., 2011. Traditional and geometric morphometrics for studying skull morphology during growth in *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae). *J Mammal.* 92, 1395–1406.

- Brown, J.H., Lomolino, M.V., 2006. Biogeografía. 2nd ed. FUNPEC, Ribeirão Preto.
- Cardini A, Elton S. 2008. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biol J Linn Soc.* 93: 813–834.
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front Ecol Environ.* 9, 222–228.
- Corti, M., Aguilera, M., Capanna, E., 2001. Size and shape changes in the skull accompanying speciation of Sul American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *J Zool.* 253, 537-547.
- Dalapiccola J, Leite YLR. 2015. Taxonomic implications of morphological variation in three species of *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) from eastern Brazil. *Zootaxa* 3919, 1: 061–080.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos.* 117, 507-514.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. Statistical shape analysis. New York, NY: John Wiley & Sons, Inc.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 2016. Statistical shape analysis: with application in R. New York, NY: John Wiley and Sons, Ltd.
- Elith, J., Leathwich, J.R., 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 40, 677-697.
- Emmons, L.H., Leite, Y.L.R., Patton, J.L., 2015. Family Echimyidae Gray, 1825. in: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G. (Eds). *Mammals of South America. Volume 2: Rodents.* The University of Chicago Press. pp. 877-880.
- Fabre, P.H., Galewski, T., Tilak, M., Douzery, E.J.P., 2013. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zool Scr.* 42, 117–134.
- Futuyma, D.J., Moreno, G., 1998. The Evolution of Ecological Specialization. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 19, 207-233.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L., Douzery, E.J.P., 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Mol Phylogenet Evol.* 34, 601–615.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett.* 8, 993–1009.
- Hautier, L., Lebrun, R., Saksiri, S., Michaux, J., Vianey-Liaud, M., Marivaux, L., 2011. Hystricognathy vs Sciurognathy in the Rodent Jaw: A New Morphometric Assessment of Hystricognathy Applied to the Living Fossil *Laonastes* (Diatomyidae). *PLoS ONE.* 6, e18698.
- Hautier, L., Lebrun, R., Cox, P.G., 2012. Patterns of Covariation in the Masticatory Apparatus of Hystricognathous Rodents: Implications for Evolution and Diversification. *J. Morphol.* 273,1319–1337.

- Kay, E.H., Hoekstra, H.E., 2008. Rodents. *Curr Biol.* 18, 406-410.
- Langerhans, R.B., DeWitt, T.J., 2004. Shared and Unique Features of Evolutionary Diversification. *Am Nat.* 164, 335–349.
- Lara, M.C., Patton, J.L., Hingst-Zaher, E., 2002. *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol.* 67, 233-242.
- Lara, M.C., Patton, J.L. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zool J Linn Soc-Lond.* 130, 661–686.
- Lara, M.C., Patton, J.L., Silva, M.N.F., 1996. The Simultaneous Diversification of South American Echimyid Rodents (Hystricognathi) Based on Complete Cytochrome b Sequences. *Mol Phylogenet Evol.* 5, 403–413.
- Maestri, R., Fornel, R., Galiano, D., De Freitas, T. R. O., 2015. Niche suitability affects development: skull asymmetry increases in less suitable areas. *Plos ONE*. DOI:10.1371/journal.pone.0122412.
- Mayr, E., 2008. *Isto é biologia: a ciência do mundo vivo*. São Paulo, Companhia das Letras
- Monteiro, L.R., Reis, S.F., 2005. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *J Zool Syst Evol Res.* 43, 332–338.
- Nicola. P.A., Monteiro, L.R., Pessôa, L.M., Von Zuben, F.J., Rohlf, F.J., Reis, S.F., 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc.* 80, 385–396.
- Oliveira, J.A., Bonvicino, C.R., 2006. Ordem Rodentia, in: Reis, N.R., Peracchi, A.L., Pedro, W.A., Lima, I.P., (Eds.), *Mamíferos do Brasil*. Londrina, Paraná, pp. 347-406.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-5. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan>.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics.* 20, 289-290.
- Patton, J.L., Leite, R.N., 2015. Genus *Proechimys*, in: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G. (Eds.), *Mammals of Sul America*. Volume 2. Rodents. The University of Chicago Press., pp. 950-988.
- Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Malcolm, J.R., 2000. Mammals of the Rio Jurua and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *B Am Mus Nat Hist.*
- Perez, S.I., Diniz-Filho, J.A.F., Rohlf, F.J., Reis, S.F., 2009. Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biol J Linn Soc.* 98, 646–660.

- Pessôa, L.M., Tavares, W.C., Oliveira, J.A., Patton, J.L., 2015. Genus *Trinomys*, in: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G., (Eds.), *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, pp. 999- 1019.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model.* 190, 231–259.
- Phillips, S.J., Dudik, M., 2008. Modelling of species distribution with Maxent: new extension and a comprehensive evaluation. *Ecography.* 31, 61–175.
- Phillips, S.J., Dudik, M., Schapire, R.E., 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning.* 655-662.
- R Development Core Team. R: a language and environment statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R Development Core Team, 2017. Available at: <http://www.rproject.org>.
- Renaud, S., Chevret, P., Michaux, J., 2007. Morphological vs. molecular evolution: ecology and phylogeny both shape the mandible of rodents. *Zool Scr.* 36, 525–535.
- Rohlf, F.J., 2013. tpsUtil, file utility program. version 1.64. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., 2015. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.19. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool.* 39, 40-59.
- Schlager, S., 2017. “Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R”, in: Zheng, G., Li, S., Székely, G., (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*, Academic Press, pp. 217-256.
- Thomas, O., 1921. XIII On spiny rats of the *Proechimys* group from Southeastern Brazil. *Annals and Magazine of Natural History, London* 8 (ser. 9),140–143.
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Verzi, D.H., Vucetich, M.G., Montalvo, C.I., 1995. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia: Echimyidae) del Mioceno tardio de la Provincia de la Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana.* 32,191- 195.
- Wright, S., 1943. Isolation by distance. *Genetics.* 28, 114–138.

Espécies de *Proechimys* e *Trinomys* utilizadas nas análises. Espécimes depositados nas coleções: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-M); Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES).

Proechimys cuvieri: **Fêmea**: USP26619; **Machos**: MN61640; MN61641; USP21258; USP21257; USP22932; USP21260; USP21268; USP22935; USP26700; USP21255; USP26622; **Sem gênero definido**: USP21270; USP26641; USP25983; USP26150; USP26649; USP26136; USP26127; USP26202; USP25948; USP26620; USP26610; USP26616.

Proechimys goeldii: **Fêmeas**: USP7347; USP21278; USP22759; USP21275; USP26609; USP26603; USP26606; **Machos**: USP26621; USP21277; USP21272; USP21276; USP22745; USP21281; USP26617; USP22747; **Sem gênero definido**: MN6150; USP537; USP26014; USP25937; USP26008; USP26642; USP26012; USP26006; USP26614; USP21279.

Proechimys guyannensis: **Fêmeas**: MN20427; MN20316; MN20350; MN20349; MN20359; MN20374; MN20342; MN20371; MN20444; USP4660; USP8994; USP22353; **Machos**: MN20425; MN20380; MN20336; MN20352; MN20330; MN20310; MN20363; MN20366; MN20339; MN20608; MN20434; MN20446; MN20418; MN20419; USP8074; USP8074.

Proechimys kulinae: **Fêmea**: UFES2649; **Machos**: UFES2962; UFES2839; **Sem gênero definido**: UFES2834; UFES2835.

Proechimys longicaudatus: **Fêmeas**: USP25837; USP6346; **Machos**: USP900; USP6347; USP10657; **Sem gênero definido**: MN64694; USP2005; USP6346; USP17562.

Proechimys roberti: **Fêmeas**: MN34149; MN81717; USP21271; USP4498; MN34140; MN21924; MN4064; USP26655; MN34168; MN34169; MN34170; MN67093; MN50209; MN50213; MN50194; MN50195; MN50199; MN76215; MN76211; UFES1390; UFES1388; MN50200; MN76750; UFES1392; UFES1395; UFES1396; UFES1397; UFES1405; UFES1398; UFES1401; 50-F-UFES1404; UFES1445; UFES1570; UFES1569; UFES1887; UFES1858; USP26612; USP21263; **Machos**: MN81718; USP26693; MN21914; MN34144; MN21922; MN21923; MN4078; MN5454; MN5457; MN34174; MN50211; MN50208; MN50193; MN50196; MN75077; UFES1402; UFES1403; UFES1400; UFES1446; UFES1580; UFES1583; UFES2945; UFES1857; UFES1873; UFES1860; UFES1859; USP26552; USP26604; **Sem gênero definido**: USP26211; USP26213; USP26220; USP26210; USP25996; USP26188; USP26184; USP26204; USP26204; USP26207; USP26221; USP26208; USP26201; USP26169; USP26205; USP26193; USP26215; USP26166; USP26183; USP26181; USP26182; MN69846; USP26214; USP26195;

SP26055; USP26110; USP26134 USP26115; USP26209; USP26133; USP26112; USP26198; USP26219; USP26089; USP26117; USP26111; USP26035; USP26090; ; USP26116; USP26026; USP25979; USP25984; USP25913; USP25954; USP25930; USP26029; USP25945; USP25944; USP25912; USP25922; USP25947; USP25957; USP25943; USP25991; USP25997; USP26034; USP25941; USP26175; USP26023; USP26167; USP26057; USP26122; USP26118; USP26065; USP25981; USP26135; USP26114; USP26191; USP26130; USP26124; USP26206; USP26216.

Proechimys semispinosus: **Fêmeas**: MN27951; MN27952; MN27954; **Machos**: MN27950; MN27953; **Sem gênero definido**: USP2002.

Trinomys albispinus - **Fêmeas**: MN9936; MN9958; MN9941; MN13759; MN13870; MN13761; MN33872; MN13764; MN13739 MZUSP2636; MN13792; MN34008; **Machos**: MN9939; MN9938; MN30537; MN13744; MN14026; MN13811; MN13818; MN13819; MN13952; MN33873; MN33879; MN67903; MN6454; MN13740; MN13772; MN13991; **Sem gênero definido**: MZUSP26722; *Trinomys albispinus minor*: **Fêmeas**: MN44544; MN67774; MN67814; MN75883; MZUSP28887 MZUSP28940; MZUSP28885; MZUSP952; MZUSP964; MCN-M1132; MCN-M1136.

Machos: MN44543; MN67763; MN75882; MN75884; MN75896; MN75873; MN75875; MN75878; MN75880; MZUSP28888; MZUSP28886; MZUSP963; MZUSP961; MCN-M726; MCN-M1050; **Sem gênero definido**: MN67773; MN75881; MN75903; MN75923; MN75879; MN75877.

Trinomys dimidiatus - **Fêmeas**: MN4943; MN42996; MN5470; MN5450; MN73778; MN70160; MN10350; MN6144; MN6157; MN10366; MN10361; MN10360; MN62269; MN62266; MN43808; **Machos**: MN4950; MN60209; MN4942; MN42770; MN4001; MN10344; MN73362; MN67554; MN10352; MN6147; MN6146; MN6154; MN33705; MN33704; MN6159; MN10367; MN43823; MN30521; **Sem gênero definido**: MN62265.

Trinomys eliasi - **Fêmeas**: MN42816; MN35884; **Machos**: MN29427; MN42868; **Sem gênero definido**: MN29426.

Trinomys graciosus - **Fêmeas**: UFES913; UFES1627; UFES1621; UFES1650; UFES1824; UFES1823; UFES1822; UFES1821; UFES1825; UFES1222; UFES1891; UFES1818; UFES1819; **Machos**: UFES912; UFES1652; UFES1617; UFES1835; UFES1651; UFES1817; UFES1820; UFES1839; UFES1615; UFES1889; UFES945; UFES2594; **Sem gênero definido**: UFES3116; UFES3125; UFES3118. *Trinomys graciosus graciosus* - **Fêmeas**: MN43847; MN35883; **Macho**: MN67498. *Trinomys graciosus bonafidei* - **Fêmeas**: MN33517;

MN43807; **Machos:** MN31370; MN61806; MN43821; MN75827; MN54153; MN75821; M-MN75828; **Sem gênero definido:** MN15099; MN75826. *Trinomys graciosus panema* - **Fêmeas:** MN5656; MN5663; MN5767; MN5757; **Machos:** MN5674; MN5759; MN5772; **Sem gênero definido:** MN33789; MN33792.

Trinomys iheringi - **Fêmeas:** MN31022; MN43809; MN30520; MN30522; MN30519; MN43806; MN43829; MN31381; MN31382; MN62280; MN67500; MN69873; MZUSP2146; MZUSP28370; MZUSP28378; MZUSP27757; MZUSP10073; MZUSP10210; MZUSP11025; MZUSP27758; MZUSP1966; MZUSP1964; MZUSP1967; MZUSP26646; MZUSP26801; MZUSP11023; UFES2286; 107-F-UFES2232. **Machos:** MN25705; MN34388; MN30517; MN31021; MN43822; MN62281; MN62283; MN62285; MN66190; MN68927; MZUSP2095; MZUSP10071; MZUSP2145; MZUSP2096; MZUSP29409; MZUSP27432; MZUSP10211; MZUSP28381; MZUSP10209; MZUSP11022; MZUSP10212; MZUSP22809; MZUSP213; MZUSP25909; MZUSP26647; MZUSP11427; MZUSP29397; MZUSP28386; MZUSP27756; MZUSP25885; MZUSP25887; MZUSP1962; MZUSP221; MZUSP26550; MZUSP10779; MZUSP11021; MZUSP25878; UFES2231; **Sem gênero definido:** MN43826; MN24931; MN34156; MN43845; MZUSP2525; MZUSP29410; MZUSP29400; MZUSP3201; MZUSP25900; MZUSP214; MZUSP25905; MZUSP318; MZUSP25910; MZUSP25871; MZUSP25874; MZUSP25904; MZUSP26551; MZUSP25883; MZUSP222; MZUSP25873; MZUSP25902.

Trinomys mirapitanga - **Machos:** MN48012; MN48013.

Trinomys moojeni - **Fêmea:** MCN-M1036. **Macho:** MCN-M1037.

Trinomys paratus - **Fêmeas:** MN31452; MN31451; MN31407; MZUSP29420; UFES645; UFES641; UFES639; UFES638; UFES637; UFES628; UFES625; UFES654; UFES644; UFES646; UFES648; UFES658UFES659; UFES653; UFES652; UFES651; UFES650; UFES2004; UFES1487; UFES671; UFES674; UFES684; UFES662; UFES669; UFES814; UFES817; UFES815; UFES818; UFES820; UFES2809; UFES2804; UFES2818; UFES3117. **Machos:** MN5455; MN31406; MZUSP29419; UFES634; UFES632; UFES631; UFES630; UFES627; UFES435; UFES434; UFES642; UFES629; UFES436; UFES655; UFES656; UFES657; UFES643; UFES647; UFES649; UFES844; UFES967; UFES663; UFES673; UFES682; UFES683; UFES660; UFES661; UFES816; UFES819; UFES2798; **Sem gênero definido:** MN67463.

Trinomys setosus - **Fêmeas:** MN10473; MN30532; MN10524; MN10523; MN10997; MN33744; MN31442; UFES2043; UFES285; UFES2063; MCN-M994; MCN-M996;

Machos: MN31441; MN10515; MN30528; MN30536; MN10521; MN8328; MN8327; MN8325; MN33748; UFES289; MCN-M997. **Sem gênero definido:** MN74388; UFES2081.

Trinomys setosus elegans - **Fêmeas:** MN34127; MN31448; **Machos:** MN34128; MN34132; MN34129; MN31449.

Trinomys yonenagae - **Fêmeas:** MZUSP28936; MZUSP28941; MZUSP28911; MZUSP28930; MZUSP28913; MZUSP28928; MZUSP28945; MZUSP28944; MZUSP28897; MZUSP28901; MZUSP28900; MZUSP28903; MZUSP28912; MZUSP28883; MZUSP28902; MZUSP28917; MZUSP28920; MZUSP28915; **Machos:** MZUSP28884; MZUSP28943; MZUSP28934; MZUSP28925; MZUSP28935; MZUSP28904; MZUSP28923; MZUSP28933; MZUSP28927; MZUSP28929; MZUSP28899; MZUSP28898; MZUSP28918; MZUSP28919; MZUSP28909; **Sem gênero definido:** MN44812; MN44814; MN44813.

APÊNDICE B

Descrição dos marcos anatômicos para as quatro vistas dos sínclínio de *Proechimys* e *Trinomys*.

Vista Dorsal

1 - Extremidade do nasal na sutura entre os nasais; 2 e 3 - Extremidade anterior da sutura entre o nasal e o pré-maxilar; 4 e 5 - Extremidade anterior da raiz do arco zigomático; 6 e 7 - Sutura anterolateral entre o frontal e maxilar; 8 - Sutura sagital entre o frontal e o nasal; 9 e 10 - Extremidade posterior do forame infra orbital; 11 e 12 - Extremidade anterior do forame infra orbital; 13 e 14 - Extremidade final do processo jugal superior; 15 e 16 - Extremidade anterior da sutura entre o frontal e o esquamosal; 17 - Sutura sagital entre o frontal e o parietal; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 22 - Sutura sagital entre o parietal e interparietal; 23 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Ventral

1 - Extremidade anterior da sutura entre os nasais; 2 - Extremidade posterior do alvéolo incisivo; 3 e 4 - sutura entre nasal e pré-maxilar; 5 e 6 - Sutura lateral entre pré-maxilar e maxilar; 7 - Extremidade anterior do forame incisivo; 8 - Extremidade posterior do forame incisivo; 9 e 10 - Extremidade anterior do forâmen infraorbital; 11 e 12 - Margem anterior do alvéolo do 4º pré-molar; 13 e 14 - Margem posterior do alvéolo do 3º molar; 15 e 16 - Sutura entre maxilar e jugal na porção interna do arco zigomático; 17 - Extremidade posterior da sutura do palato; 18 e 19 - Extremidade do processo jugal posterior; 20 e 21 - Extremidade posterior

do foramen oval; 22 e 23 - Ponto de maior largura do meato auditivo externo; 24 e 25 - Extremidade lateral da sutura entre basisfenóide e basioccipital; 26 e 27 - Extremidade lateral da apófise mastoide; 28 - Extremidade anterior da parte basilar do osso occipital; 29 - Extremidade anterior do forame magno; 30 e 31 - Extremidade lateral da crista occipital; 32 e 33 - Extremidade lateral do forame magno; 34 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral

1 - Extremidade anterior da sutura entre nasais; 2- Extremidade anterior da sutura entre nasal e pré-maxilar; 3 - Ponto mais posterior do alvéolo incisivo; 4 - Ponto inferior do alvéolo incisivo; 5 - Sutura entre nasal e frontal; 6 - Sutura entre maxilar e frontal na borda do forame infraorbital ; 7 – Ponto mais inferior da sutura entre pré-maxilar e maxilar; 8 – Ponto mais inferior da sutura entre maxilar e lacrimal; 9 - Sutura supra posterior entre maxila e jugal na borda do arco zigomático; 10 - Extremidade inferior da sutura entre maxilar e jugal; 11 - Extremidade final do processo jugal superior; 12 - Extremidade final do processo jugal inferior; 13 – Ponto superior da sutura entre frontal e parietal; 14 - Sutura entre frontal, parietal e esquamosal; 15 - Extremidade do processo jugal posterior; 16 - Extremidade anterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica; 17 - Extremidade posterior da sutura entre pterigoide e bula timpânica próximo ao meato auditivo externo; 18 – Extremidade inferior da apófise mastoide; 19 – Sutura entre o occipital e bula timpânica; 20 - Extremidade posterior do occipital.

Vista Lateral da Mandíbula

1 - Borda anterior dorsal do alvéolo incisivo; 2- Borda anterior ventral do alvéolo incisivo; 3 - Extremidade inferior do diastema; 4 - Borda anterior da raiz do 3º molar; 5 - intersecção posterior da raiz do molar com a superfície coronoide; 6 - Ponto dorsal da borda ventral do ramo horizontal com o corpo da mandíbula; 7 - Ponta do processo coronoide; 8 - Máximo de curvatura entre o processo coronoide e condilar; 9 - Borda anterior da superfície articular condilar; 10 - Ponta do processo condilar; 11 - Borda posterior da superfície articular condilar; 12 - Máximo de curvatura entre o processo condilar e angular; 13 - Ponta do processo angular.

CONCLUSÃO GERAL

Os nossos resultados fornecem evidências de alguns aspectos da ecologia e diversificação do crânios de dois gêneros de ratos de espinho. Podemos concluir, em primeiro lugar que o gênero *Trinomys* apresenta diferença de forma e tamanho entre a maioria das espécies, estando essas diferenças associadas principalmente ao ambiente onde essa espécies ocorrem, demonstrando poucas restrições impostas pela filogenia. Com algumas espécies (e.g. *T. albispinus* e *T. yonenagae*), possuindo características morfológicas no sincrânio para habitar a Caatinga e Cerrado.

Em segundo lugar, concluímos que apesar de o gênero *Proechimys* apresentar uma ampla distribuição geográfica e possuir grande amplitude de espécies, os resultados das análises de diferenciação regional (ocidental, central e oriental) e do rio Amazonas como uma barreira, não foram significativas em relação ao efeito no tamanho e na forma do sincrânio das espécies do gênero *Proechimys* analisadas neste trabalho. Ressaltando como o sincrânio ao longo das variações regionais e do rio Amazonas como barreira, apresentam diferenças de forma bem sutis intraespecificamente e interespecificamente.

Quando comparados os dois gêneros, constatamos distinções entre ambos. De fato, o gênero *Proechimys* apresenta a maior distribuição potencial de espécie, apesar de menor variação na forma do sincrânio, e com nichos adequados ocorrendo na área de ocorrência de *Trinomys*. Demonstrando como as duas espécies possuem requerimentos ecológicos semelhantes, o que possivelmente responde as semelhança morfológicas externas apresentadas pelos dois gênero, que até tempo atrás eram consideradas um único gênero e próximas filogeneticamente. Também podemos considerar que *Proechimys* apresenta características de espécies mais generalistas, enquanto *Trinomys* de espécies especialistas.

Isso evidencia a importância ecológica desses dois gêneros, em suas respectivas área de ocorrência. Também da necessidade de medidas de conservação dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* com ocorrência em áreas consideradas *hotspots* mundiais de conservação. Considerando ainda que ambos os gêneros possuem espécies que se encontram ameaçadas na lista vermelha da IUCN, apontando que a maioria das espécies em ambos gêneros ainda possuem poucos dados conhecidos da sua ecologia, sendo necessários mais esforços de pesquisa para os gêneros de ratos de espinho.

REFERÊNCIAS

ADAMS, D.C, ROHLF, F.J., SLICE, D.E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**. V. 24, n. 1, p. 7–14, 2013.

ADAMS, D.C, ROHLF, F.J., SLICE, D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology*. V. 71, p. 5-16. 2004.

ANKE-SIMONS, F. Chapter 5 Skull. In: **Primate Anatomy: An Introduction**. 3º Ed. p.161-197, 2007.

ANTOINE, P.O., MARIVAUX, L., CROFT, D.A., BILLET, G., GANEROD, M., JARAMILLO, C., MARTIN, T., ORLIAC, M.J., TEJADA, J., ALTAMIRANO, A.J., DURANTHON, F., FANJAT, G., ROUSSE, S., GISMONDI, R.S. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. **Proceedings of the Royal Society B**. V. 279, p. 1319–1326, 2012.

BEAMAN, J.E., WHITE, C.R., SEEBACHER, F. Evolution of Plasticity: Mechanistic Link between Development and Reversible Acclimation. **Trends in Ecology & Evolution**. V. 31, n. 3, p. 237- 249. 2016.

BEGON, M., TOWNSEND, C.R., HARPER, J.L. **Ecologia: De indivíduos a Ecosistemas**. 4ª Ed., Porto Alegre, Artmed, 725p. 2007.

BENNINDA-EMMONS, O.R.P., CARDILLO, M., JONES, K.E., MACPHEE, R.D.E., BECK, R.M.B., GRENYER, R., PRICE, S.A., VOS, R.A., GITTLEMAN, J.L., PURVIS, A. The delayed rise of present-day mammals. **Nature**. V. 446, n. 29, p. 507-512, 2007.

BOLNICK, D.I., FITZPATRICK, B.M. Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. V. 38, p. 459-487, 2007.

BRENO, M., LEIRS, H., VAN DONGEN, S. Traditional and geometric morphometrics for studying skull morphology during growth in *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae). **Journal of Mammalogy**. V. 92, n. 6, p. 1395–1406, 2011.

CARDINI, A., ELTON, S. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. **Zoomorphology**. V.126, p.121–134, 2007.

CARDINI, A., POLLY, P.D. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. **Nature Communications**. V. 4, n. 2458, p. 1-7. 2013.

CHEVERUD, J.M. Morphological Integration in the Saddle-Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) Cranium. **American Naturalist**. V. 145, n. 1, p. 63-89, 1995.

CURRAN, S.C. Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. **Journal of Archaeological Science**. V. 39, p. 1172 -1182, 2012.

DAJOZ, R. **Princípios de Ecologia**. 7ª Ed., Porto Alegre, Artmed, 520p. 2005.

EMMONS, L.H., LEITE, Y.L.R., PATTON, J.L. Family Echimyidae Gray, 1825. In: PATTON, J.L., PARDIÑAS, U.F.J., D'ELÍA, G. (Eds). **Mammals of South America**. Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press. p. 877-880, 2015.

FABRE, P.H., GALEWSKI, T., TILAK, M., DOUZERY, E.J.P. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. **Zoologica Scripta**. V. 42, p. 117–134, 2013.

FREEMAN, S., HERRON, J.C. **Análise Evolutiva**. 4ª Ed., Porto Alegre, Artmed, 848p. 2009.

FUTUYMA, D.J., **Biologia Evolutiva**, 3ª Ed., Ribeirão Preto, FUNPEC, 830p. 2009.

GALEWSKI T., MAUFFREY J.F., LEITE Y.L.R., PATTON J.L., DOUZERY E.J.P. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. V. 34, p. 601–615. 2005.

HONEYCUTT, R.L. Rodents (Rodentia). In: HEDGES, S.B., KUMAR, S. **The Timetree of Life**. Oxford University Press, p. 490-494, 2009.

HONEYCUTT, R.L., FRABOTTA, L.J., ROWE, D.L. Rodent Evolution, Phylogenetics and Biogeography. In: WOLFF, J.O., SHERMAN, P.W. **Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective**. The University of Chicago Press, p. 8-23, 2007.

HUCHON, D., DOUZERY, E.J.P.I. From the Old World to the New World: A molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of Hystricognath rodents. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 2001.

IRSCHICK, D.J., ALBERTSON, R.C., BRENNAN, P., PODOS, J., JOHNSON, N.A. PATEK, S., DUMONT, E. Evo-devo beyond morphology: from genes to resource use. **Trends in Ecology & Evolution**. V. 28, n. 5, 2013.

KAY, E.H., HOEKSTRA, H.E. Rodents. **Current Biology**. V. 18, n. 10, p. 406-410, 2008.

KLINGENBERG, C.P. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. **Nature Reviews: Genetics**. V. 11, p. 623-635, 2010.

LARA, M.C., PATTON, J.L., HINGST-ZAHER, E. *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. **Mammalian Biology**. V. 67, p. 233-242, 2002.

LARA, M.C., PATTON, J.L., SILVA, M.N.F. The Simultaneous Diversification of South American Echimyid Rodents (Hystricognathi) Based on Complete Cytochrome b Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. V. 5, n. 2, p. 403–413, 1996.

LAWING, A.M., POLLY, P.D., Geometric Morphometrics: Recent applications to the Study of Evolution and Development. **Journal of Zoology**. V. 280, p 1–7, 2009.

LEE, C., RICHTSMEIER, J.T., KRAFT, R.H. A computational analysis of bone formation in the cranial vault in the mouse. **Frontier in Bioengineering and Biotechnology**. V.3, n. 24, p. 1- 11, 2015.

LEIGH, E.G., O'DEAL A., VERMEIJ, G.J. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. **Biological Reviews**. V. 89, p. 148–172, 2014.

LEITE, R.N., KOLOKOTRONIS, S.O., ALMEIDA, F.C., WERNECK, F.P., ROGERS, D.S., WEKSLER, M. In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). **PloS one**, V.9, e100687, 2014.

LINDE-MEDINA, M., BOUGHNER, J.C., SANTANA, S.E., DIOGO, R. Are more diverse parts of the mammalian skull more labile? **Ecology and Evolution**. V. 6, n. 8, p. 2318- 2324, 2016.

MARES, M.A., OJEDA, R.A. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. In: MARES, M. A. e GENOWAYS, H. H. (Ed.). **Mammalian biology in South America**: a symposium held at the Pymatuning Laboratory of Ecology, May 10-14, 1981. Linesville: Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, v.6, p. 393-43, 1982.

MARKO, P.B. Allopatry. In: JORGENSEN, S.E., FATH, B. (Eds) **Encyclopedia of Ecology** Volume 1 A-C, 1^a Ed, Elsevier B.V., p. 131-138, 2008.

MARROIG, G., CHEVERUD, J.M. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of new world monkeys. **Evolution**. V. 55, n. 12, p. 2576–2600, 2001.

MARIVAUX, L., VIANEY-LIAUD, M., JAEGER, J.J. High-level phylogeny of early Tertiary rodents: dental evidence. **Zoological Journal of the Linnean Society**. V.142, p. 105–134, 2004.

MARIVAUX, L., VIANEY-LIAUD, M., WELCOMME, J.L., JAEGER, J.J. The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. **Zoologica Scripta**. V. 31, n. 3, p. 225–239, 2002.

MAYR, E. **Isto é biologia**: a ciência do mundo vivo, 1^a reimpressão, São Paulo, Companhia das Letras, 428p, 2008.

MONTEIRO, L.R., BONATO, V., REIS, S.F. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). **Evolution & Development**. V. 7, n. 5, p. 429–439, 2005.

OLIVEIRA, J.A., BONVICINO, C.R. Ordem Rodentia In: REIS, N.R., PERACCHI, A.L., PEDRO, W.A., LIMA, I.P.(Eds). **Mamíferos do Brasil**. Londrina, Paraná, p 347-406, 2006.

PAGLIA, A.P., FONSECA, G.A.B., RYLANDS, A.B., HERRMANN, G., AGUIAR, L.M.S., CHIARELLO, A.G., LEITE, Y.L.R., COSTA, L.P., SICILIANO, S., KIERULFF, M.C.M., MENDES, S.L., TAVARES, V.C., MITTERMEIER, R.A., PATTON, J.L. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. **Occasional Papers in Conservation Biology**. 2º Ed, n.6, 76p. 2012.

PATTERSON, B.D., VELAZCO, P.M. Phylogeny of the rodent genus *Isothrix* (Hystricognathi, Echimyidae) and its diversification in Amazonia and the eastern Andes. **Journal of Mammalian Evolution**. V. 15, p. 181–201, 2008.

PATTON, J.L. Taxonomic accounts. In: PATTON, J.L., PARDIÑAS, U.F.J., D'ELÍA, G. (Eds). **Mammals of South America**. Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press. p. 999- 1019, 2015.

PESSÔA, L.M., TAVARES, W.C., OLIVEIRA, J.A., PATTON, J.L. Genus *Trinomys*. In: PATTON, J.L., PARDIÑAS, U.F.J., D'ELÍA, G. (Eds). **Mammals of South America**. Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press. p. 999- 1019, 2015.

PFENNIG, D.W., WUND, M.A., SNELL-ROOD, E.C., CRUICKSHANK, T., SCHLICHTING, C.D., MOCZEK, A.P. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. **Trends in Ecology and Evolution**. V. 25, p. 459–467, 2010.

PLUMMER, T.W., BISHOP, L.C., HERTEL, F. Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction. **Journal of Archaeological Science**. V. 35, p. 3016–3027, 2008.

POUGH, F. H., JANIS, C. M., HEISER, J.B. **A vida dos vertebrados**. 4ª Ed. São Paulo, Atheneu, 2008.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 6ª Ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2012.

RIDLEY, M. **Evolução**, 3ª Ed., Porto Alegre, Artmed. 752p. 2008.

ROHLF, F.J. Bias and error in estimates of mean shape in geometric morphometrics. **Journal of Human Evolution**. V. 44, p. 665–683, 2003.

ROHLF, F.J., MARCUS, L.F. A revolution in morphometrics. **TREE**, V.8, n. 4, p. 129-132, 1993.

SIMPSON, G.G. The principles of classification and a classification of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, V. 85, 1945.

STEPPAN, S.J., ADKINS, R.M., ANDERSON, J. Phylogeny and Divergence-Date Estimates of Rapid Radiations in Muroid Rodents Based on Multiple Nuclear Genes. **Systematic Biology**. V. 53, n. 4, p. 533–553, 2004.

STEARNS, S.C., HOEKSTRA, R.F. **Evolução**: uma introdução. São Paulo, Atheneu, 379p. 2003.

SOTKA, E.E. Clines. In: JORGENSEN, S.E., FATH, B. (Eds) **Encyclopedia of Ecology** Volume 1 A-C, 1ª Ed, Elsevier B.V., p. 613-618, 2008.

THOMAS, O. XIII On spiny rats of the *Proechimys* group from Southeastern Brazil. **Annals and Magazine of Natural History**, London 8 (ser. 9): p.140–143, 1921.

TOWNSEND, C.R., BEGON, M., HARPER, J.L. **Fundamentos em Ecologia**. 3ª Ed., Porto Alegre, Artmed, 576p. 2010.

TULLBERG, T. **Ueber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie**. Upsala: Druck der Akademischen Buchdruckerei. 514p. 1889.

UPHAM, N.S., B.D., PATTERSON. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. V. 63, p. 417–429, 2012.

VERZI, D.H., OLIVARES, A.I., MORGAN, C.C. Phylogeny and evolutionary pattern of South American octodontoid rodents. **Acta Palaeontologica Polonica**. V. 59, n. 4, p. 757-769, 2014.

VERZI, D.H., VUCETICH, M.G., MONTALVO, C.I. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia: Echimyidae) del Mioceno tardío de la Provincia de la Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. **Ameghiniana**. V. 32, n. 2, p. 191, 195, 1995.

VUCETICH, M.G., VERZI, D.H., HARTENBERGER, J.L. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). **Académie des Sciences Paris**. V. 329, p. 763-769, 1999.

WAHLERT, J.H. The Cranial Foramina of Protrogomorphous Rodents; An Anatomical and Phylogenetic Study. **Bulletin Museum of Comparative Zoology**. V. 146, n. 8, p. 363-410, 1974.

WOLFF, J.O., SHERMAN, P.W. Chapter 1: Rodent Societies and Model Systems. In: WOLFF, J.O., SHERMAN, P.W. (Eds). **Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective**. The University of Chicago Press, p. 3-7, 2007.

WOODS, C.A., KILPATRICK, C.W. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. In: WILSON, D.E. e REEDER, D.M. (Eds.). **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference**. 3° Ed. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press, V.2, p.1538- 1600, 2005.

ANEXOS

Normas das revistas

Zoological Journal of the Linnean Society

Author Guidelines

INTRODUCTION

The Zoological Journal publishes papers on systematic and evolutionary zoology and comparative, functional and other studies where relevant to these areas. Studies of extinct as well as living animals are included.

Submission

All manuscripts are submitted and reviewed via ScholarOne. To submit to the journal go to <http://mc.manuscriptcentral.com/zoj>. New authors should create an account prior to submitting a manuscript for consideration. Questions about submitting to the journal should be sent to the editorial office at louise.allcock@nuigalway.ie.

Peer review process

All submissions to the journal are initially reviewed by one of the Editors. At this stage manuscripts may be rejected without peer review if it is felt that they are not of high enough priority or not relevant to the journal. This fast rejection process means that authors are given a quick decision and do not need to wait for the review process.

Manuscripts that are not instantly rejected are sent out for peer review, usually to two independent reviewers. Based on the feedback from these reviewers and the Editors' judgment a decision is given on the manuscript. The average time from submission to first decision is five weeks.

If a paper is not acceptable in its present form, we will pass on suggestions for revisions to the author.

For information on the journal's review process or a manuscript's progress, please contact the Managing Editor at louise.allcock@nuigalway.ie.

Language Editing Pre-submission

Language editing, particularly if English is not your first language, can be used to ensure that the academic content of your paper is fully understood by the journal editors and reviewers. Please note that edited manuscripts will still need to undergo peer-review by the journal.

Ethics

Authors should observe high standards with respect to publication ethics as set out by the Commission on Publication Ethics (COPE). Falsification or fabrication of data, plagiarism, including duplicate publication of the authors' own work without proper citation, and misappropriation of the work are all unacceptable practices. Any cases of ethical misconduct are treated very seriously and will be dealt with in accordance with the COPE guidelines.

Plagiarism

Manuscripts submitted to Zoological Journal may be screened with iThenticate anti-plagiarism software in an attempt to detect and prevent plagiarism. Any manuscript may be screened, especially if there is reason to suppose part or all of the text has been previously published. Prior to final acceptance any manuscript that has not already been screened may be put through iThenticate. More information about iThenticate can be found at <http://www.ithenticate.com/>

Third-party copyright

In order to reproduce any third party material, including tables, figures, or images, in an article authors must obtain permission from the copyright holder and be compliant with any requirements the copyright holder may have pertaining to this reuse. When seeking to reproduce any kind of third party material authors should request the following:

non-exclusive rights to reproduce the material in the specified article and journal;
print and electronic rights, preferably for use in any form or medium;
the right to use the material for the life of the work; and
world-wide English-language rights.

It is particularly important to clear permission for use in both the print and online versions of the journal, and we are not able to accept permissions which carry a time limit because we retain journal articles as part of our online journal archive.

Third-party content in Open Access papers

If you will be publishing your paper under an Open Access licence but it contains material for which you do not have Open Access re-use permissions, please state this clearly by supplying the following credit line alongside the material:

Title of content. Author, Original publication, year of original publication, by permission of [rights holder].

This image/content is not covered by the terms of the Creative Commons licence of this publication. For permission to reuse, please contact the rights holder.

Further guidelines on clearing permissions can be found [here](#).

Conflict of interest

Oxford University Press requires declaration of any conflict of interest upon submission online. If the manuscript is published, conflict of interest information will be communicated in a statement in the published paper.

Permissions regarding reuse of OUP material

Self-archiving policy

Licensing

Open Access

Zoological Journal authors have the option to publish their paper under the Oxford Open initiative; whereby, for a charge, their paper will be made freely available online immediately upon publication.

After your manuscript is accepted, the corresponding author will be required to accept a mandatory licence to publish agreement. As part of the licensing process you will be asked to indicate whether or not you wish to pay for open access. If you do not select the open access option, your paper will be published with standard subscription-based access and you will not be charged.

Licences

Authors publishing in Zoological Journal can use the following licences for their articles:

Creative Commons Attribution licence (CC BY)

Creative Commons Non-Commercial licence (CC BY-NC)

Creative Commons Non-Commercial No Derivatives licence (CC BY-NC-ND)

Please click [here](#) for more information about Creative Commons licences.

Charges

The open access charges are as follows:

Regular charge: £1750 / \$2800 / €2275

List B Developing country charge*: £875 / \$1400 / €1137

List A Developing country charge*: £0 / \$0 / €0

* Visit our developing countries page ([click here](#) for a list of qualifying countries).

You can pay open access charges using our Author Services site. This will enable you to pay online with a credit/debit card, or request an invoice by email or post.

Please note that these charges are in addition to any colour/page charges that may apply.

Orders from the UK will be subject to the current UK VAT charge. For orders from the rest of the European Union, OUP will assume that the service is provided for business purposes. Please provide a VAT number for yourself or your institution, and ensure you account for your own local VAT correctly.

PREPARATION OF MANUSCRIPT

Manuscript format and structure/style

BASIC FORMATTING GUIDE

Authors should aim to communicate ideas and information clearly and concisely, in language suitable for the moderate specialist. Papers in languages other than English are not accepted unless invited. When a paper has joint authorship, one author must accept responsibility for all correspondence; the full postal address, telephone and fax numbers, and e-mail address of the author who is to check proofs should be provided. Although the Society does not specify the length of manuscripts, it is suggested that authors preparing long texts (20 000 words or more, including references, etc.) should consult the Editor before considering submission. Please submit your manuscript in an editable format such as .doc or .rtf. If you submit your manuscript in a non-editable format such as PDF, this will slow the progress of your paper as we will have to contact you to request an editable copy.

Papers should conform to the following general layout:

Article types

Original Article

Review

Invited Review

Title page

This should be uploaded as a separate file, designation 'Title Page'. It should include title, authors, institutions and a short running title. The title should be concise but informative, and where appropriate should include mention of family or higher taxon in the form: 'The Evolution of the Brown Rat, *Rattus norvegicus* (Rodentia: Muridae)'. A subtitle may be included, but papers in numbered series are not accepted. Names of new taxa should not be given in titles.

Abstract

This must be on a separate page. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere, and is all that many may see of your work. It should be about 100-200 words long and should summarize the paper in a form that is intelligible in conjunction with the title. It should not include references. The abstract should be followed by up to ten keywords additional to those in the title (alphabetically arranged and separated by hyphens) identifying the subject matter for retrieval systems. Taxonomic authorities should not be included in the Abstract.

Subject matter

The paper should be divided into sections under short headings. Except in systematic hierarchies, the hierarchy of headings should not exceed three. The Zoological Codes must be strictly followed. Names of genera and species should be printed in italic or underlined to indicate italic; do not underline suprageneric taxon names. Cite the author of species on first mention. Use SI units, and the appropriate symbols (mm, not millimetre; μm , not micron., s, not sec; Myr for million years). Use the negative index (m-1, l-1, h-1) except in cases such as 'per plant'). Avoid elaborate tables of original or derived data, long lists of species, etc.; if such data are absolutely essential, consider including them as appendices or as online-only supplementary material. Avoid footnotes, and keep cross references by page to an absolute minimum. Please provide a full English translation (in square brackets) for any quoted matter that is not in English.

References

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

(i) In the text, give references in the following forms: 'Stork (1988) said', 'Stork (1988: 331)' where it is desired to refer to a specific page, and '(Rapport, 1983)' where giving reference simply as authority for a statement. Note that names of joint authors are connected by '&' in the text. When papers are by three authors, use all names on the first mention and thereafter abbreviate to the first name et al. For papers by four or more authors, use et al. throughout.

(ii) The list of references must include all publications cited in the text and only these. Prior to submission, make certain that all references in the text agree with those in the references section, and that spelling is consistent throughout. In the list of references, titles of periodicals must be given in full, not abbreviated. For books, give the title, place of publication, name of publisher (if after 1930), and indication of edition if not the first. In papers with half-tones, plate or figure citations are required only if they fall outside the pagination of the reference cited. References should conform as exactly as possible to one of these four styles, according to the type of publication cited.

Burr FA, Evert RF. 1982. A cytochemical study of the wound-healing proteins in *Bryopsis hypnoides*. *Cytobios* 6: 199-215.

Gould SJ. 1989. *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. New York: W.W. Norton.

Dow MM, Cheverud JM, Rhoads J, Friedlaender J. 1987b. Statistical comparison of biological and cultural/history variation. In: Friedlaender J, Howells WW, Rhoads J, eds. *Solomon Islands project: health, human biology, and cultural change*. New York: Oxford University Press, 265-281.

Gay HJ. 1990. The ant association and structural rhizome modifications of the far eastern fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae). Unpublished D. Phil. Thesis, Oxford University.

(iii) Other citations such as papers 'in press' may appear on the list but not papers 'submitted', 'in review' or 'in preparation'. These may be cited in the text as 'unpubl. data'. A personal communication may be cited in the text but not in the reference list. Please give the initials and surnames for all authors of personal communications and unpublished data.

(iv) In the case of taxonomic reviews, authors are requested to include full references for taxonomic authorities.

(v) Give foreign language references in ordinary English alphabetic form (but copy accents in French, German, Spanish, etc.), if necessary transliterating in accordance with a recognized scheme. For the Cyrillic alphabet use British Standard BS 2979 (1958). If only a published translation has been consulted, cite the translation, not the original. Add translations not supplied by the author of the reference in square brackets.

Tables

Keep these as simple as possible, with few horizontal and, preferably, no vertical rules. When assembling complex tables and data matrices, bear the dimensions of the printed page (225 x 168 mm) in mind; reducing typesize to accommodate a multiplicity of columns will affect legibility.

Illustrations

These normally include (1) half-tones reproduced from photographs, (2) black and white figures reproduced from drawings and (3) diagrams. Use one consecutive set of Arabic numbers for all illustrations (do not separate 'Plates' and 'Text-figures' - treat all as 'Figures'). Figures should be numbered in the order in which they are cited in the text. Use upper case letters for subdivisions (e.g. Figure 1A-D) of figures; all other lettering should be lower case.

Half-tones reproduced from photographs: increasingly, authors' original images are captured digitally rather than by conventional film photography. In these cases, please use settings on your equipment for the highest possible image quality (minimum 300dpi). Desktop technology now allows authors to prepare plates by scanning photographic originals and then labelling them using graphics programs such as Adobe Illustrator. These are acceptable provided:

Resolution is a minimum of 300 dpi at the final required image size. The labelling and any line drawings in a composite figure should be added in vector format. If any labelling or line drawings are embedded in the file then the resolution must be a minimum of 800 dpi. Please note that vector format labelling will give the best results for the online version of your paper. Electronic files are saved uncompressed as TIFF or EPS files.

In the case that it is not possible to provide electronic versions, please supply photographic prints with labelling applied to a transparent overlay or to a photocopy.

Grouping and mounting: when grouping photographs, aim to make the dimensions of the group (including guttering of 2 mm between each picture) as close as possible to the page dimensions of 168 × 225 mm, thereby optimizing use of the available space. Remember that grouping photographs of varied contrast can result in poor reproduction. If supplied as photographic prints, the group should be mounted on thin card. Take care to keep the surface of the prints clean and free of adhesive. Always provide overlays to protect the photographs from damage.

Lettering and numbering: If supplied as photographic prints, letters and numbers should be applied in the form of dry-transfer ('Letraset') letters, numbers, arrows and scale bars, but not measurements (values), to transparent overlays in the required positions, rather than to the photographs themselves; this helps to avoid making pressure marks on the delicate surface of the prints, and facilitates relabelling, should this be required. Alternatively, pencilled instructions can be indicated on duplicates or photocopies marked 'FOR LABELLING ONLY'. Self-adhesive labels should be avoided, but if they are used, they should not be attached directly to either photographs or overlays, but to photocopies, to indicate where they are to be positioned. Labelling will be inserted electronically by the typesetter in due course.

Colour: online-only colour in figures is free of charge, however it is essential in these cases that the figure legends apply equally well to both printed greyscale and online colour versions, and do not specifically refer to the colour. Colour illustrations in print will be published free of charge.

Black and white figures reproduced from drawings: these should be scanned at a minimum resolution of 800 dpi and supplied in TIFF format. Please note that JPEG, Powerpoint and doc files are not suitable for publication. If it is not possible to provide electronic versions, the figures supplied should be in black ink on white card or paper. Lines must be clean and heavy enough to stand reduction; drawings should be no more than twice page size. The maximum dimensions of published figures are 168 × 225 mm. Scale bars are the most satisfactory way of indicating magnification. Take account of proposed reduction when lettering drawings; if you cannot provide competent lettering, it may be pencilled in on a photocopy.

Diagrams: in most instances the author's electronic versions of diagrams are used and may be re-labelled to conform to journal style. These should be supplied as vector format Encapsulated PostScript (EPS) files. Please note that diagrams or graphs will not reproduce well in the online version of your paper unless they are in vector format due to low maximum screen resolution.

Type legends for Figures in numerical order on a separate sheet. Where a 'key' is required for abbreviations used in more than one Figure, this should be included as a section of the main text.

Authors wishing to use illustrations already published must obtain written permission from the copyright holder before submitting the manuscript. Authors may, in the first instance, submit good xerox or photographic copies of figures rather than the originals.

Upon revision papers should be submitted in an editable file format (i.e. not PDF) and figures should be submitted as separate, high-resolution, files.

For information on Latex files, please see:

https://academic.oup.com/journals/pages/authors/latex_files

You can also send queries about figure files to zoolin_oup@newgen.co.

Supplementary data

Submit all material to be considered as Supplementary Material online at the same time as the main manuscript. Ensure that the supplementary material is referred to in the main manuscript at an appropriate point in the text. Supplementary material will be available online only and will not be copyedited, so ensure that it is clearly and succinctly presented, and that the style conforms with the rest of the paper. Also ensure that the presentation will work on any Internet browser. It is not recommended for the files to be more than 2 MB each, although exceptions can be made at the editorial office's discretion.

PROOFS

Authors will receive a link to the PDF proof of their manuscript on our online system by email, and it is essential that a current email address is supplied with all manuscripts. Proofing instructions will accompany the PDF file but the proof should be checked immediately upon receipt and uploaded in accordance with covering instructions. Only essential corrections should be made at the proof stage.

ADVANCE ACCESS

For Zoological Journal, manuscripts arrive at OUP and go through the production process until the final versions are ready to publish. These are then published on an Advance Access page and they will remain on the page up until the issue that they are assigned to is published.

Immutable Advance Access

In order to comply with the requirements of the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) with regard to nomenclatural works, ALL articles, regardless of whether they include nomenclatural information, that are published in Journal XX will be immutable from [insert date]; this means that no changes will be allowed to any article without the

publication of an erratum clearly stating the changes that have been made. Therefore, it is the responsibility of the authors to carefully check their proofs for accuracy, and to notify the publisher of any changes that are necessary prior to Advance Access publication.

Nomenclatural Works

You will be asked during the submission process whether your article contains a nomenclatural act. If it does, in order to comply with ICZN regulations, you will need to register your article in ZooBank and provide a Life Science Identifier (LSID) at proof stage, which the editorial team will insert into the article. Following publication, you will need to update your ZooBank entry with the Volume, and Issue information.

OFFPRINTS

All contributors of published articles will have free online access to the PDF and HTML version of their article, to which links can be created from an institutional or firm website. Authors of published articles can order and pay for paper offprints during the publication process – all authors are sent an individual link (after acceptance) to the ‘Author Services’ site, where they are able to order and pay for offprints and single issues.

Journal of Zoology

Author Guidelines

The average handling time from article submission to final decision is 33 days.

Papers should be submitted online at <http://mc.manuscriptcentral.com/jzo>. Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. Please submit your covering letter or comments to the editor when prompted online.

Articles should be written in a style that can be understood by the general reader and be of broad interest, as outlined in the journal Aims and Scope. Proposals for reviews and forum papers intended to promote discussion are particularly welcomed by the Editors. Authors wishing to submit review or forum papers are advised to contact the Editors prior to submission. Reports on the systematics of a restricted number of taxa or on topics of specialist interest will not normally be accepted. Please note that Appendices are not included in the printed version of the *Journal of Zoology* but may be published as supplementary material online. Please click [here](#) for our supplementary material guidelines.

Papers that report experimental work must comply with the standards and procedures laid down by British national or equivalent legislation and the research permit number must be stated in the acknowledgments section of your manuscript. Attention is drawn to the 'Guidelines for the Use of Animals in Research' published in each January issue of the journal *Animal Behaviour*. Papers will not be accepted if they are based on work involving cruelty to animals or if the work may have put at risk endangered populations, species or habitats. Where radio collars are used, authors must provide details on the removal of the collar at the end of the research. The Editors may seek advice from the Ethical Committee of the Zoological Society of London on ethical matters. The *Journal of Zoology* is a member of and subscribes to the principles of the Committee on Publication Ethics.

Preprints

Journal of Zoology will consider for review articles previously available as preprints on non-commercial servers such as ArXiv, bioRxiv, psyArXiv, SocArXiv, engrXiv, etc. Authors may also post the submitted version of their manuscript to non-commercial servers at any time. Authors are requested to update any pre-publication versions with a link to the final published article.

Data Sharing

Journal of Zoology expects that data supporting the results in the paper will be archived in an appropriate public repository. Whenever possible the scripts and other artefacts used to generate the analyses presented in the paper should also be publicly archived. Exceptions may be granted at the discretion of the editor for sensitive information such as human subject data or the location of endangered species. Authors are expected to provide a data accessibility statement, including a link to the repository they have used, to accompany their paper.

Authors of manuscripts reporting DNA and protein sequences must submit the relevant data to public databases, such as GenBank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>, EMBL Nucleotide Sequence Database <http://www.ebi.ac.uk/embl/>, DDBJ <http://www.ddbj.nig.ac.jp/>, UniProtKB/Swiss-Prot <http://www.ebi.ac.uk/uniprot/> or another equivalent database. Animal movement data can be optionally deposited to Movebank Data Repository <https://www.datarepository.movebank.org/>. An accession number should be supplied at a relevant location in the text. Data that are integral to the paper must be made available in such a way as to enable readers to replicate, verify and build upon the conclusions published in the paper. Any restriction on the availability of this data must be disclosed at the time of submission. Authors may include this data as part of the main article where practical.

Data Citation

Authors are required to include data citations as part of their reference list. When citing or making claims based on data, authors must refer to the data at the relevant place in the manuscript text and in addition provide a formal citation in the reference list. Author should reference data following the format: Authors; Year; Dataset title; Data repository or archive; Version (if any); Persistent identifier (e.g. DOI).

Conflict of interest

Authors must declare details of any potential conflict of interest. A conflict of interest exists when professional judgement concerning a primary interest (such as animal welfare or the validity of research) may be influenced by secondary interests (personal matters such as financial gain, personal relationships or professional rivalry).

Submission

Submission of a manuscript will be taken to imply that the material is original and that no similar paper is being, or will be, submitted elsewhere, either in whole or substantial part. Serialized studies should not be submitted and titles should not contain part numbers. The Editors reserve the right to accelerate the publication of high-profile papers and commissioned reviews. Authors may suggest up to four referees for their paper, however the Editor reserves the right to choose referees other than those suggested.

Copyright Assignment

If your paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to login into Author Services; where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be able to complete the license agreement on behalf of all authors on the paper.

For authors choosing OnlineOpen

If the OnlineOpen option is selected the corresponding author will have a choice of the following Creative Commons License Open Access Agreements (OAA):

- Creative Commons Attribution License OAA
- Creative Commons Attribution Non-Commercial License OAA
- Creative Commons Attribution Non-Commercial -NoDerivs License OAA

To preview the terms and conditions of these open access agreements please visit the Copyright FAQs hosted on Wiley Author Services <https://authorservices.wiley.com/author-resources/Journal-Authors/licensing-open-access/licensing/licensing-info-faqs.html> and visit <http://www.wileyopenaccess.com/details/content/12f25db4c87/Copyright--License.html>.

If you select the OnlineOpen option and your research is funded by The Wellcome Trust and members of the Research Councils UK (RCUK) you will be given the opportunity to publish your article under a CC-BY license supporting you in complying with Wellcome Trust and Research Councils UK requirements. For more information on this policy and the Journal's compliant self-archiving policy please visit: <http://www.wiley.com/go/funderstatement>.

OnlineOpen

OnlineOpen is a pay-to-publish service from Wiley Blackwell that offers authors whose papers are accepted for publication the opportunity to pay up-front for their manuscript to become open access (i.e. free for all to view and download) via Wiley Online Library. Each OnlineOpen article will be subject to a one-off fee of US\$3000 to be met by or on behalf of the Author in advance of publication. Upon online publication, the article (both full-text and PDF versions) will be available to all for viewing and download free of charge. For the full list of terms and conditions, see <https://authorservices.wiley.com/author-resources/Journal-Authors/licensing-open-access/open-access/onlineopen.html>

Any authors wishing to send their paper OnlineOpen will be required to complete the payment form also available here (Please note this form is for use with OnlineOpen material ONLY.)

Prior to acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

Presentation

Papers should not exceed 5000 words including references (excluding the abstract and figure and table legends). Typescripts must be typed in double spacing, and pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and figures. Lines must be numbered, preferably within pages.

Manuscripts for review must consist of a single text file with figure and table legends included at the end of this file on separate pages and with figure files uploaded separately. Please note that separate high resolution figure files will be required upon acceptance (see below). Typescripts must be in English (both English and American English are acceptable). The Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and these minor alterations may not be seen by the authors until the proof stage.

Conventions

The Metric system must be used and SI units where appropriate. For further details see Baron, D.N. (1988). *Units, symbols and abbreviations*. 5th edition. London: Royal Society of Medicine Series. Whole numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in

numerals. If a new taxon is described, the institution in which the type material is deposited must be given, together with details of the registration assigned to it. Full binomial names should be given on the first occasion an organism is mentioned (and abbreviated thereafter), except at the beginning of a sentence. Avoid footnotes except to add information below the body of a table. Do not use initial capitals for the common names of animals unless derived from a proper noun.

Typescript

The typescript should follow the conventional form and must include:

1. **Title page** giving a concise title (do not include scientific names in the title), followed by a list of authors' names and the institutions where the work was carried out. The name, address and email address of the corresponding author should also be given. A short title for page headings must be provided (maximum eight words).
2. **Abstract** of not more than 300 words which should list the main results and conclusions. The abstract should also explain the importance of the paper in a way that is accessible to non-specialists. Authors may submit non-English abstracts for online publication to allow the international research community greater access to published articles. Translated abstracts should be submitted in pdf format as supplementary material. The Editors have no input into the content of supplementary material, therefore accuracy is the sole responsibility of the authors.
3. **Keywords.** A maximum of eight keywords may be suggested.
4. **Introduction**, which should not provide a review of the area of work but should introduce the reader to the aims and context for the work described.
5. **Materials and Methods** should be sufficient to allow the work to be replicated, but should not repeat information described fully elsewhere.
6. **Results** should be restricted to a factual account of the findings obtained and the text must not duplicate information given in Tables and Figures.
7. **Discussion.** This should point out the significance of the results in relation to the reasons for undertaking the research.

Please note that appendices are no longer published in the printed version of the journal. Supplementary material may be published in electronic form. Please click here for our supplementary material guidelines.

References

Accuracy of references is the responsibility of the author(s). References must be checked against the text to ensure (a) that the spelling of authors' names and the dates given are consistent and (b) that all authors quoted in the text (in date order if more than one) are given in the reference list and vice versa. The full title of the paper must be given together with the first and last pages.

Journal titles should be abbreviated in accordance with the Zoological Record Serial Sources, published annually by BIOSIS.

Book titles should be followed by the place of publication and the publisher. Please give the name of the editor(s) if different from the author cited.

In the text, references must be arranged chronologically with the surname(s) of the author(s) followed by the date.

Use *a*, *b*, etc. after the year to distinguish papers published by the same author(s) in the same year. Reference should not be made to unpublished data.

- i.* *Two authors:* use both names and the year. Do not use et al.

- ii. *Three authors*: on first citation use all authors' names and the year. Thereafter it is usually sufficient to give the name of the first author followed by et al. and the date.
- iii. *More than three authors*: on first citation and thereafter give the name of the first author followed by et al. and the date.

In the list, references must be arranged first alphabetically under author(s) name(s) and then in chronological order if several papers by the same author(s) are cited.

Examples

Lemelin, P. (1996a). Relationships between hand morphology and feeding strategies in small-bodied prosimians. *Am. J. phys. Anthropol.* (Suppl.) 22, 148.

Lemelin, P. (1996b). *The evolution of manual prehensility in primates: a comparative study of prosimians and didelphid marsupials*. PhD thesis, State University of New York at Stony Brook.

Pianka, E. R. (1978). *Evolutionary ecology*. 2nd edn. New York: Harper & Row.

Whitear, M. (1992). Solitary chemosensory cells. In *Fish chemoreception*: 103-125. Hara, T. J. (Ed.). London: Chapman & Hall.

References in Articles

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote and Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://endnote.com/downloads/styles>

Figures

Figures should be submitted as separate electronic files and figure legends should be included at the end of the main manuscript file. Illustrations may be line drawings or photographs and should be numbered consecutively in the text as Fig. 1, Fig. 2 etc. Component parts of figures should be labelled (a), (b), (c) etc. Captions for figures, which should be self-explanatory, must be typed, double spaced, on a separate page.

Our preferred electronic file type is vector-format encapsulated post script (EPS) because these images are scaleable and therefore do not lose quality in the online PDF. All line drawings or photographs with added labelling should be supplied in EPS format. Half tones without any labelling should be supplied in TIFF format at 300 dots per inch minimum. If line drawings cannot be supplied as EPS files then they must be in TIFF format with a minimum resolution of 800 dpi. These resolutions also apply to any images embedded into an EPS file. Please **click here** for our artwork guidelines. Please see the illustration submission section in the Wiley house style guide available **here**, and the electronic artwork guidelines provided **here**.

Line drawings

Should not be larger than **twice** the final size and in no circumstances should exceed 168 x 220 mm. The axes of graphs should be carefully chosen so as to occupy the space available to the best advantage. When reduced, the drawing should fit into either one (80 mm) or two (168 mm) columns, preferably the former. Lines should be bold enough to stand reduction to about 0.25-0.35 mm. Line drawings should be as simple as possible and many computer-generated figures, such as 3-dimensional graphs, fine lines, gradations of stippling and unusual symbols, cannot be reproduced satisfactorily when reduced. Unsatisfactory line drawings will have to be redrawn at the author's expense. Preferred symbols are open and filled circles, boxes and triangles, and these should be used consistently. Lettering should be kept to a minimum and should be self-explanatory and unambiguous and of sufficiently high quality and size to be clearly visible after reduction to final size. Lettering of all figures within the manuscript should be of uniform style in a sans serif typeface (Helvetica) and capitals should be used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used. Photographs should be the same

size as they will appear in the journal and should be selected to fit neatly into one column (80 mm) or two columns (168 mm).

Photographs

Should be labelled and numbered as for line drawings. For microscopical preparations, scale bars with appropriate units must be provided; statements of magnification are not acceptable.

Colour figures

May be accepted provided that they are of a very high quality. The cost of reproduction must be met by the author(s) and a binding agreement to meet the costs will be required before the manuscript can be accepted for publication. For colour figures, the instructions for the preparation of photographs should be followed. Original illustrations should not be sent until the paper has been accepted and will only be returned on request. Any article received by Wiley Blackwell with colour work will not be published until the **colour work agreement form** has been returned to the following address:

Customer Services (OPI)

John Wiley & Sons Ltd,
European Distribution Centre
New Era Estate
Oldlands Way, Bognor Regis
West Sussex PO22 9NQ

Tables

These must fit the page size (220 x 168 mm) without undue reduction. Oversize tables will not be accepted. Tables should be kept simple and where possible, the use of vertical lines should be avoided. Tables are referred to as Table 1, Table 2, etc., and any sub-sections as (a), (b), etc. Footnotes in tables should be indicated by superscript a, b, etc.

Decisions and invitations to revise

All submissions are subject to peer review and authors can expect a decision, or an explanation for the delay, within 3 months of receipt. If a revision is requested, the corresponding author should submit the revised manuscript within 2 months unless there are special reasons for a delay, agreed in advance with the Editor. Papers not received within 2 months may be treated as new submissions and sent for further evaluation by new referees.

Pre-submission English-language editing

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at <http://wileyeditingservices.com/en/>. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Accepted manuscripts

Following acceptance of a manuscript, authors will be asked to send their final version as a Word file. Figures should be saved in an EPS format and photographs saved as TIFF files. Authors will be asked to complete an Exclusive Licence Form.

NEW: Online production tracking via Wiley Blackwell's Author Services

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author

will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit <https://authorservices.wiley.com/author-resources/index.html> for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Proofs

The corresponding author will receive an email alert containing a link to a web site from where a PDF file of the proof can be downloaded. The corresponding author must provide a reliable email address and inform the Production Editor of any extended period when the email address is not effective. Instructions for returning the proofs will be sent with the proof. Excessive alterations to the text, other than printer's errors, may be charged to the author. The Editors reserve the right to correct the proof themselves, using the accepted version of the typescript, if the author's corrections are overdue and the journal would otherwise be delayed. The *Journal of Zoology* has had a change in journal style, Latin species names are no longer given in the article title but are instead inserted in the abstract, please keep this in mind when choosing the titles for submitted articles.

Early View Publication

The *Journal of Zoology* is covered by Wiley Blackwell's Early View service. Early View articles are complete full-text papers published online in advance of the print issue. Articles published online are complete and in their final form: the author's final corrections have been incorporated and changes cannot be made after online publication. Early View articles do not have volume, issue or page numbers, and therefore cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is assigned to an issue. After print publication the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article.

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested, Wiley Blackwell will dispose of all hardcopy or electronic material submitted 2 months after publication. If you require the return of material submitted please inform the Production Editor when your paper is accepted for publication.

Offprints

Free access to the final PDF offprint or your article will be available via author services only. Please therefore sign up for author services if you would like to access your article PDF offprint and enjoy the many other benefits the service offers. A copy of the Publisher's Terms and Conditions for the use of the PDF file will accompany the electronic offprint and the file can only be distributed in accordance with these requirements. Additional paper offprints may be ordered when proofs are sent out, provided that the order is placed promptly (i.e. at the time of proof correction).

Mammalian Biology

Introduction

Mammalian Biology (formerly *Zeitschrift für Säugetierkunde*) is an international scientific

journal edited by the Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde (German Society of Mammalogy). The journal is devoted to the publication of research on mammals (see aims and scope of the journal). We publish original research papers, short communications and occasionally review articles that generate a significant contribution to the field of mammalogy.

Submission checklist

You can use this list to carry out a final check of your submission before you send it to the journal for review. Please check the relevant section in this Guide for Authors for more details.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address

All necessary files have been uploaded:

Manuscript:

- Include keywords
- All figures (include relevant captions)
- All tables (including titles, description, footnotes)
- Ensure all figure and table citations in the text match the files provided
- Indicate clearly if color should be used for any figures in print

Graphical Abstracts / Highlights files (where applicable)

Supplemental files (where applicable)

Further considerations

- Manuscript has been 'spell checked' and 'grammar checked'
- All references mentioned in the Reference List are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Internet)
- A competing interests statement is provided, even if the authors have no competing interests to declare
- Journal policies detailed in this guide have been reviewed
- Referee suggestions and contact details provided, based on journal requirements

For further information, visit our Support Center.

Before you begin

Ethics in publishing

Please see our information pages on Ethics in publishing and Ethical guidelines for journal publication.

Declaration of interest

All authors must disclose any financial and personal relationships with other people or organizations that could inappropriately influence (bias) their work. Examples of potential conflicts of interest include employment, consultancies, stock ownership, honoraria, paid expert testimony, patent applications/registrations, and grants or other funding. Authors must disclose any interests in two places: 1. A summary declaration of interest statement in the title page file (if double-blind) or the manuscript file (if single-blind). If there are no interests to declare then please state this: 'Declarations of interest: none'. This summary statement will be ultimately published if the article is accepted. 2. Detailed disclosures as part of a separate Declaration of Interest form, which forms part of the journal's official records. It is important for potential interests to be declared in both places and that the information matches. More information.

Submission declaration and verification

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis or as an electronic preprint, see <http://www.elsevier.com/sharingpolicy>), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, including electronically without the written consent of the copyright-holder. To verify originality, your article may be checked by the originality detection service CrossCheck <http://www.elsevier.com/editors/plagdetect>.

Submitting a manuscript previously rejected by another journal without notification and disclosure of previous reviews will lead to immediate rejection should it be uncovered. There is nothing wrong with being rejected and submitting to a different journal, but the referees' efforts should be taken into account and given credit. Please attach previous reviews and responses/rebuttals with your submission, following your cover letter.

Changes to authorship

Authors are expected to consider carefully the list and order of authors **before** submitting their manuscript and provide the definitive list of authors at the time of the original submission. Any addition, deletion or rearrangement of author names in the authorship list should be made only **before** the manuscript has been accepted and only if approved by the journal Editor. To request such a change, the Editor must receive the following from the **corresponding author**: (a) the reason for the change in author list and (b) written confirmation (e-mail, letter) from all authors that they agree with the addition, removal or rearrangement. In the case of addition or removal of authors, this includes confirmation from the author being added or removed. Only in exceptional circumstances will the Editor consider the addition, deletion or rearrangement of authors **after** the manuscript has been accepted. While the Editor considers the request, publication of the manuscript will be suspended. If the manuscript has already been published in an online issue, any requests approved by the Editor will result in a corrigendum.

Copyright

Upon acceptance of an article, authors will be asked to complete a 'Journal Publishing Agreement' (see more information on this). An e-mail will be sent to the corresponding author confirming receipt of the manuscript together with a 'Journal Publishing Agreement' form or a link to the online version of this agreement.

Subscribers may reproduce tables of contents or prepare lists of articles including abstracts for internal circulation within their institutions. Permission of the Publisher is required for resale or distribution outside the institution and for all other derivative works, including compilations and translations. If excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases.

For open access articles: Upon acceptance of an article, authors will be asked to complete an 'Exclusive License Agreement' (more information). Permitted third party reuse of open access articles is determined by the author's choice of user license.

Author rights

As an author you (or your employer or institution) have certain rights to reuse your work. More information.

Elsevier supports responsible sharing

Find out how you can share your research published in Elsevier journals.

Role of the funding source

You are requested to identify who provided financial support for the conduct of the research and/or preparation of the article and to briefly describe the role of the sponsor(s), if any, in study design; in the collection, analysis and interpretation of data; in the writing of the report; and in the decision to submit the article for publication. If the funding source(s) had no such involvement then this should be stated.

Funding body agreements and policies

Elsevier has established a number of agreements with funding bodies which allow authors to comply with their funder's open access policies. Some funding bodies will reimburse the author for the Open Access Publication Fee. Details of existing agreements are available online.

Open access

This journal offers authors a choice in publishing their research:

Subscription

- Articles are made available to subscribers as well as developing countries and patient groups through our universal access programs.
- No open access publication fee payable by authors.

Open access

- Articles are freely available to both subscribers and the wider public with permitted reuse.
- An open access publication fee is payable by authors or on their behalf, e.g. by their research funder or institution.

Regardless of how you choose to publish your article, the journal will apply the same peer review criteria and acceptance standards.

For open access articles, permitted third party (re)use is defined by the following Creative Commons user licenses:

Creative Commons Attribution (CC BY)

Lets others distribute and copy the article, create extracts, abstracts, and other revised versions, adaptations or derivative works of or from an article (such as a translation), include in a collective work (such as an anthology), text or data mine the article, even for commercial purposes, as long as they credit the author(s), do not represent the author as endorsing their adaptation of the article, and do not modify the article in such a way as to damage the author's honor or reputation.

Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs (CC BY-NC-ND)

For non-commercial purposes, lets others distribute and copy the article, and to include in a collective work (such as an anthology), as long as they credit the author(s) and provided they do not alter or modify the article.

The open access publication fee for this journal is **USD 1800**, excluding taxes. Learn more about Elsevier's pricing policy: <http://www.elsevier.com/openaccesspricing>.

Green open access

Authors can share their research in a variety of different ways and Elsevier has a number of green open access options available. We recommend authors see our green open access page for further information. Authors can also self-archive their manuscripts immediately and enable public access from their institution's repository after an embargo period. This is the version that has been accepted for publication and which typically includes author-incorporated changes suggested during submission, peer review and in editor-author communications. Embargo period: For subscription articles, an appropriate amount of time is needed for journals to deliver value to subscribing customers before an article becomes freely available to the public. This is the embargo period and it begins from the date the article is formally published online in its final and fully citable form. Find out more.

This journal has an embargo period of 12 months.

Language (usage and editing services)

Please write your text in good English (American or British usage is accepted, but not a mixture of these). Authors who feel their English language manuscript may require editing to eliminate possible grammatical or spelling errors and to conform to correct scientific English may wish to use the English Language Editing service available from Elsevier's WebShop.

Submission

Our online submission system guides you stepwise through the process of entering your article details and uploading your files. The system converts your article files to a single PDF file used in the peer-review process. Editable files (e.g., Word, LaTeX) are required to typeset your article for final publication. All correspondence, including notification of the Editor's decision and requests for revision, is sent by e-mail.

Submit your article

Please submit your article via <http://ees.elsevier.com/mambio>.

Review process

After submission, each paper enters the pre-review stage. The aim of this process is to identify papers which do not fit into the scope of *Mammalian Biology*, are too descriptive, or only have low relevance to a broader readership and thus have a low probability of being accepted. This policy saves authors' time and reduces effort of reviewers and editors. Manuscripts, which will pass this stage, then go into peer-review. Each manuscript submitted to *Mammalian Biology* will be reviewed independently by at least two experts covering the field of the article. Authors may suggest up to five colleagues with expertise in the scientific field of the contribution, which do not and did not belong to the authors' institution. These might be considered as referees.

Content of the manuscript

Manuscripts can be published as original investigations, short communications or reviews. The total length should not exceed 7000 words including references, tables and figure legends. In the case of longer articles (in particular reviews) please contact the managing editor before submission.

Original investigations: In addition to the text, original investigations should include illustrations, tables and references. The text should be divided into: Abstract, Introduction, Material and methods (Please ensure to use Material and not Materials), Results, Discussion (or together as Results and Discussion), Acknowledgements, References.

Short communications: Please include Keywords and an Abstract. The only headings allowed for Short communication items are 'Acknowledgements' and 'References'. Delete all others (e.g. Introduction, Results). Short communications should not exceed 4000 words in total and usually have a maximum of two items (tables or figures). **Reviews:** Manuscripts that review and integrate the current state of knowledge in a special field of mammalian biology are also welcome. The text must provide an Abstract, special headings depending on the subject, Acknowledgements, References.

Preparation

Peer review

This journal operates a single blind review process. All contributions will be initially assessed by the editor for suitability for the journal. Papers deemed suitable are then typically sent to a minimum of two independent expert reviewers to assess the scientific quality of the paper. The Editor is responsible for the final decision regarding acceptance or rejection of articles. The Editor's decision is final. More information on types of peer review.

Use of word processing software

It is important that the file be saved in the native format of the word processor used. The text should be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the word processor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier). Note that source files of figures, tables and text graphics will be required whether or not you embed your figures in the text. See also the section on Electronic artwork.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor.

Line numbering should be applied throughout the text.

Please use italics only for species names, not to mark subheadings or other important information. Italics should also always be used for "in vitro" and "in vivo".

The primary headings should be in bold followed by italic secondary headings. There should be no numbers. **Article structure**

Subdivision - unnumbered sections

Divide your article into clearly defined sections. Each subsection is given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line. Subsections should be used as much as possible when cross-referencing text: refer to the subsection by heading as opposed to simply 'the text'.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient details to allow the work to be reproduced by an independent researcher. Methods that are already published should be summarized, and indicated by a reference. If quoting directly from a previously published method, use quotation marks and also cite the source. Any modifications to existing methods should also be described.

Theory/calculation

A Theory section should extend, not repeat, the background to the article already dealt with in the Introduction and lay the foundation for further work. In contrast, a Calculation section represents a practical development from a theoretical basis.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.
- **Author names and affiliations.** Please clearly indicate the given name(s) and family name(s) of each author and check that all names are accurately spelled. You can add your name between parentheses in your own script behind the English transliteration. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.
- **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. This responsibility includes answering any future queries about Methodology and Materials. **Ensure that the e-mail address is given and that contact details are kept up to date by the corresponding author.**
- **Present/permanent address.** If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required. The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separately from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, then cite the author(s) and year(s). Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 5 keywords (1 minimum), avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Capitalize the first letter of your keywords; in the case of compound keywords, capitalize only the first word.

Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.). Please use 'Acknowledgements' rather than 'Acknowledgments'.

Formatting of funding sources

List funding sources in this standard way to facilitate compliance to funder's requirements:

Funding: This work was supported by the National Institutes of Health [grant numbers xxxx, yyyy]; the Bill & Melinda Gates Foundation, Seattle, WA [grant number zzzz]; and the United States Institutes of Peace [grant number aaaa].

It is not necessary to include detailed descriptions on the program or type of grants and awards. When funding is from a block grant or other resources available to a university, college, or other research institution, submit the name of the institute or organization that provided the funding.

If no funding has been provided for the research, please include the following sentence:

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Units

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units (SI). If other units are mentioned, please give their equivalent in SI.

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article. Many word processors can build footnotes into the text, and this feature may be used. Otherwise, please indicate the position of footnotes in the text and list the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Embed the used fonts if the application provides that option.
- Aim to use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Times New Roman, Symbol, or use fonts that look similar.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Provide captions to illustrations separately.
- Size the illustrations close to the desired dimensions of the published version.
- Submit each illustration as a separate file.

A detailed guide on electronic artwork is available.

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

If your electronic artwork is created in a Microsoft Office application (Word, PowerPoint, Excel) then please supply 'as is' in the native document format. Regardless of the application used other than Microsoft Office, when your electronic artwork is finalized, please 'Save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):

EPS (or PDF): Vector drawings, embed all used fonts.

TIFF (or JPEG): Color or grayscale photographs (halftones), keep to a minimum of 300 dpi.

TIFF (or JPEG): Bitmapped (pure black & white pixels) line drawings, keep to a minimum of 1000 dpi.

TIFF (or JPEG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale), keep to a minimum of 500 dpi.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); these typically have a low number of pixels and limited set of colors;
- Supply files that are too low in resolution;
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color online (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your preference for color: in print or online only. Further information on the preparation of electronic artwork.

Illustration services

Elsevier's WebShop offers Illustration Services to authors preparing to submit a manuscript but concerned about the quality of the images accompanying their article. Elsevier's expert illustrators can produce scientific, technical and medical-style images, as well as a full range of charts, tables and graphs. Image 'polishing' is also available, where our illustrators take your image(s) and improve them to a professional standard. Please visit the website to find out more.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. Supply captions separately, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Please submit tables as editable text and not as images. Tables can be placed either next to the relevant text in the article, or on separate page(s) at the end. Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text and place any table notes below the table body. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in them do not duplicate results described elsewhere in the article. Please avoid using vertical rules and shading in table cells.

Tables

Please submit tables as editable text and not as images. Tables can be placed either next to the relevant text in the article, or on separate page(s) at the end. Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text and place any table notes below the table body. Be

sparing in the use of tables and ensure that the data presented in them do not duplicate results described elsewhere in the article. Please avoid using vertical rules. In table headlines, use italics only for species names.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Reference links

Increased discoverability of research and high quality peer review are ensured by online links to the sources cited. In order to allow us to create links to abstracting and indexing services, such as Scopus, CrossRef and PubMed, please ensure that data provided in the references are correct. Please note that incorrect surnames, journal/book titles, publication year and pagination may prevent link creation. When copying references, please be careful as they may already contain errors. Use of the DOI is encouraged.

A DOI can be used to cite and link to electronic articles where an article is in-press and full citation details are not yet known, but the article is available online. A DOI is guaranteed never to change, so you can use it as a permanent link to any electronic article. An example of a citation using DOI for an article not yet in an issue is: VanDecar J.C., Russo R.M., James D.E., Ambeh W.B., Franke M. (2003). Aseismic continuation of the Lesser Antilles slab beneath northeastern Venezuela. *Journal of Geophysical Research*, <https://doi.org/10.1029/2001JB000884>. Please note the format of such citations should be in the same style as all other references in the paper.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

Data references

This journal encourages you to cite underlying or relevant datasets in your manuscript by citing them in your text and including a data reference in your Reference List. Data references should include the following elements: author name(s), dataset title, data repository, version (where available), year, and global persistent identifier. Add [dataset] immediately before the reference so we can properly identify it as a data reference. The [dataset] identifier will not appear in your published article.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

Most Elsevier journals have their reference template available in many of the most popular reference management software products. These include all products that support Citation Style Language styles, such as Mendeley and Zotero, as well as EndNote. Using the word processor plug-ins from these products, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article, after which citations and bibliographies will be automatically formatted

in the journal's style. If no template is yet available for this journal, please follow the format of the sample references and citations as shown in this Guide.

Users of Mendeley Desktop can easily install the reference style for this journal by clicking the following link:

<http://open.mendeley.com/use-citation-style/mammalian-biology>

When preparing your manuscript, you will then be able to select this style using the Mendeley plug-ins for Microsoft Word or LibreOffice.

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication. Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Reference to a website:

Cancer Research UK, 1975. Cancer statistics reports for the UK. <http://www.cancerresearchuk.org/aboutcancer/statistics/cancerstatsreport/> (accessed 13 March 2003).

Reference to a dataset:

[dataset] Oguro, M., Imahiro, S., Saito, S., Nakashizuka, T., 2015. Mortality data for Japanese oak wilt disease and surrounding forest compositions. *Mendeley Data*, v1. <https://doi.org/10.17632/xwj98nb39r.1>.

Journal abbreviations source

Journal names should be abbreviated according to the List of Title Word Abbreviations.

Video

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include links to these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so

that they directly relate to the video file's content. . In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the file in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 150 MB per file, 1 GB in total. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages. Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Data visualization

Include interactive data visualizations in your publication and let your readers interact and engage more closely with your research. Follow the instructions hereto find out about available data visualization options and how to include them with your article.

Supplementary material

Supplementary material such as applications, images and sound clips, can be published with your article to enhance it. Submitted supplementary items are published exactly as they are received (Excel or PowerPoint files will appear as such online). Please submit your material together with the article and supply a concise, descriptive caption for each supplementary file. If you wish to make changes to supplementary material during any stage of the process, please make sure to provide an updated file. Do not annotate any corrections on a previous version. Please switch off the 'Track Changes' option in Microsoft Office files as these will appear in the published version.

Data linking

If you have made your research data available in a data repository, you can link your article directly to the dataset. Elsevier collaborates with a number of repositories to link articles on ScienceDirect with relevant repositories, giving readers access to underlying data that gives them a better understanding of the research described.

There are different ways to link your datasets to your article. When available, you can directly link your dataset to your article by providing the relevant information in the submission system. For more information, visit the database linking page.

For supported data repositories a repository banner will automatically appear next to your published article on ScienceDirect.

In addition, you can link to relevant data or entities through identifiers within the text of your manuscript, using the following format: Database: xxxx (e.g., TAIR: AT1G01020; CCDC: 734053; PDB: 1XFN).

Data in Brief

You have the option of converting any or all parts of your supplementary or additional raw data into one or multiple data articles, a new kind of article that houses and describes your data. Data articles ensure that your data is actively reviewed, curated, formatted, indexed, given a DOI and publicly available to all upon publication. You are encouraged to submit your article for *Data in Brief* as an additional item directly alongside the revised version of your manuscript. If your research article is accepted, your data article will automatically be transferred over to *Data in Brief* where it will be editorially reviewed and published in the open access data journal, *Data in Brief*. Please note an open access fee of 500 USD is payable for publication in *Data in Brief*.

Full details can be found on the Data in Brief website. Please use this template to write your Data in Brief.

MethodsX

You have the option of converting relevant protocols and methods into one or multiple MethodsX articles, a new kind of article that describes the details of customized research methods. Many researchers spend a significant amount of time on developing methods to fit their specific needs or setting, but often without getting credit for this part of their work. MethodsX, an open access journal, now publishes this information in order to make it searchable, peer reviewed, citable and reproducible. Authors are encouraged to submit their MethodsX article as an additional item directly alongside the revised version of their manuscript. If your research article is accepted, your methods article will automatically be transferred over to MethodsX where it will be editorially reviewed. Please note an open access fee is payable for publication in MethodsX. Full details can be found on the MethodsX website. Please use this template to prepare your MethodsX article.

Taxon names

We strongly discourage the use of non-phylogenetic taxon names such as Insectivora, Fissipedia or Artiodactyla. These names do not refer to monophyletic groups and are thus obsolete. If you want to refer to a para- or polyphyletic assemblage that shares a certain behavior or adaptation etc., please use other expressions, e. g. terrestrial carnivores (instead of Fissipedia) or terrestrial cetartiodactyls (instead of Artiodactyla). "Insectivorous mammals is acceptable if you refer to mammals that feed on insects irrespective of their phylogenetic relationships (i. e. anteaters as well as shrews) but not if you refer to the groups formerly falsely combined into "Insectivora".

Revisions

Papers may be returned for modification or revision. Revised manuscripts should be returned to the editorial office within 90 days after receipt of the reviews, otherwise they will be treated as new submissions