



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

Chaiane Teila Iaeger^{1,2,3*}, Renan Maestri³, Rodrigo Fornel¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões (URI Campus Erechim), Erechim, RS, Brasil.

² Museu Regional do Alto Uruguai (MuRAU) – Museu de Ciências da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões (URI Campus Erechim), Erechim, RS, Brasil.

³ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS, Brasil.

* Autor para correspondência: chai.iaeger@gmail.com

Resumo: As coleções científicas têm um papel importante em salvar o registro da biodiversidade. Neste estudo, utilizamos crânios e mandíbulas de roedores obtidos em três museus e uma Universidade do Brasil. O nosso objetivo foi descrever as diferenças morfológicas entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*. Para isso, foram fotografados um total de 612 indivíduos de ambos os gêneros. Utilizamos métodos de morfometria geométrica com a plotagem de marcos anatômicos bidimensionais para descrever a forma e tamanho do sincrânio. Nossos resultados demonstraram que não há diferença estatística de tamanho do sincrânio entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Porém, há diferença de forma: as espécies de *Trinomys* apresentaram bulas auditivas proporcionalmente menores, um processo jugal relativamente mais proeminente e um crânio relativamente mais robusto do que as espécies de *Proechimys*. Este trabalho adiciona informações referentes às diferenças já estabelecidas para os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Além disso, demonstra a importância das coleções científicas para a descrição da biodiversidade.

Palavras-chave: Coleções biológicas; Hystricognathi; Morfometria geométrica; Roedores.

Abstract: *Proechimys* and *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae): syncranial differences in two genera of spiny rats in the Neotropical region. Scientific collections have an important role in safeguarding biodiversity records. In this study, we used cranium and mandible of rodents obtained from three museums and one University of Brazil. We aimed to describe the morphological differences between the two genera of spiny rats *Proechimys* and *Trinomys*. For this, a total of 612 individuals of both genera were photographed. We use geometric morphometric methods through two-dimensional anatomical landmarks to describe the shape and size of the syncranium. Our results showed an absence of statistical difference in the size of syncranium between *Proechimys* and *Trinomys* genera. However, there is a difference in shape: *Trinomys* species had proportionally smaller auditory bulla, a relatively more prominent jugal process and a relatively more robust cranium than *Proechimys* species. This study adds information regarding the differences already established for the *Proechimys* and *Trinomys* genera. Furthermore, it demonstrates the importance of scientific collections for the description of biodiversity.

Key-Words: Biological collections; Geometric morphometrics; Hystricognathi; Rodents.

INTRODUÇÃO

Através de suas coleções científicas, os museus auxiliam no conhecimento e divulgação sobre a biodiversidade. Um dos papéis fundamentais dos museus é ampliar os conhecimentos sobre os materiais depositados em coleções biológicas, por meio da pesquisa científica básica (la Sancha *et al.*, 2017). Além disso, servem como apoio educacional e garantem a conservação do material biológico, o que possibilita um acesso rápido a uma grande quantidade de exemplares, e a espécies raras de serem encontradas na natureza (Gotelli, 2004).

Neste estudo, utilizamos crânios e mandíbulas provenientes de três museus e uma Universidade do Brasil para esclarecer aspectos da morfologia craniana de dois gêneros de roedores neotropicais. Os roedores possuem ampla distribuição geográfica, ocorrem em quase todos

os continentes, e podem ocupar diferentes tipos de habitat, o que é possibilitado por seus hábitos alimentares generalistas e por apresentarem altas taxas de reprodução (Kay & Hoekstra 2008). Dentro da infraordem Hystricognathi, encontramos a família Echimyidae onde os roedores apresentam diversas características morfológicas e ecológicas (Emmons *et al.*, 2015; Lara *et al.*, 2002). As espécies atuais de Echimyidae compartilham alguns caracteres morfológicos considerados como também presentes em seus ancestrais (Lara *et al.*, 2002). Por exemplo a subfamília Eumysopinae é um dos conjuntos de espécies que retiveram algumas características nos dentes, crânio e estruturas externas consideradas ancestrais (Fabre *et al.*, 2013; Verzi *et al.*, 1995). Dentro da subfamília Eumysopinae encontram-se os gêneros de ratos de espinho *Proechimys* (Allen, 1899) e *Trinomys* (Thomas, 1921).



Os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* compartilham muitas características crânio-dentárias e morfológicas (Pessôa *et al.*, 2015). Por compartilharem estas características chegaram a ser considerados pertencentes ao mesmo gênero, até que, há 100 anos, em 1921 Thomas dividiu o gênero *Proechimys* em dois subgêneros, *Proechimys sensu stricto* e *Trinomys* (Thomas, 1921). Mais tarde, a combinação de dados biogeográficos e filogenéticos (Fabre *et al.*, 2013; Galewski *et al.*, 2005; Lara *et al.*, 1996) separou os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*, que são hoje considerados representantes de linhagens evolutivas relativamente distantes entre os Echimyidae, não sendo a ser considerados grupos irmãos (Fabre *et al.*, 2013, 2016; Galewski *et al.*, 2005). Além da distância genética, as espécies dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* também ocupam áreas geográficas distintas. *Proechimys* ocorre na floresta Amazônica e no Cerrado (Oliveira & 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 & Patton 2000; Lara *et al.*, 2002; Oliveira & Bonvicino, 2006).

Nosso objetivo foi descrever as diferenças na morfologia do sínocrânio entre os dois gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados 612 indivíduos do gênero *Proechimys* (7 espécies) e *Trinomys* (10 espécies) (Tabela 1)

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). O tamanho amostral total variou entre estruturas morfológicas já que alguns indivíduos apresentavam estruturas quebradas, desta forma sendo desconsiderados (Tabela 1). Somente indivíduos adultos (dentição permanente erupcionada – terceiro molar) foram utilizados para as análises. A lista completa dos espécimes estudados se encontra no Apêndice S1. As localidades geográficas de cada indivíduo da amostra, conforme os dados das coleções, são indicados na Figura 1.

Os indivíduos foram fotografados nas vistas 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.

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 90 marcos anatômicos, sendo 23 na vista dorsal, 34 na vista ventral, 20 na vista

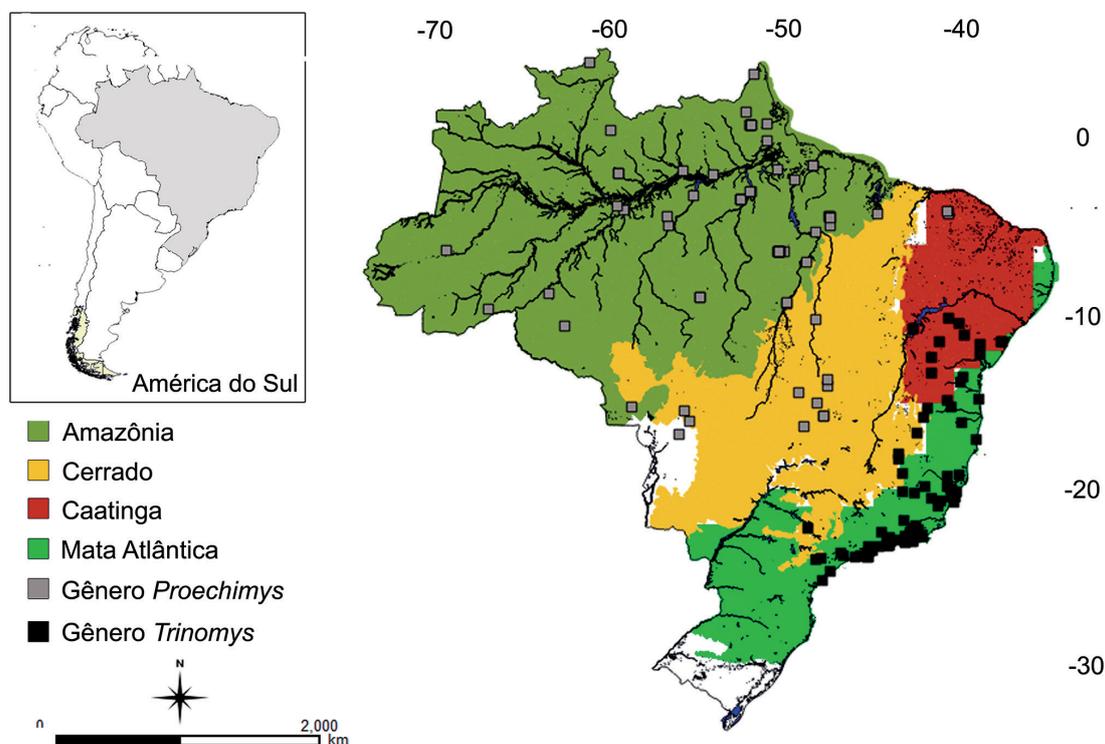


Figura 1: Mapa com os pontos amostrais dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys*, em relação a quatro biomas brasileiros, Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica, de acordo com as etiquetas do material proveniente das coleções. Fonte dos mapas (<http://www.diva-gis.org>), fonte da delimitação dos biomas (<http://mapas.mma.gov.br>). Figura gerada no programa Quantum Gis (QGis) versão 2.18.13.



Tabela 1: Tamanho amostral dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* analisados nesse estudo, com o total 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 graciosus</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	27	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	555	459

lateral do crânio e 13 na lateral da mandíbula (Figura 2; descrição conforme Apêndice S2). Os marcos anatômicos foram similares aos propostos por Corti *et al.* (2001), Monteiro & Reis (2005) e Nicola *et al.* (2003).

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 das coordenadas dos marcos anatômicos, resultando em uma matriz de variáveis de forma ou resíduos de Procrustes (Adams *et al.*, 2004; Dryden & Mardia, 1998; Rohlf & Slice, 1990).

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). Testamos a normalidade e homocedasticidade dos dados e o tamanho do centroide foi log transformado para testar a diferença de tamanho entre os gêneros através do teste t de Student. Para explorar a variação da forma foi usada como análise exploratória a Análise de Componentes Principais (PCA – *Principal Component Analysis*) com projeção do espaço de forma nos extremos positivo e negativo dos PC1 e PC2, onde a variação de forma foi apresentada através de imagens com gradil de deformação. Para testar a diferença da forma entre os gêneros foi realizada uma análise multivariada de variância (MANOVA – *Multivariate Analysis of Variance*) e também uma análise linear discriminante (LDA – *Linear Discriminant Analysis*), com validação cruzada para acessar as porcentagens de classificação correta de espécimes entre os gêneros.

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 & Ripley 2002), Morpho (Schlager, 2017), Rvcg (Schlager, 2017), stats (R Core Team, 2017) e vegan (Oksanen *et al.*, 2017).

RESULTADOS

Na análise do tamanho do centroide não houve diferença de tamanho do sincrânio entre os gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys* em nenhuma das vistas: dorsal ($t = 0,50$; $p = 0,61$), ventral ($t = 0,14$; $p = 0,88$), lateral ($t = 1,71$; $p = 0,08$) e lateral da mandíbula ($t = -0,23$; $p = 0,81$) (Figura 3).

Encontramos diferença na forma do crânio entre os dois gêneros de rato de espinho *Proechimys* e *Trinomys* para as vistas do sincrânio: dorsal (λ de Wilks = 0,08; $F_{(1:583)} = 308,2$; $p < 0,001$), ventral (λ de Wilks = 0,09;

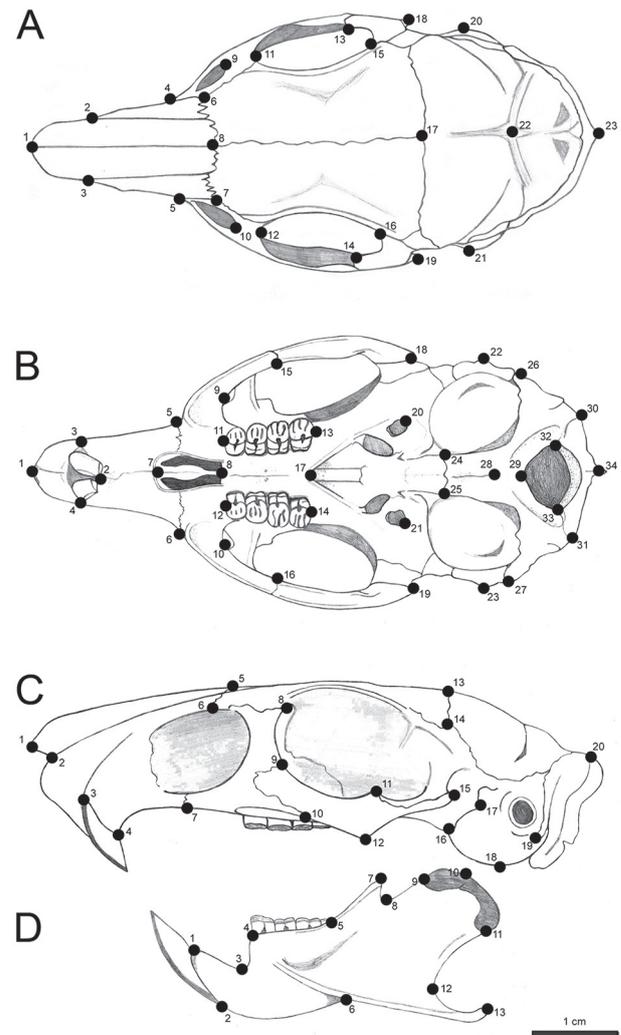


Figura 2: Posição dos marcos anatômicos no sincrânio de *Proechimys cuvieri*: nas vistas (A) dorsal, (B) ventral, e (C) lateral do crânio e (D) lateral da mandíbula.

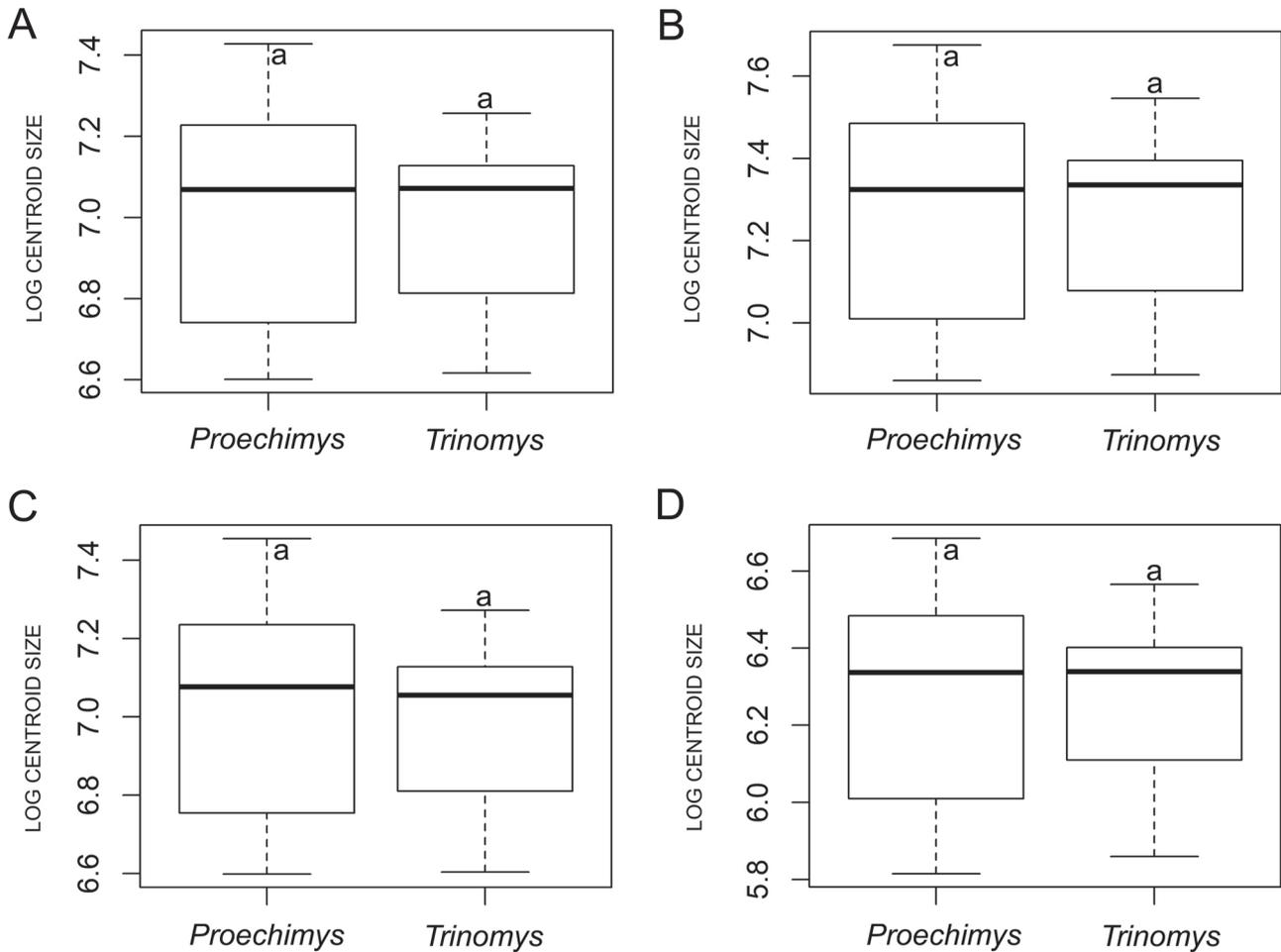


Figura 3: Boxplot da variação de tamanho do centroide entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Para as vistas (A) dorsal; (B) ventral; e (C) lateral do crânio; e (D) lateral da mandíbula.

$F_{(1:573)} = 143,02$; $p = < 0,001$), e lateral da mandíbula (λ de Wilks = 0,11; $F_{(1:457)} = 148,08$; $p = < 0,001$), porém para a vista lateral do crânio o valor não foi significativo (λ de Wilks = 0,98; $F_{(1:553)} = 0,180$; $p = 1$). A LDA apresentou altos valores de validação da classificação correta dos gêneros para cada uma das vistas do síntrico (Tabela 2). Através da análise de componentes principais (PCA), encontramos estruturação com separação dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* nas vistas dorsal (Figura 4) e ventral (Figura 5) enquanto a lateral do crânio (Figura 6) e lateral da mandíbula (Figura 7) mostraram uma maior sobreposição entre os gêneros.

O gênero *Trinomys* apresenta um crânio com bulas auditivas e processo jugal mais proeminentes do que o gênero *Proechimys*, este último apresenta um crânio proporcionalmente mais alongado do que o primeiro. Para a vista dorsal do crânio o PC1 apresentou 35,09% de explicação (Figura 4), e na vista ventral, o PC1 apresentou 32,49% de explicação (Figura 5). Em ambas as vistas o gênero *Trinomys* se destaca por apresentar um crânio com bulas auditivas e processo jugal consideravelmente mais proeminentes que *Proechimys*. Na lateral do crânio o PC1 apresentou 28,74% de explicação (Figura 6), onde podemos destacar a sobreposição dos escores de

Proechimys e *Trinomys* e uma grande amplitude de variação de forma para *Proechimys*. Já a lateral da mandíbula, o PC1 apresentou 30,57% de explicação (Figura 7), destacando novamente sobreposição dos escores de *Proechimys* e *Trinomys*. Os indivíduos de *Proechimys* e

Tabela 2: Matriz de classificação dos gêneros *Proechimys* e *Trinomys* com o percentual de classificação correta da LDA.

Dorsal			
	<i>Proechimys</i>	<i>Trinomys</i>	%
<i>Proechimys</i>	218	1	99,54
<i>Trinomys</i>	0	366	100
Ventral			
	<i>Proechimys</i>	<i>Trinomys</i>	%
<i>Proechimys</i>	213	3	98,61
<i>Trinomys</i>	0	359	100
Lateral			
	<i>Proechimys</i>	<i>Trinomys</i>	%
<i>Proechimys</i>	213	1	99,53
<i>Trinomys</i>	0	341	100
Lateral da Mandíbula			
	<i>Proechimys</i>	<i>Trinomys</i>	%
<i>Proechimys</i>	134	4	97,10
<i>Trinomys</i>	4	317	98,75

alguns indivíduos de *Trinomys* apresentaram a mandíbula com o processo angular projetado para trás, com o processo condilar mais afilado, e com um processo coronoide menos saliente.

DISCUSSÃO

Neste estudo descrevemos algumas diferenças quantitativas na morfologia do crânio entre os dois

gêneros de ratos de espinho *Proechimys* e *Trinomys*. Não encontramos diferença significativa de tamanho de centroide do sincrânio entre os gêneros. Podemos inferir que isso ocorre devido a ambos os gêneros possuírem tamanho corporal similar, com as espécies de *Proechimys* variando de 180 à 300 mm (Patton & Leite, 2015) e as espécies de *Trinomys* de 152 à 246 mm (Pessôa *et al.*, 2015).

Apesar de não constarmos diferença de tamanho, a forma do crânio separa os dois gêneros claramente nas vistas dorsal e ventral do crânio. De modo

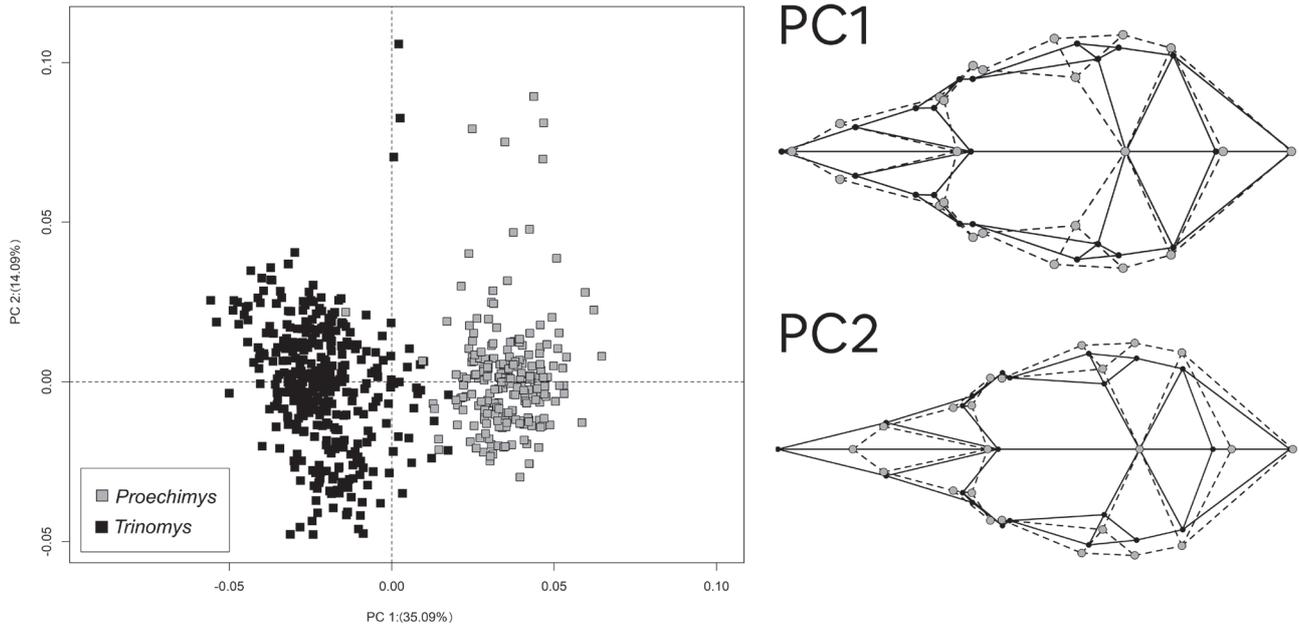


Figura 4: Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista dorsal. Quanto a variação de forma as linhas pontilhadas representam os valores mínimos do PC e as linhas contínuas representam os valores máximos do PC, e os percentuais de explicação de cada PC são dados entre parênteses.

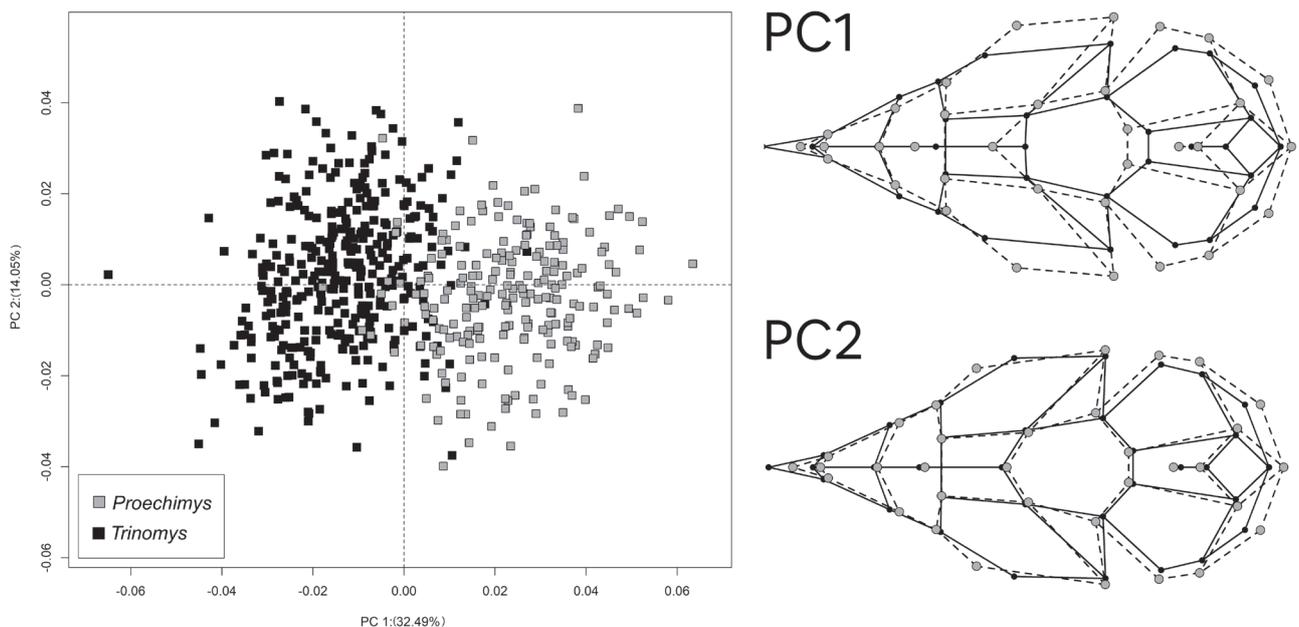


Figura 5: Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista ventral. Quanto a variação de forma as linhas pontilhadas representam os valores mínimos do PC e as linhas contínuas representam os valores máximos do PC, e os percentuais de explicação de cada PC são dados entre parênteses.



geral, as espécies de *Trinomys* apresentam alterações nas bulas auditivas (consideravelmente maiores) e possuem processo jugal mais proeminente e um crânio mais robusto do que espécies de *Proechimys*. Já as espécies de *Proechimys* apresentam um crânio delgado e afilado, característica geralmente encontrada no gênero (Patton & Leite, 2015). A diferença de forma nas bulas auditivas já foi relatada em espécies de Echimyidae, sendo

relativamente maiores em espécies semi-fossoriais e proporcionalmente menores em 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 (laeger *et al.*, 2021).

No geral, as espécies terrestres da família Echimyidae são caracterizadas por uma baixa divergência

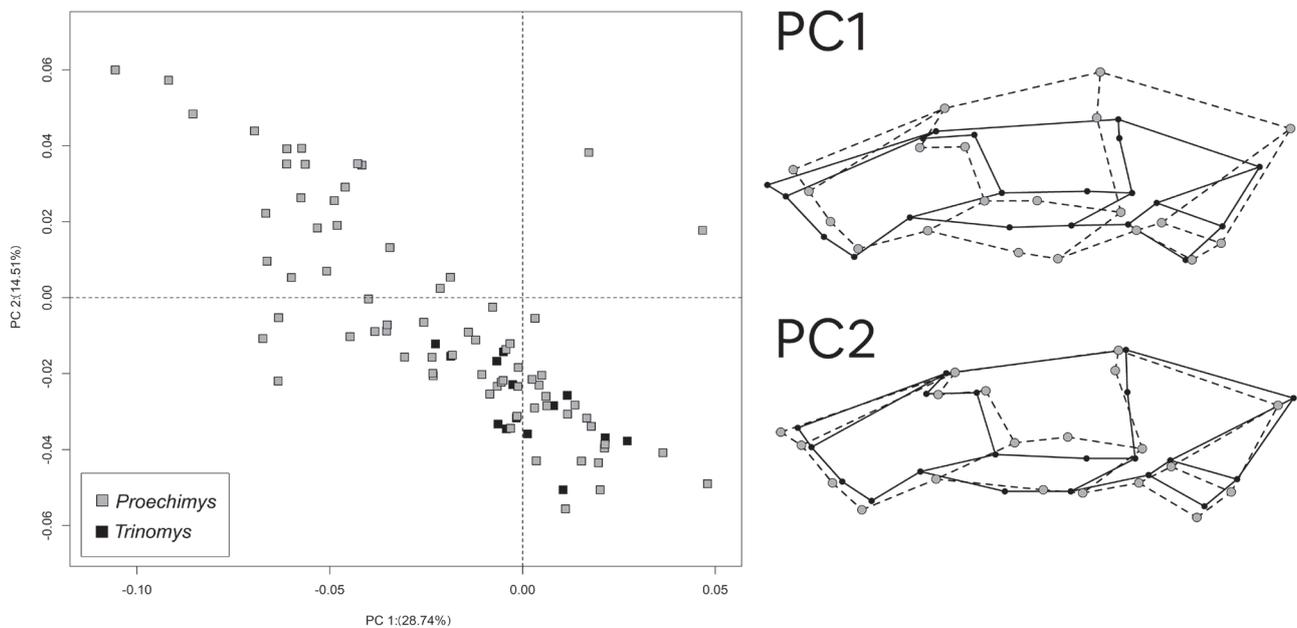


Figura 6: Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral. Quanto a variação de forma as linhas pontilhadas representam os valores mínimos do PC e as linhas contínuas representam os valores máximos do PC, e os percentuais de explicação de cada PC são dados entre parênteses.

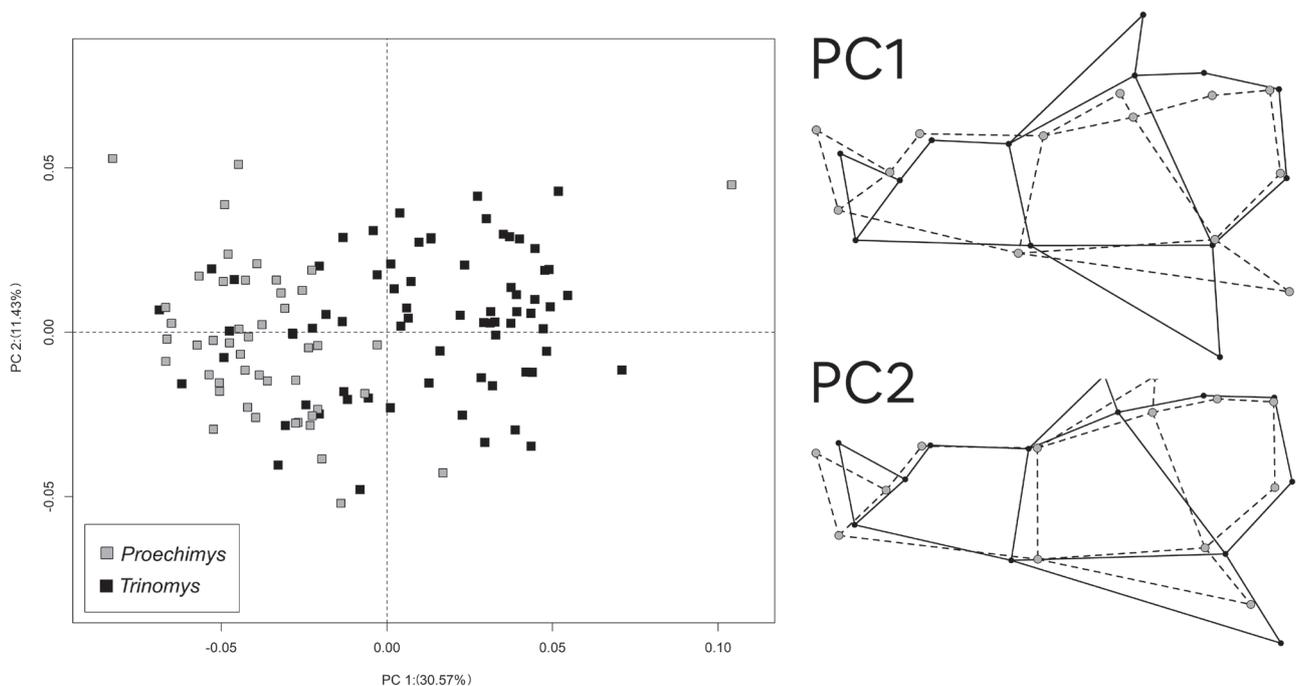


Figura 7: Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) para a forma do crânio de *Proechimys* e *Trinomys* na vista lateral da mandíbula. Quanto a variação de forma as linhas pontilhadas representam os valores mínimos do PC e as linhas contínuas representam os valores máximos do PC, e os percentuais de explicação de cada PC são dados entre parênteses.



morfológica do crânio, com os gêneros *Proechimys* e *Trinomys* compartilhando características crânio-dental e morfológicas (Fabre *et al.*, 2013; Pessôa *et al.*, 2015). A vista lateral do crânio e a mandíbula apresentaram sobreposição de forma entre os gêneros (Figuras 6 e 7). Sendo assim podemos considerar a vista lateral do crânio e a mandíbula como menos informativas e como estruturas que compartilham características morfológicas similares entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. A diferenciação morfológica no sincrânio das espécies do gênero *Trinomys* também se deve, em parte, à variação ambiental (laeger *et al.*, 2021). Assim, como relatado em outras espécies de roedores da família Echimyidae, que respondem às pressões ambientais (Fabre *et al.*, 2013), podemos supor que isso ocorre também no gênero *Proechimys*. Portanto, diferenças encontradas na morfologia do sincrânio entre os dois gêneros possivelmente refletem os habitats ocupados por cada um dos gêneros em algum grau. Porém, estudos subsequentes com uma amostragem maior de espécies do gênero *Proechimys* e com análises de influência ambiental explícitas são necessários para detalhar essa influência.

Este trabalho adiciona informações referentes a morfologia craniana às diferenças já estabelecidas (biogeográficas e filogenéticas) entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Futuros estudos podem considerar diferenças entre espécies dentro e entre os gêneros, não exploradas aqui, além de adicionar outras espécie de Echimyidae. Estudos como este são possíveis graças a manutenção de coleções científicas e museus de história natural que mantem e preservam e disponibilizam para estudos o material biológico.

Informações Suplementares encontram-se em
<http://sbmz.org/publicacoes>.

APÊNDICE S1: Espécies de *Proechimys* e *Trinomys* utilizadas nas análises.

APÊNDICE S2: Descrição dos marcos anatômicos para as quatro vistas do sincrânio de *Proechimys* e *Trinomys*.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e chefes de coleções que providenciaram o acesso ao material de *Trinomys* e *Proechimys* das seguintes 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 Gerais. Agradecemos a William Corrêa Tavares, Jorge Reppold Marinho e Thales Renato Ochotorena de Freitas pelas contribuições e sugestões em versões anteriores deste trabalho. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível

Superior (CAPES), pelo financiamento. RF teve apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). RM teve apoio da FAPERGS, CAPES e CNPq (processo 406497/2018-4), e Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

REFERÊNCIAS

- Adams DC, Collyer ML, Kaliontzopoulou A, Sherratt E. 2017. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package versão 3.0.5. Disponível em: <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. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools of landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, London, United Kingdom.
- Corti M, Aguilera M, Capanna E. 2001. Size and shape changes in the skull accompanying speciation of Sul American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology* 253: 537-547. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000498>.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. Statistical shape analysis. John Wiley & Sons, Inc. New York, NY.
- Dryden IL, Mardia KV. 2016. Statistical shape analysis: with application in R. John Wiley and Sons, Ltd. New York, NY.
- Emmons LH, Leite YLR, Patton JL. 2015. Family Echimyidae Gray, 1825. Pp. 877-880, In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elia G (Eds). *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00572.x>.
- Fabre PH, Upham NS, Emmons LH, Justy F, Leite YLR, Loss AC, Orlando L, Tilak M, Patterson BD, Douzery EP. 2016. Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of south american spiny rats. *Molecular Biology and Evolution* 34: 613-633. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw261>.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.11.01>.
- Gotelli NJ. 2004. A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transaction of the Royal Society* 359: 585-597. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1443>.
- laeger CT, Maestri R, Fornel R. 2021. Diversification of the cranium and mandible of spiny rats of the genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) in an environmental and phylogenetic context. *Journal of Mammalogy* 102(2): 603-614. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa177>.
- Kay EH, Hoekstra HE. 2008. Rodents. *Current Biology* 18: 406-410. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.019>.
- 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. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00034>.
- Lara MC, Patton JL. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of Linnean Society* 130: 661-686. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb02205.x>.
- Lara MC, Patton JL, Silva MNF. 1996. The simultaneous diversification of South American Echimyid Rodents (Hystricognathi) Based on Complete Cytochrome b Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5: 403-413. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0035>.
- 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: 332-338. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2005.00323.x>.
- 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 Linnean Society* 80: 385-396. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00245.x>.
- Oliveira JA, Bonvicino CR. 2006. Ordem Rodentia. Pp. 347-406, In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (Eds.), *Mamíferos do Brasil*. Editora Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB *et al.* 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-5. Disponível em: <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 JL, Leite RN. 2015. Genus *Proechimys*. Pp. 950-988, In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (Eds.), *Mammals of South America*. Volume 2. Rodents. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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 Linnean Society* 98: 646-660. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01307.x>.
- Pessôa LM, Tavares WC, Oliveira JA, Patton JL. 2015. Genus *Trinomys*. Pp. 999-1019, In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (Eds.), *Mammals of South America*. Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press, Chicago.
- R Development Core Team. R: a language and environment statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R Development Core Team, 2017. Disponível em: <http://www.rproject.org>.
- 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: 40-59. <https://doi.org/10.2307/2992207>.
- la Sancha NU, Boyle SA, Patterson BD. 2017. Getting Back to the Basics: Museum Collections and Satellite Imagery Are Critical to Analyzing Species Diversity. *BioScience* 67: 405-406. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix004>.
- Schlager S. 2017. "Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R". Pp. 217-256, In: Zheng G, Li S, Székely G (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*. Academic Press; Elsevier, [Amsterdã].
- 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. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/26196303>.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Verzi DH, Vucetich MG, Montalvo CI. 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. Disponível em: <https://www.ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/2267>. Acessado em: 27 fevereiro 2022.

Submetido em: 25/agosto/2021

Aceito em: 27/fevereiro/2022



APÊNDICE S1

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: MZUSP26619; MN61640; MN61641; MZUSP21258; MZUSP21257; MZUSP22932; MZUSP21260; MZUSP21268; MZUSP22935; MZUSP26700; MZUSP21255; MZUSP26622; MZUSP21270; MZUSP26641; MZUSP25983; MZUSP26150; MZUSP26649; MZUSP26136; MZUSP26127; MZUSP26202; MZUSP25948; MZUSP26620; MZUSP26610; MZUSP26616.

Proechimys goeldii: MZUSP7347; MZUSP21278; MZUSP22759; MZUSP21275; MZUSP26609; MZUSP26603; MZUSP26606; MZUSP26621; MZUSP21277; MZUSP21272; MZUSP21276; MZUSP22745; MZUSP21281; MZUSP26617; MZUSP22747; MN6150; MZUSP537; MZUSP26014; MZUSP25937; MZUSP26008; MZUSP26642; MZUSP26012; MZUSP26006; MZUSP26614; MZUSP21279.

Proechimys guyannensis: MN20427; MN20316; MN20350; MN20349; MN20359; MN20374; MN20342; MN20371; MN20444; MZUSP4660; MZUSP8994; MZUSP22353; MN20425; MN20380; MN20336; MN20352; MN20330; MN20310; MN20363; MN20366; MN20339; MN20608; MN20434; MN20446; MN20418; MN20419; MZUSP8074; MZUSP8074.

Proechimys kulinae: UFES2649; UFES2962; UFES2839; UFES2834; UFES2835.

Proechimys longicaudatus: MZUSP25837; MZUSP6346; MZUSP900; MZUSP6347; MZUSP10657; MN64694; MZUSP2005; MZUSP6346; MZUSP17562.

Proechimys roberti: MN34149; MN81717; MZUSP21271; MZUSP4498; MN34140; MN21924; MN4064; MZUSP26655; 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; MZUSP26612; MZUSP21263; MN81718; MZUSP26693; MN21914; MN34144; MN21922; MN21923; MN4078; MN5454; MN5457; MN34174; MN50211; MN50208; MN50193; MN50196; MN75077; UFES1402; UFES1403; UFES1400; UFES1446; UFES1580; UFES1583; UFES2945; UFES1857; UFES1873; UFES1860; UFES1859; MZUSP26552; MZUSP26604; MZUSP26211; MZUSP26213; MZUSP26220; MZUSP26210; MZUSP25996; MZUSP26188; MZUSP26184; MZUSP26204; MZUSP26204; MZUSP26207; MZUSP26221; MZUSP26208; MZUSP26201; MZUSP26169; MZUSP26205; MZUSP26193; MZUSP26215; MZUSP26166; MZUSP26183; MZUSP26181; MZUSP26182; MN69846; MZUSP26214; MZUSP26195; MZUSP26055; MZUSP26110; MZUSP26134 MZUSP26115; MZUSP26209; MZUSP26133; MZUSP26112; MZUSP26198; MZUSP26219; MZUSP26089; MZUSP26117; MZUSP26111; MZUSP26035; MZUSP26090; MZUSP26116; MZUSP26026; MZUSP25979; MZUSP25984; MZUSP25913; MZUSP25954; MZUSP25930; MZUSP26029; MZUSP25945; MZUSP25944; MZUSP25912; MZUSP25922; MZUSP25947; MZUSP25957; MZUSP25943; MZUSP25991; MZUSP25997; MZUSP26034; MZUSP25941; MZUSP26175; MZUSP26023; MZUSP26167; MZUSP26057; MZUSP26122; MZUSP26118; MZUSP26065; MZUSP25981; MZUSP26135; MZUSP26114; MZUSP26191; MZUSP26130; MZUSP26124; MZUSP26206; MZUSP26216.

Proechimys semispinosus: MN27951; MN27952; MN27954; MN27950; MN27953; MZUSP2002.

Trinomys albispinus: MN9936; MN9958; MN9941; MN13759; MN13870; MN13761; MN33872; MN13764; MN13739; MZUSP2636; MN13792; MN34008; MN9939; MN9938; MN30537; MN13744; MN14026; MN13811; MN13818; MN13819; MN13952; MN33873; MN33879; MN67903; MN6454; MN13740; MN13772; MN13991; MZUSP26722.

Trinomys albispinus minor: MN44544; MN67774; MN67814; MN75883; MZUSP28887 MZUSP28940; MZUSP28885; MZUSP952; MZUSP964; MCN-M1132; MCN-M1136. MN44543; MN67763; MN75882; MN75884; MN75896; MN75873; MN75875; MN75878; MN75880; MZUSP28888; MZUSP28886; MZUSP963; MZUSP961; MCN-M726; MCN-M1050; MN67773; MN75881; MN75903; MN75923; MN75879; MN75877.

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



Trinomys eliasi: MN42816; MN35884; MN29427; MN42868; MN29426.

Trinomys graciosus: UFES913; UFES1627; UFES1621; UFES1650; UFES1824; UFES1823; UFES1822; UFES1821; UFES1825; UFES1222; UFES1891; UFES1818; UFES1819; UFES912; UFES1652; UFES1617; UFES1835; UFES1651; UFES1817; UFES1820; UFES1839; UFES1615; UFES1889; UFES945; UFES2594; UFES3116; UFES3125; UFES3118.

Trinomys graciosus graciosus: MN43847; MN35883; MN67498.

Trinomys graciosus bonafidei: MN33517; MN43807; MN31370; MN61806; MN43821; MN75827; MN54153; MN75821; M-MN75828; MN15099; MN75826.

Trinomys graciosus panema: MN5656; MN5663; MN5767; MN5757; MN5674; MN5759; MN5772; MN33789; MN33792.

Trinomys iheringi: 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. 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; MN43826; MN24931; MN34156; MN43845; MZUSP2525; MZUSP29410; MZUSP29400; MZUSP3201; MZUSP25900; MZUSP214; MZUSP25905; MZUSP318; MZUSP25910; MZUSP25871; MZUSP25874; MZUSP25904; MZUSP26551; MZUSP25883; MZUSP222; MZUSP25873; MZUSP25902.

Trinomys mirapitanga: MN48012; MN48013.

Trinomys moojeni: MCN-M1036. MCN-M1037.

Trinomys paratus: 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. 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; MN67463.

Trinomys setosus: MN10473; MN30532; MN10524; MN10523; MN10997; MN33744; MN31442; UFES2043; UFES285; UFES2063; MCN-M994; MCN-M996; MN31441; MN10515; MN30528; MN30536; MN10521; MN8328; MN8327; MN8325; MN33748; UFES289; MCN-M997. MN74388; UFES2081.

Trinomys setosus elegans: MN34127; MN31448; MN34128; MN34132; MN34129; MN31449.

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



APÊNDICE S2

Descrição dos marcos anatômicos para as quatro vistas dos sincrânio 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.