

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Filogenia e evolução de ouriços-cacheiros (Rodentia:
Erethizontidae)**

Vilacio Caldara Junior

Vitória, ES
Fevereiro, 2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Filogenia e evolução de ouriços-cacheiros (Rodentia:
Erethizontidae)**

Vilacio Caldara Junior

Orientador: Yuri Luiz Reis Leite

Tese submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Biologia Animal

Vitória, ES
Fevereiro, 2013

"A ignorância gera confiança com mais frequência do que o conhecimento: são aqueles que sabem pouco, e não aqueles que sabem muito, que tão positivamente afirmam que esse ou aquele problema jamais será resolvido pela ciência."

Charles Darwin

Agradecimentos

Ao meu orientador Yuri Luiz Reis Leite, por mais essa oportunidade. Agradeço ainda pelo apoio financeiro e operacional e, principalmente, pela grande contribuição intelectual para a concepção e execução deste trabalho.

À minha "marida" Sílvia Ramira Lopes Caldara, por todo carinho, dedicação e incentivo. Agradeço pelo auxílio nos trabalhos laboratoriais no Núcleo de Genética Aplicada à Conservação da Biodiversidade (NGACB-UFES) e na análise e interpretação de dados. Aos meus pais Vilacio Caldara e Maria Arevabene Caldara e aos meus irmãos Luciana, Lucimar e Aduino, pelo carinho, afeto e compreensão.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UFES (PPGBAN), por novamente terem concedido grande volume de conhecimentos para meu crescimento como cientista. Em especial à Leonora Pires Costa, Albert David Ditchfield e Celso Oliveira Azevedo pelas excelentes e indispensáveis discussões que realizamos durante meu processo de qualificação. Ao Ariel Sessa, secretário executivo do PPGBAN, pela ajuda para a obtenção de recursos e documentos. À Juliana de Freitas Justino, técnica do NGACB, por toda a ajuda na realização dos procedimentos laboratoriais deste trabalho. Aos colegas desbravadores da turma de doutorado 2009 do PPGBAN, por compartilharmos a insegurança, mas termos a coragem para sermos pioneiros.

Aos professores doutores Albert David Ditchfield, Alfredo Langguth, Leandro Rabello Monteiro, Leonora Pires Costa, Marcos Vinícius Carneiro Vital e Sérgio Lucena Mendes, que aceitaram o convite para participar na banca de examinadora da tese e, certamente, contribuirão substancialmente para o aprimoramento desta pesquisa.

Aos colegas do Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia da UFES, por toda ajuda durante a realização do trabalho. Agradeço em especial à Ana Carolina Loss, pela enorme ajuda nos trabalhos no NGACB e pela cessão de sequências de DNA.

Aos curadores e técnicos responsáveis pelas coleções examinadas, pela ajuda durante as visitas: Adriano Paglia e Raquel Moura (UFMG), Helio de Queiroz Boudet Fernandes (MBML), Márcia Jardim, Daniela Sanfelice e Glayson Bencke (MCNFZB), Teresa Cristina Castelano Margarido e Gilda Maria Siqueira Tebet (MHNCI), Mario de Vivo e Juliana Barros (MZUSP), João Alves de Oliveira, Stella Franco e Sérgio Maia Vaz (MNRJ), Suely Marques Aguiar e Ana Cristina Braga dos Santos (MPEG), Mariluce Rezende Messias e Ravena Mendonça (UFRO). Aos pesquisadores Antônio Rossano Mandes Pontes e Cláudia Regina Silva, pela cessão de alíquotas de tecido. Às pessoas que me auxiliaram em minhas visitas às coleções durante o doutorado. Ao meu amigo Israel de Souza Pinto, por me hospedar no Rio de Janeiro. Às minhas amigas Bárbara Maria Andrade Costa e Daniela Rossoni, por me hospedarem em São Paulo.

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Espírito Santo, pelo apoio e concessão de horário especial de trabalho que possibilitaram a realização deste trabalho, e aos colegas professores e técnicos administrativos que souberam compreender certas necessidades durante meu doutorado. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior do Ministério da Educação (Capes/MEC), pela concessão de recurso financeiro (PROAP) utilizado para a realização de algumas visitas a coleções. Ao Programa Taxonomia do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro que viabilizou boa parte das visitas às coleções.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho, muito obrigado.

Sumário

Lista de figuras:.....	vi
Lista de tabelas:.....	viii
1. Resumo	1
2. Abstract.....	3
3. Apresentação.....	5
4. Capítulo 1- Filogenia molecular e divergência morfológica de ouriços-cacheiros (Rodentia: Erethizontidae)	10
4.1. Resumo	11
4.2. Introdução	12
4.3. Materiais e Métodos.....	14
4.3.1. Exemplares examinados.....	14
4.3.2. Sequenciamento de DNA e inferência da filogenia.....	16
4.3.3. Análises morfológicas e morfométricas.....	18
4.4. Resultados	20
4.5. Discussão	25
4.6. Referências Bibliográficas	32
4.8. Figuras.....	48
4.9. Tabelas	57
5. Capítulo 2 - Evolução fenotípica em ouriços-cacheiros (Rodentia: Erethizontidae).....	66
5.1. Resumo	67
5.2. Introdução	68
5.3. Resultados	71
5.3.1 Desenvolvimento pós-natal.....	71
5.3.2. Mapeamento de caracteres fenotípicos:	73

5.3.3. Processos evolutivos	75
5.4. Discussão	77
5.4.1. Evolução da pelagem	77
5.4.2. Evolução craniana.....	81
5.4.3. Tendências evolutivas.....	83
5.5. Conclusão.....	84
5.6. Metodologia	85
5.6.1. Análise de caracteres fenotípicos e hipótese filogenética.....	85
5.6.2. Mapeamento e análise da evolução dos caracteres morfológicos.....	88
5.7. Referências Bibliográficas	90
5.8. Anexo 1	98
5.9. Figuras.....	99
5.10. Tabelas	118
6. Conclusão.....	121

Lista de figuras:

Capítulo 1:

- Figura 1. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequências dos genes Cit b e vWF utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana..... 48
- Figura 2. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequência do gene Cit b utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana 49
- Figura 3. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequência do gene vWF utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana 50
- Figura 4. Crânios típicos dos dois clados de *Coendou* 51
- Figura 5. Variação da pelagem nas espécies do clado *Coendou* menores 52
- Figura 6. Valores obtidos a partir das Funções Discriminantes 1 e 2 para cada indivíduo de Erethizontidae 53
- Figura 7. Diferenças entre as médias de morfometria craniana..... 54
- Figura 8. Projeção das variáveis em relação aos dois primeiros componentes principais para exemplares de Erethizontidae; Dispersão dos autovalores obtidos para o PC1 x PC2 dos exemplares de Erethizontidae..... 56

Capítulo 2:

- Figura 1. Hipótese de relacionamento filogenético entre os Erethizontidae analisados, baseada nos resultados do Capítulo 1 99
- Figura 2. Pelagem de indivíduos jovens de Erethizontidae 100
- Figura 3. Crânios de indivíduos jovens de Erethizontidae demonstrando grande similaridade nos estados nas fases iniciais de desenvolvimento 101
- Figura 4. Mapeamento da presença e ausência de espinhos ondulados..... 102
- Figura 5. Mapeamento da presença e ausência de pelos recobrando espinhos 103
- Figura 6. Mapeamento do caráter cor da base dos pelos sobre o dorso..... 104
- Figura 7. Mapeamento da cor da ponta dos pelos sobre o dorso 105
- Figura 8. Mapeamento da presença e ausência de espinhos tricolores 106

Figura 9. Mapeamento da posição dos espinhos tricolores.....	107
Figura 10. Mapeamento do tamanho das faixas de cores dos espinhos.....	108
Figura 11. Mapeamento da cor da ponta dos pelos sobre o dorso	109
Figura 12. Mapeamento da proporção das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda	110
Figura 13. Mapeamento das espículas na região ventral da base da cauda	111
Figura 14. Mapeamento dos caracteres formato do crânio, formato da superfície do crânio, formato da abertura nasal, comprimento do diastema, comprimento da bula timpânica, altura do rosto, largura dos incisivos, comprimento do rosto e largura da fossa mesopterigoide.....	112
Figura 15. Mapeamento dos caracteres comprimento do crânio, largura do crânio, largura do rosto e largura do nasal.....	113
Figura 16. Mapeamento do comprimento da série maxilar	114
Figura 17. Dipersão dos coeficientes de autocorrelação em cada classe de distância filogenética para as simulações e para cada uma das variáveis analisadas em Erethizontidae.	115
Figura 18. Processos mais importantes para a evolução dos caracteres em cada uma das classes de distância filogenética.....	117

Lista de tabelas:

Capítulo 1:

Tabela 1. Exemplos de Erethizontidae utilizados nas análises moleculares, incluindo exemplares cujas amostras de tecido foram utilizadas para obtenção de sequências no presente trabalho ou ainda as sequências obtidas diretamente do Genbank.....	57
Tabela 2. Descrição das medidas cranianas obtidas nos exemplares Erethizontidae.	58
Tabela 3. Caracteres morfológicos variáveis em Erethizontidae.....	59
Tabela 4. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas médias das variáveis de morfometria externa e craniana entre <i>Co. prehensilis</i> , <i>Ch. subspinus</i> e o clado <i>Coendou</i> menores	62
Tabela 5. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas variáveis de morfometria externa e craniana entre as espécies do clado <i>Coendou</i> menores	64

Capítulo 2:

Tabela 1. Estados registrados para os caracteres analisados nos indivíduos de Erethizontidae	118
Tabela 2. Estados de caracteres registrados para as espécies analisadas.....	119
Tabela 3. Correlação entre as matrizes de distância dos estados de caracteres e a matriz de distância filogenética total e de cada classe filogenética	120

1. Resumo

Erethizontidae é a família dos roedores conhecidos como ouriços-cacheiros ou porcos-espinhos do Novo Mundo. Existem controvérsias a respeito da taxonomia desse grupo, principalmente sobre os gêneros e suas espécies. Pouco se sabe sobre as relações filogenéticas das espécies de Erethizontidae e muito menos sobre a evolução de suas características mais marcantes. Assim, o objetivo principal deste trabalho foi avaliar a evolução dos Erethizontidae com base em uma filogenia de 9 das 15 espécies de ouriços-cacheiros. Foram realizadas inferências filogenéticas a partir de dados moleculares de um gene mitocondrial e outro nuclear, análises morfológicas e morfométricas de caracteres cranianos e da pelagem, análise do desenvolvimento pós-natal e mapeamento destes caracteres na filogenia e inferências dos processos envolvidos na evolução fenotípica de Erethizontidae. As filogenias obtidas confirmaram a monofilia da família Erethizontidae, da subfamília Erethizontinae e de gênero *Coendou*. Neste gênero, *Co. prehensilis* é irmão das demais espécies menores de *Coendou*, seguido de *Co. melanurus* e depois *Co. roosmalenorum*. *Coendou nycthemera* agrupou-se com *Coendou* sp., clado que se agrupou com o que contém *Co. insidiosus* e *Co. spinosus*, espécies que não se apresentaram reciprocamente monofiléticas. A filogenia não corrobora o agrupamento de algumas espécies de *Coendou* no gênero *Sphiggurus*, reconhecido por alguns autores, pois nenhum dos dois gêneros seria monofilético. Os caracteres e medidas do crânio são mais eficazes que os caracteres externos na diagnose de *Co. prehensilis* e o clado *Coendou* menores. Já os caracteres externos e algumas variáveis morfométricas foram melhores na diagnose das espécies de *Coendou* menores. Os dados confirmam a existência de uma espécie aparentemente nova de ouriços-cacheiros, além da necessidade de sinonimização entre *Co. spinosus* e *Co. insidiosus*. Os crânios das espécies menores de Erethizontidae pouco se alteram durante seu crescimento, mas as espécies maiores sofrem grande transformação

craniana, enquanto a pelagem dorsal de quase todas as espécies é bastante alterada durante o desenvolvimento. Os estados ancestrais mais prováveis dos caracteres da pelagem variaram nos diferentes níveis da filogenia, enquanto que para a maioria dos caracteres cranianos, os estados presentes nos jovens e nas espécies menores são os mais prováveis. O processo mais importante agindo na evolução fenotípica dos ouriços-cacheiros foi a deriva genética, especialmente no início da diversificação do grupo (refletindo hoje nos grupos de espécies, gêneros ou subfamílias), mas a seleção natural (principalmente a direcional ou disruptiva) foi mais influente na evolução das espécies atuais.

Palavras-chave:

Coendou - desenvolvimento - mapeamento de caracteres - morfometria - sistemática

2. Abstract

Erethizontidae is the family of rodents known as the New World porcupines. There are controversies about their taxonomy, especially regarding genera and species. The phylogenetic relationships among Erethizontidae species are poorly known and the evolution of their most striking features remains a puzzle. The main goal of this study was to assess the evolution of Erethizontidae based on a phylogeny of 9 out of 15 porcupine species. We performed phylogenetic inferences on a mitochondrial and a nuclear gene, analyses of morphological and morphometric characters from skin and skull, analyses of postnatal development and character mapping on the phylogeny and inferences on the processes involved in phenotypic evolution of Erethizontidae. The resulting phylogenies confirmed the monophyly of the family Erethizontidae, the subfamily Erethizontinae and the genus *Coendou*. In this genus, *Co. prehensilis* is sister to smaller *Coendou* species, followed by *Co. melanurus* and then *Co. rosmalenorum*. *Coendou nycthemera* grouped with *Coendou* sp. in a clade that grouped with another containing *Co. insidiosus* and *Co. spinosus*, which are not reciprocally monophyletic. The phylogeny does not corroborate grouping some species of *Coendou* in the genus *Sphiggurus*, as recognized by some authors, because neither would be monophyletic. Skull characters and measurements are more effective than external characters in distinguishing *Co. prehensilis* from the clade of smaller *Coendou*. External characters and some morphometric variables worked better in diagnosing smaller *Coendou* species. The data confirms the existence of an apparently new species of porcupine, and the need to synonymize *Co. spinosus* and *Co. insidiosus*. The skull of smaller species of Erethizontidae changes little during their growth, but larger species undergo major skull transformation, while the dorsal fur is quite altered during development in almost all species. The most probable ancestral states in skin characters varied at different phylogeny levels, while on cranial characters, the states found in young

and smaller species are the most likely in almost all species. The most important process acting on porcupine phenotypic evolution was genetic drift, especially early in the diversification of this group (reflecting on today's species groups, genera or subfamilies), but natural selection (mainly directional or disruptive) was more influential on the evolution of current species.

Key-words:

Coendou - development - character mapping - morphometrics - systematics

3. Apresentação

Os animais da família Erethizontidae são conhecidos como ouriços-cacheiros, ou porcos-espinhos do Novo Mundo. De acordo com Voss (2011), são conhecidos três gêneros na família: *Erethizon* e *Chaetomys*, ambos monotípicos, e *Coendou* com 13 espécies: *Co. bicolor*, *Co. nycthemera*, *Co. prehensilis*, *Co. quichua*, *Co. vestitus*, *Co. rufescens*, *Co. ichillus*, *Co. insidiosus*, *Co. melanurus*, *Co. mexicanus*, *Co. pruinusus*, *Co. roosmalenorum* e *Co. spinosus*. Existem controvérsias a respeito da taxonomia desses gêneros, bem como entre as espécies que os compõem. Woods & Kilpatrick (2005) consideram as cinco primeiras espécies de *Coendou* como pertencentes ao gênero *Coendou* propriamente dito, *Co. rufescens* como pertencente ao gênero *Echinoprocta* Gray, 1865, e as demais espécies pertencentes ao gênero *Sphiggurus*. Husson (1978) considerou a presença de pelos longos que recobrem os espinhos da região dorsal do corpo como característica diagnóstica principal para as espécies do gênero *Sphiggurus*, além de caracteres cranianos. Massoia & Vaccaro (1991) listaram vários outros caracteres cranianos que distinguiriam *Coendou* e *Sphiggurus*.

Por outro lado, a maioria dos autores (Tate, 1935; Ellerman, 1940; Moojen, 1952; Cabrera, 1961; Handley & Pine, 1992; Voss & Angermann, 1997; Emmons & Feer, 1997) consideraram as espécies de *Coendou* e *Sphiggurus* em um único gênero, sendo *Coendou* o sinônimo sênior, tal com proposto por Voss (2011). Handley & Pine (1992) consideraram que todas as espécies de *Coendou* (incluindo *Sphiggurus*) possuem pelos dorsais que variam em tamanho, podendo recobrir ou não os espinhos e que os caracteres cranianos listados por outros autores (e.g., Husson, 1978) não diagnosticam os dois gêneros quando exemplares de todas as espécies que os constituem são consideradas conjuntamente. Assim, é possível que alguns caracteres diagnósticos tenham evoluído mais de uma vez nas

espécies, (ou seja, sejam homoplasias) e que a composição dos supostos gêneros *Coendou* e *Sphiggurus* não retrate fidedignamente sua história evolutiva.

Alguns trabalhos sobre os eretizontídeos foram realizados recentemente (e.g., Voss & Angermann, 1997; Voss & Silva, 2001; Bonvicino *et al.*, 2002; Leite *et al.*, 2011; Voss, 2011; e Caldara & Leite, 2012), sendo que somente dois abordam as relações filogenéticas entre as espécies de Erethizontidae, porém pouco se avançou no entendimento das relações filogenéticas e da taxonomia dos ouriços-cacheiros. A confusão taxonômica recorrente existente no grupo é o principal impedimento para outras pesquisas sobre tais animais (Voss & Angermann, 1997).

O presente trabalho teve como objetivo principal avaliar a evolução dos Erethizontidae com base em uma filogenia mais abrangente, aumentando o número de espécies amostradas. Além disso, este trabalho uniu sequências de um gene mitocondrial (citocromo b) e um nuclear (fator von Willebrand) pela primeira vez neste grupo, aumentando a confiabilidade e resolução da árvore filogenética encontrada. Os caracteres diagnósticos dos gêneros foram mapeados nessa filogenia para que fosse definida a monofilia e a validade dos gêneros e das espécies, além de produzir hipóteses sobre os estados desses caracteres em seus ancestrais e sua evolução. A partir da filogenia obtida, métodos de autocorrelação filogenética foram utilizados para testar a existência de inércia filogenética e para inferir quais processos evolutivos devem ter contribuído para a evolução das características morfológicas que distinguem os táxons analisados.

O primeiro capítulo deste trabalho apresenta uma hipótese de relacionamento filogenético entre as espécies estudadas de Erethizontidae e demonstra os padrões de variação morfológica e morfométrica entre os grupos estudados. A partir destes dados, foram apontadas conclusões e sugestões sobre a sistemática e taxonomia dos grupos

analisados. No segundo capítulo, realizou-se a análise do desenvolvimento pós-natal dos caracteres filogenéticos importantes para a diagnose dos grupos Erethizontidae, mapeamento de seus estados ancestrais na filogenia e inferências sobre os processos envolvidos em sua evolução.

3.1. Referências Bibliográficas:

- Bonvicino, C. R., Penna-Firme, V. & Braggio, E. (2002). Molecular and karyologic evidence of the taxonomic status of *Coendou* and *Sphiggurus* (Rodentia: Erethizontidae). *Journal of Mammalogy*, 83 (4), 1071–1076.
- Cabrera, A. (1961). Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciencias Zoológicas*, 4 (2), 309–732.
- Caldara, V. Jr. & Leite, Y. L. R. (2012). Geographic variation in hairy dwarf porcupines of *Coendou* from eastern Brazil (Mammalia: Erethizontidae). *Zoologia*, 29 (4), 318–336.
- Ellerman, J. R. (1940). *The families and genera of living rodents*. British Museum Press, London, 690 pp.
- Emmons, L. H. & Feer, F. (1997). *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. Chicago, The University of Chicago Press, 307 pp.
- Handley, C. O. Jr. & Pine, R. H. (1992). A new species of prehensile-tailed porcupine, genus *Sphiggurus* Lacépède, from Brazil. *Mammalia*, 56, 237–244.
- Husson, A. M. (1978). *The mammals of Suriname*. E. J. Brill, Leiden, 569 pp.

- Leite, Y. L. R., Caldara, V. Jr., Loss, A. C., Costa, L. P., Melo, E. R. A., Gadelha, J. R. & Ponte, A. R. M. (2011). Designation of a neotype for the Brazilian porcupine, *Coendou prehensilis* (Linnaeus, 1758). *Zootaxa*, 2791, 30–40.
- Massoia, E. & Vaccaro, O. B. (1991). El estado sistemático de los géneros *Sphiggurus* F. Cuvier, 1825 y *Coendou* Lacépède, 1799 (Mammalia Rodentia Histricomorpha Erethizontidae). *Boletim Científico Asociación para la Protección de la Naturaleza*, 19, 43–52.
- Moojen, J. (1952). *Os roedores do Brasil*. Biblioteca Científica Brasileira, Séria A – II, Rio de Janeiro, 214 pp.
- Tate, G. H. H. (1935). The taxonomy of the genera of Neotropical hystricoid rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 68, 1–447.
- Vilela, R. V., Machado, T., Ventura, K., Fagundes, V., Silva, M. J. J., Yonenaga-Yassuda, Y., 2009. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), base on molecular and karyologic data. *BMC Evolutionary Biology*, 9 (29), 1-17.
- Voss, R. S. & Angermann, R. (1997). Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 1. Type material described by Olfers (1818) and Kuhl (1820) in de Berlin Zoological Museum. *American Museum Novitates*, 3214, 1–42.
- Voss, R. S., & Silva, M. N. F. (2001). Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 2. A review of *Coendou vestitus* Group with Descriptions of Two New Species from Amazonia. *American Museum Novitates*, 3351, 1–36.

Voss, R. S. (2011). Revisionary Notes on Neotropical Porcupines (Rodentia: Erethizontidae) 3. An Annotated Checklist of the Species of *Coendou* Lacépède, 1799. *American Museum Novitates*, 3720, 1–36.

Woods, C. A. & Kilpatrick, C. W. (2005). Suborder Hystricognathi. In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Eds), *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd Ed., Vol. 2, Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 1538-1600.

4. Capítulo 1

Filogenia molecular e divergência morfológica de ouriços-cacheiros (Rodentia: Erethizontidae)

(Manuscrito a ser submetido à revista Zootaxa)

4.1. Resumo

Os roedores Erethizontidae são conhecidos como ouriços-cacheiros e existem três gêneros válidos nesta família: *Erethizon*, *Chaetomys* (ambos monotípicos) e *Coendou* (com 13 espécies). Existem controvérsias a respeito da taxonomia desses gêneros, principalmente com relação à situação de *Coendou* e seu sinônimo júnior *Sphiggurus*. Os objetivos deste capítulo foram inferir uma filogenia multigênica de Erethizontidae e analisar a divergência morfológica e morfométrica entre os clados encontrados, a fim de refinar o entendimento taxonômico deste grupo, principalmente no que diz respeito aos limites entre gêneros e espécies. Foram examinados espécimes de Erethizontidae disponíveis em coleções científicas no Brasil, sendo utilizadas amostras de tecido para o sequenciamento do gene do DNA mitocondrial citocromo b (Cit b) e do éxon 28 do gene nuclear que codifica o fator von Willebrand (vWF). Foi avaliada variação de 17 caracteres da pelagem, 33 crânios e obtidas 21 medidas cranianas, que foram analisadas estatisticamente. As filogenias obtidas confirmaram a monofilia da família Erethizontidae e da subfamília Erethizontinae. *Erethizon dorsatum* apresentou-se como grupo irmão do clado contendo os todos exemplares de *Coendou*. Neste clado, *Co. prehensilis* é irmão das demais espécies menores de *Coendou*, seguido de *Co. melanurus* e depois *Co. roosmalenorum*. *Coendou nycthemera* agrupou-se com *Coendou* sp., sendo que este clado agrupou-se com o que contém os exemplares de *Co. insidiosus* e *Co. spinosus*, espécies que não se apresentaram reciprocamente monofiléticas. As análises morfológicas demonstraram que os caracteres cranianos são mais eficazes do que os externos na diagnose entre *Co. prehensilis* e o clado *Coendou* menores, que também podem ser diferenciados pelas medidas cranianas e externas, mas não pela presença de pelos recobrimo espinhos dorsais. Já os caracteres externos foram melhores na diagnose das espécies *Coendou* menores, também distinguíveis por algumas variáveis morfométricas. Os resultados reforçam a designação de uma nova

espécie de ouriços-cacheiros, além da parafilia das espécies classificadas por alguns autores no gênero *Sphiggurus*, confirmando seu status como sinônimo júnior de *Coendou*.

4.2. Introdução

Os roedores da família Erethizontidae compreendem animais conhecidos como ouriços-cacheiros ou porcos-espinhos do Novo Mundo. De acordo com Voss (2011), os gêneros válidos para esta família são *Erethizon* F. Cuvier, 1823 e *Chaetomys* Gray, 1843, ambos monotípicos, e *Coendou* Lacépède, 1799 com 13 espécies: *Co. bicolor* Tschudi, 1844, *Co. nycthemera* Olfers, 1818, *Co. prehensilis* Linnaeus, 1758, *Co. quichua* Thomas, 1899, *Co. vestitus* Thomas, 1899, *Co. rufescens* Gray, 1865, *Co. ichillus* Voss & Silva 2001, *Co. insidiosus* Olfers, 1818, *Co. melanurus* Wagner, 1842, *Co. mexicanus* Kerr, 1792, *Co. pruinosus* Thomas 1905, *Co. roosmalenorum* Voss & Silva, 2001 e *Co. spinosus* F. Cuvier, 1823. Existem controvérsias a respeito da taxonomia desses gêneros, principalmente com relação à situação de *Coendou* e seu sinônimo júnior *Sphiggurus* F. Cuvier, 1925. Alguns autores, como Tate (1935), Ellerman (1940), Moojen (1952) e Cabrera (1961) consideraram *Sphiggurus* como subgênero de *Coendou*. Entretanto, na última edição do catálogo de espécies de mamíferos do mundo, Woods & Kilpatrick (2005) consideraram *Coendou* e *Sphiggurus* como gêneros distintos e válidos, tal como proposto por Nowak (1999), Eisenberg & Redford (1999) e Bonvicino *et al.* (2002). Esses autores basearam-se no trabalho de Husson (1978), que considerou a presença de pelos longos que cobrem e escondem os espinhos da região dorsal do corpo como principal característica diagnóstica externa para as espécies do gênero *Sphiggurus*, além de alguns caracteres cranianos, como superfície dorso-frontal do crânio achatada, rostro mais longo e alto, abertura nasal triangular e diastema mais longo nos indivíduos do gênero *Sphiggurus*. Massoia & Vaccaro (1991) listaram vários outros caracteres cranianos que distinguem esses gêneros, tais como

crânio muito menor, estreito e fusiforme, rostró e nasais mais estreitos, incisivos mais largos e série molar menor nos indivíduos do gênero *Sphiggurus* do que nos do gênero *Coendou*. Recentemente, Bonvicino *et al.* (2002) apresentaram dados moleculares (sequências do gene mitocondrial do citocromo-b) e cariotípicos que fornecem apoio para a distinção entre esses dois gêneros. Considerando o arranjo genérico proposto por Woods & Kilpatrick (2005), gênero *Coendou* possui distribuição contínua desde a América Central até a região subtropical da América do Sul, enquanto o gênero *Sphiggurus* distribui-se disjuntamente, sendo *S. mexicanus* encontrado no Sul do México e norte da América Central e as demais espécies distribuem-se na América do Sul.

Por outro lado, os autores que consideram *Sphiggurus* como sinônimo júnior de *Coendou* (e.g., Handley & Pine, 1992; Voss & Angermann, 1997; e Emmons & Feer, 1997; Voss & Silva, 2001; e Voss, 2011) defenderam que o caráter externo diagnóstico do gênero *Sphiggurus* proposto por Husson (1978) é insuficiente para seu reconhecimento, pois todas as espécies de *Coendou* e *Sphiggurus* possuem pelos que variam em tamanho, podendo recobrir ou não os espinhos (Handley & Pine, 1992). Além disso, os caracteres cranianos listados por Husson (1978) e Massoia & Vaccaro (1991) não diagnosticam os gêneros quando todas as espécies e suas séries de exemplares são consideradas em conjunto (Handley & Pine, 1992).

Ellerman (1940) sugeriu que os caracteres cranianos não são eficazes na caracterização das espécies de *Coendou* devido ao seu alto grau de variação. Este autor também apontou para a necessidade de revisão taxonômica das espécies do gênero *Coendou*, pois muitas delas foram descritas com base apenas na pelagem dos espécimes tipo. As descrições originais dessas espécies foram breves e com poucas informações sobre as localidades de coleta (Voss & Angermann, 1997). Apesar das recentes revisões da taxonomia das espécies de ouriços-cacheiros (e.g., Voss & Angermann, 1997; Voss &

Silva, 2001; e Voss, 2011), ainda há pouco entendimento sobre a variação morfológica e morfométrica ao longo de sua distribuição geográfica. Recentemente, Leite *et al.* (2011) designaram e descreveram o neótipo de *Co. prehensilis*, contribuindo significativamente para sua identificação e compreensão de seus limites específicos. Além disto, Caldara & Leite (2012) descreveram a grande variação geográfica em *Co. insidiosus* e *Co. spinosus*, o que dificulta sua identificação e diagnose.

Até o momento, apenas três trabalhos abordaram as relações filogenéticas entre as espécies que compõem de ouriços-cacheiros foram realizados. Bonvicino *et al.* (2002) utilizaram sequências do gene mitocondrial citocromo b para inferir uma filogenia, que foi usada para apoiar a validade dos gêneros *Coendou* e *Sphiggurus*, juntamente a dados cariotípicos. Leite *et al.* (2011) utilizaram essas mesmas sequências e acrescentaram a sequência do neótipo de *Co. prehensilis*, enquanto Mendes-Pontes *et al.* (submetido) descreveram uma nova espécie de ouriço-cacheiro pequeno do nordeste do Brasil, e avaliaram sua posição filogenética. No entanto, todos esses trabalhos foram realizados com uma pequena amostra das espécies e as filogenias basearam-se em sequências de apenas um gene. Assim, os objetivos deste capítulo são inferir uma filogenia multigênica de Erethizontidae e analisar a divergência morfológica e morfométrica entre os clados, a fim de refinar o entendimento taxonômico deste grupo, principalmente no que diz respeito aos limites entre gêneros e espécies.

4.3. Materiais e Métodos

4.3.1. Exemplos examinados

Foram examinados indivíduos de Erethizontidae disponíveis nas seguintes instituições: Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES (UFES);

Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa, ES (MBML); Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS (MCNFZB); Coleção de Mastozoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, PA (MPEG); Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, PR (MHNCI); Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (MN); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (MZUSP); Coleção de Referência de Mastofauna de Rondônia, Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho, RO (UFRO); Coleção de Mamíferos do Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG (UFMG). Os indivíduos examinados foram identificados utilizando-se a sigla dos museus depositários e os números de tombo de cada exemplar. Foram registrados todos os dados disponíveis nas etiquetas, como o nome específico atribuído, sexo, localidade e data de coleta, nome do coletor, dados de morfometria externa (TOL = comprimento total; TAL = comprimento da cauda; HFL = comprimento da pata traseira; EAR = comprimento da orelha; W = peso), e demais observações.

Foram analisados 361 indivíduos das espécies *Ch. subspinosus*, *E. dorsatum*, *Co. ichillus*, *Co. prehensilis*, *Co. bicolor*, *Co. nycthemera*, *Co. roosmalenorum*, *Coendou* sp. e *Co. insidiosus*. Destes, 359 encontram-se preparados em forma de pele e/ou crânio, 19 possuem esqueleto completo e 2 encontram-se preservados em via úmida. Esses espécimes foram classificados em quatro faixas etárias (jovens, subadultos, adultos e velhos) a partir de padrões de erupção da série molar, do encerramento das suturas cranianas e maturação da pelagem, de acordo com Voss & Angermann (1997) e Caldara & Leite (2012). Após excluir os exemplares classificados como jovens ou subadultos, ou aqueles que não possuíam registro de localidade de coleta, foram utilizados 198 indivíduos nas análises morfológicas e morfométricas: 13 *Ch. subspinosus*, 28 *Co. nycthemera*, 49 *Co. prehensilis*, 6 *Co. roosmalenorum*, 5 *Coendou* sp., 95 *Co. insidiosus*, 1 *Co. ichillus* e 2 *E. dorsatum*.

Foram utilizadas 22 amostras de tecido de exemplares adultos da família Erethizontidae que possuem espécimes testemunho correspondentes depositadas em coleções científicas ou que estejam disponíveis para a análise de seus caracteres morfológicos (Tabela 1). Os tecidos foram obtidos através de doação de amostras de tecido hepático ou muscular preservadas em álcool depositadas em coleções científicas ou foram cedidas por pesquisadores.

4.3.2. Sequenciamento de DNA e inferência da filogenia

Foram realizadas extrações, ampliações, purificações e sequenciamentos do gene do DNA mitocondrial citocromo b (Cit b) e do éxon 28 do gene nuclear que codifica o fator von Willebrand (vWF). Os genes utilizados foram escolhidos por exibirem função, origem e taxa evolutiva compatível com a história evolutiva das espécies estudadas. Esses genes tem sido utilizados com sucesso em outros trabalhos sobre filogenias de mamíferos em vários níveis taxonômicos, sendo utilizados sozinhos em conjunto com outros genes (e.g., Springer *et al.*, 2001; Michaux *et al.*, 2002; Sato & Suzuki, 2004; Suzuki *et al.*, 2004; Steppan *et al.*, 2007). As extrações de DNA foram feitas a partir de amostras de fígado, músculo ou coração em álcool 95% seguindo o protocolo de extração de DNA total com sal (SDS/NaCl/Proteinase K) descrito por Bruford *et al.* (1992). O DNA foi quantificado no espectrofotômetro NanoDrop ND1000 (Thermo Fisher Scientific Inc., Wilmington, Delaware). Os fragmentos de interesse foram amplificados através da clonagem *in vitro* pela Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) em termociclador, utilizando-se os pares de primers MVZ05/MVZ16 para o gene Cit b, segundo Smith & Patton (1993), e V10/W13 para o gene vWF, seguindo Huchon *et al.* (1999) e Springer *et al.* (2001). Em cada reação de PCR para amplificação do gene Cit b com volume final de 25 µl, foram utilizados os seguintes reagentes: 19,1 µl de água destilada e deionizada, 2,5 µl de solução tampão 10x, 1 µl de MgCl₂ (50mM), 0,3 µl de cada dNTP (10 mM), 0,3 µl de cada primer (10mM), 0,3 µl

de Platinum Taq DNA polimerase (Invitrogen Corporation, Carlsbad, Califórnia) e cerca de 40 ng de DNA. Em cada reação de PCR para amplificação do gene vWF com volume final de 12,5 µl, foram utilizados os seguintes reagentes: 8,75 µl de água destilada e deionizada, 1,25 µl de solução tampão (10x), 0,25 µl de MgCl₂ (50mM), 0,2 µl de cada dNTP (10 mM), 0,4 µl de cada primer (10mM), 0,25 µl de Platinum Taq DNA polimerase e cerca de 40 ng de DNA. Após a amplificação, os produtos de PCR gerados foram submetidos à eletroforese em gel de agarose 1% com marcador molecular 1 Kb a fim de estimar o tamanho do fragmento amplificado. O produto amplificado foi purificado com as enzimas ExoSAP (GE Healthcare Life Sciences, Cleveland, Ohio) e posteriormente incubado a 37°C por 30 minutos e aquecido a 80°C por 15 minutos para inativação das enzimas. A quantificação do produto purificado foi feita no espectrofotômetro NanoDrop ND1000 (Thermo Fisher Scientific Inc., Wilmington, Delaware). O sequenciamento foi feito nas duas direções para comparar as sequências complementares e ter maior confiabilidade na sequência final. As amostras foram sequenciadas utilizando o kit Big Dye v3.1 (Applied Biosystems Inc., Foster City, Califórnia) com 25 ciclos de 96°C por 10 segundos, 50°C por 5 minutos e 60°C por 4 minutos. As amostras foram sequenciadas pelo sequenciador automático ABI Prism 310 (Applied Biosystems Inc., Foster City, Califórnia).

As sequências obtidas foram utilizadas para a construção de três matrizes de caracteres discretos: 1) apenas sequências do gene Cit b; 2) apenas sequências do gene vWF; 3) sequências concatenadas dos dois genes. Todas as matrizes foram alinhadas através do algoritmo Clustal W utilizando o software MEGA 5 (desenvolvido por Tamura *et al.*, 2011). Essas matrizes foram usadas para a reconstrução da filogenia contendo as espécies representantes da família Erethizontidae. Foram utilizados critérios de otimização de máxima parcimônia e máxima verossimilhança utilizando o programa MEGA 5 (desenvolvido por Tamura *et al.*, 2011), sendo o suporte estatístico estimado dos clados

através de 1000 pseudo-replicações de Bootstrap (BP). O mesmo programa foi utilizado para o cálculo dos níveis de divergência genética par-a-par entre e dentro dos clados através do modelo de Kimura 2-parâmetros (K2P) (de acordo com Kimura, 1980), bem como para avaliar o melhor modelo evolutivo para ser utilizado na reconstrução da filogenia por máxima verossimilhança. O mesmo modelo foi obtido evolutivo para todas as matrizes (Cit b, vWF e concatenados): GTR + G + I, com os seguintes parâmetros: G = 0,94 (Cit b), 0,66 (vWF) ou 0,67 (concatenados) e I = 0,25 (Cit b), 0,19 (vWF) ou 0,22 (concatenados). Também foi empregada Inferência Bayesiana no programa MrBayes versão 3.2, desenvolvido por Ronquist *et al.* (2011), utilizando 30 milhões de gerações, frequência de amostragem = 1000, burn in = 0.25 e com suporte dos clados estimado através de probabilidades posteriores bayesianas (BPP).

4.3.3. Análises morfológicas e morfométricas

Foram analisados caracteres da pelagem de cada indivíduo, além de seu aspecto geral. Para a análise dos caracteres referentes à morfologia dos pelos (setiformes) e espinhos (aristiformes), amostras desses materiais de cada exemplar foram coletadas, procurando retirá-los sempre na região mesodorsal de seu corpo. Foi examinada a variação das estruturas cranianas, por Husson (1978), Massoia & Vaccaro (1991) e Voss (2011) como diagnósticas entre os gêneros e espécies de Erethizontidae, bem como as observadas por Caldara & Leite (2012) como variáveis em *Co. insidiosus* e *Co. spinosus*. Apenas estados de caracteres com frequência acima de 10% foram considerados válidos para representar o polimorfismo das espécies. Foram obtidas 21 medidas do crânio dos exemplares de Erethizontidae utilizando um paquímetro digital, com precisão de 0,01 mm, seguindo Caldara & Leite (2012) (Tabela 2).

A razão entre algumas das medidas acima descritas foi avaliada visando avaliar o tamanho relativo de suas estruturas e testar a eficácia de alguns caracteres morfológicos

analisados como diagnósticos dos gêneros e espécie. Foram analisadas as seguintes razões: comprimento da cauda (TAL/TOL) e peso (W/TOL) em relação ao comprimento total; comprimento do osso nasal (LN/CIL), do diastema (LD/CIL), da bula auditiva (ABL/CIL), do zigomático (ZL/CIL), da maxilar (MTR/CIL) dos molares (LM/CIL), do dentário (DL/CIL) e largura do crânio (PZB/CIL) em relação ao comprimento do crânio; largura da caixa craniana (BB/PZB), da abertura nasal (BNA/PZB), das extremidades dos incisivos (BIT/PZB), palatal posterior (PPB/APB) em relação à largura do crânio; largura do forame incisivo em relação ao comprimento do forame incisivo (BIF/LIF).

Apenas os exemplares considerados adultos e velhos foram utilizados na análise dos caracteres morfológicos e morfométricos. Além disso, foram incluídos na análise apenas os dados dos exemplares cujas localidades de coleta eram conhecidas. Machos e fêmeas foram analisados em conjunto por não haver dimorfismo sexual em outras espécies de Erethizontidae (Caldara & Leite, 2012). Apenas grupos (espécies ou gêneros) com mais de cinco indivíduos foram utilizados nas análises estatísticas.

Os dados de morfometria craniana e externa foram analisados utilizando o pacote estatístico PAST 2.01 (desenvolvido por Hammer *et al.*, 2001). Nessas análises, também foram incluídas as medidas de *Ch. subspinosus* e *Co. insidiosus* apresentadas no trabalho de Voss & Angermann (1997) e de *Co. roosmalenorum* disponível em Voss & Silva (2001). Para cada espécie, foram calculados parâmetros de estatística descritiva básica: média, desvio-padrão (dp), valores mínimo e máximo e tamanho da amostra para cada uma das medidas analisadas. A normalidade dessas variáveis foi avaliada através dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Shapiro-Wilk, sendo que apenas as variáveis que apresentaram distribuição normal foram consideradas para as análises seguintes. Nas análises multivariadas, os valores das medidas foram transformados em logaritmos na base 10 (conforme Sokal & Rohlf, 1995). Foram realizadas análises de função discriminante (DFA)

para investigar como os dados da morfometria craniana discriminam os gêneros e as espécies, incluindo apenas os exemplares que possuíam valores para todas as variáveis de morfometria craniana. A significância das diferenças entre as médias das variáveis de morfometria craniana. A significância das diferenças entre as médias das variáveis de morfometria entre os gêneros e espécies foi testada através da análise de variância (ANOVA). As médias encontradas para as variáveis cranianas analisadas foram comparadas com as médias destas variáveis disponíveis nos trabalhos de Voss (2011) e Caldara & Leite (2012) através de gráficos de dispersão de suas diferenças. Além disso, análises de componentes principais (PCA) foram realizadas para visualizar possíveis grupos dentro das amostras, além de visualizar a tendência de variação das variáveis. Nestes testes, os níveis de significância considerados foram inferiores a 5% ($p < 0,05$).

4.4. Resultados

Foram obtidas sequências de 801 pares de base (pb) do Cit b e 532 pb do vWF para 22 exemplares de eretizontídeos. A partir de cada matriz, foram obtidas as mesmas topologias utilizando três os critérios de otimização. A filogenia obtida a partir da matriz com os dados concatenados de Cit b e vWF (Figura 1) confirmou tanto a monofilia da família Erethizontidae (BP = 100 % e BPP = 100 %) como da subfamília Erethizontinae (BP = 95 % e BPP = 99 %), tendo divergência genética de 20,5 %. *Er. dorsatum* apresentou-se como grupo irmão do clado contendo os exemplares de *Coendou* (BP = 95 % e BPP = 99 %) com divergência genética de 15,8 %. Dois clados de *Coendou* foram recuperados, com divergência genética de 11,8 %, um contendo exemplares de *Co. prehensilis* (BP = 99% e BPP = 100 %) e as demais espécies de *Coendou* (*Co. melanurus*, *Co. roosmalenorum*, *Co. nycthemera*, *Coendou* sp., *Co. insidiosus* e *Co. spinosus*), denominado *Coendou* menores. *Coendou melanurus* posicionou-se como irmão dos demais *Coendou* menores (BP = 57 %

e BPP = 100 %), seguido de *Co. roosmalenorum* (BP = 72 % e BPP = 100 %). *Coendou nycthemera* agrupou-se à *Coendou* sp. (BP = 70 % e BPP = 90 %), sendo que a divergência genética entre eles foi de 6,9 %. Esse clado agrupou-se a um clado que contém os exemplares identificados como *Co. insidiosus* e *Co. spinosus* (BP = 96 % e BPP = 100 %), mas duas últimas espécies não se apresentaram reciprocamente monofiléticas e a divergência genética média foi de apenas 2,1% dentro desse clado (BP = 99 % e BPP = 100 %).

A topologia obtida a partir da matriz com os dados das sequências do gene Cit b (Figura 2) foi idêntica à obtida com a matriz de dados concatenados (Figura 1) e com níveis similares de divergência genética, mas geralmente com índices de suporte mais baixos. A partir da matriz com as sequências do vWF, obteve-se um filogenia com índices de divergência genética muito menores do que o observado nas filogenias anteriores, principalmente entre os clados (Figura 3). Nesta filogenia, a topologia na base da árvore foi a mesma, com a monofilia da família Erethizontidae, *Er. dorsatum* como grupo irmão de *Coendou* e com *Co. prehensilis* irmão do demais *Coendou*. Obteve-se uma politomia entre *Co. melanurus*, *Co. roosmalenorum* e um clado contendo *Co. nycthemera*, *Coendou* sp., *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*. Diferentemente do observado nas outras filogenias, o *Coendou* sp. agrupou-se com o clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*, mas com índices de suporte muito baixos (BP=58, BPP=85) e com divergência genética relativamente alta para vWF (2,1 %). Além disto, da mesma forma que nas outras duas filogenias, *Co. insidiosus* e *Co. spinosus* não compuseram grupos reciprocamente monofiléticos.

Os clados obtidos na filogenia de dados concatenados (Cit b + vWF) foram utilizados para definir grupos *a priori* nas análises morfológicas e morfométricas. Desta forma, os exemplares do clado *Coendou* menores foram comparados à *Co. prehensilis* e *Ch. subspinosus*. Além disso, devido a falta de monofilia recíproca dos espécimes do clado

Co. insidiosus + *Co. spinosus*, esses exemplares foram analisados conjuntamente, a fim de se avaliar sua possível coesão e unidade como espécie. A análise morfológica resultou na observação de grande variação entre os estados dos caracteres cranianos e externos analisados (Tabela 3, Figuras 4 e 5). De forma geral, a variação nos caracteres externos não permite que eles sejam utilizados na identificação dos gêneros de Erethizontidae, com exceção da presença de espinhos ondulados para diagnosticar *Chaetomys*, além da fácil distinção de *Erethizon* dos demais gêneros devido a sua cauda curta e não-preênsil. O caráter externo tradicionalmente utilizado na diferenciação de *Coendou* e *Sphiggurus*, pelos longos recobrimo os espinhos, não possibilita a separação dos gêneros considerando o arranjo proposto pela presente filogenia, principalmente as espécies do clado *Coendou* menores. Apesar disso, os caracteres cranianos diagnósticos dos gêneros tem maior correspondência com os clados da filogenia do que a presença de pelos longos recobrimo os espinhos. Pode-se observar que as espécies do clado *Coendou* menores tem crânio mais curto e estreito, fusiforme e achatado em vista lateral, abertura nasal triangular, série molar e diastema mais curtos, bula timpânica mais longa, rosto mais longo, alto e estreito, osso nasal mais estreito, incisivos e fossa mesopterigoide mais largos do que os espécimes de *Co. prehensilis* (Tabela 3, Figura 4). Entretanto, os membros do clado *Coendou* menores apresentaram variação de estados dos caracteres cranianos que impossibilita seu uso para identificação de cada espécie, sendo os caracteres externos mais eficazes para diferenciá-las (Figura 5). Considerando filogenia proposta, *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* possuem pelos dorsais recobrimo completa ou parcialmente os espinhos, que podem ser ou não tricolores. Esses pelos podem ser uniformemente bege ou castanho-escuros, ou ainda ter a base castanho-escura, ponta bege, amarela ou laranja. Os espinhos tricolores, quando presentes estendem-se da cabeça aos ombros, mesodorso ou por todo o dorso dos espécimes, podendo ter ponta amarela ou laranja (Figuras 5A–C). Os pelos ventrais podem ser

homogeneamente beges ou ter base castanho-escuro e ponta amarela. As espículas da região ventral da cauda podem ser homogeneamente castanho-escuras ou com ponta amarela ou laranja (Figuras 5A–C). *Coendou nycthemera* possui pelos dorsais de base castanho-escuro e ponta castanho-clara que não recobrem os espinhos. Os espinhos tricolores, presentes em pouca quantidade, estendem-se da cabeça aos ombros, ou no máximo até mesodorso. Esses espinhos possuem pontas amarelas, em sua maioria, sendo que alguns podem ter ponta amarela (Figuras 5D). A base dos pelos ventrais é castanho-escuro e a ponta bege, enquanto as espículas da região ventral da cauda possuem base castanho-escuro e ponta amarela. *Coendou roosmalenorum* possui pelos dorsais de base castanho-escuro e ponta amarela recobrimdo completamente os espinhos bicolores com ponta preta. Além disto, os exemplares dessa espécie apresentam cerdas espinhosas dentre os espinhos (Figuras 5E). Os pelos ventrais tem base castanho-escuro e ponta bege e as espículas da região ventral da cauda possuem base castanho-escuro com ponta bege. *Coendou* sp. possui pelos dorsais de base castanho-escuro e ponta laranja que não recobrem os espinhos. Os espinhos tricolores tem ponta laranja e estendem-se por todo o dorso dos espécimes (Figuras 5F). Os pelos ventrais tem a base castanho-escuro e ponta bege, enquanto e as espículas da região ventral da cauda possuem base castanho-escuro e ponta laranja.

Todas as variáveis morfométricas apresentam distribuição normal, possibilitando que todas fossem consideradas para as análises paramétricas seguintes. A partir dos dados da morfometria craniana, existe clara separação entre *Ch. subspinosus*, *Co. prehensilis* e as espécies do clado *Coendou* menores (Figura 6A), sendo que todos os indivíduos utilizados para gerar as funções discriminantes ($n = 124$) foram classificados corretamente por essa análise em seus grupos designados a priori. Individualmente, a primeira função discriminante gerada (DF 1) separou os espécimes de *Co. prehensilis* dos demais, enquanto

a segunda função discriminante (DF 2) segregou os indivíduos de *Chaetomys* de todos os *Co. prehensilis*. Quanto às espécies de *Coendou* menores, a DF 1 separou parcialmente *Co. roosmalenorum* e *Co. insidiosus* dos espécimes de *Co. nycthemera* e *Coendou* sp., enquanto a DF 2 segregou *Co. roosmalenorum* daqueles das demais espécies (Figura 6B).

Existem diferenças significativas entre os grupos *Chaetomys*, *Co. prehensilis* e as espécies do clado *Coendou* menores em todas as medidas cranianas, o que possibilita que suas médias possam ser utilizadas para distingui-los (Tabela 4). Para a grande maioria das variáveis de morfometria craniana, as médias de *Co. prehensilis* são maiores do que as de *Chaetomys* que são maiores do que das espécies do clado *Coendou* menores (Figura 7A). Além disto, quase todas as razões entre variáveis cranianas apresentaram diferenças estatísticas significativas entre as médias os grupos (Tabela 4). Também foram encontradas diferenças significativas entre quase todas as médias das variáveis morfométricas entre as espécies do clado *Coendou* menores (Tabela 5). A comparação entre as diferenças das médias de cada variável craniana dos espécimes do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* e das amostras de *Co. spinosus* disponíveis em Voss (2011) demonstrou que existe grande diferença entre todos as amostras apenas para a largura das extremidades dos incisivos (BIT) (Figura 7B). Para as demais variáveis, os valores das médias dos indivíduos do Paraná e Santa Catarina e do Rio de Janeiro e São Paulo de *Co. spinosus* tem médias relativamente próximas às do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*, sendo que estes valores dispuseram-se dentro do intervalo dos desvios padrões em torno das médias para este clado. Diferentemente, os valores das médias de muitas variáveis cranianas dos espécimes do Paraguai são consideravelmente menores do que as clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*, principalmente o comprimento cômulo-incisivo (Figura 7B). Para nenhuma variável foi observada grande diferença entre as médias do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*, as médias de *Co. insidiosus* e as médias dos grupos de *Co. spinosus* propostos por Caldara &

Leite (2012) simultaneamente (Figura 7C). No entanto, pode-se observar que as médias de *Co. insidiosus* são menores que as dos demais grupos para a maioria das variáveis cranianas para o clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*, enquanto as médias dos grupos Centro e Sul de *Co. spinosus* são muito mais aproximadas das médias desse clado (Figura 7C).

O primeiro componente principal (PC 1) foi responsável por 71,76 % da variação dos dados de morfometria craniana, enquanto o segundo componente (PC 2) respondeu por 7,54 % dessa variação (Figura 8A). Como todas as variáveis contribuíram na mesma direção para o PC 1 (Figura 8A), pode-se inferir que elas estão relacionadas à variação no tamanho das estruturas cranianas. Quando são contrastados os valores de PC 1 e PC 2 para cada indivíduo (Figura 8B) eles se agruparam de forma coerente com os três cladogramas da filogenia (Figura 1). Não houve agrupamentos claros entre os indivíduos das espécies do clado *Coendou* menores, mas a grande maioria dos espécimes de *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* posicionaram-se mais negativamente do que os indivíduos de outras espécies no PC 1, indicando que esta espécie possui medidas cranianas maiores (Figura 8B).

4.5. Discussão

Os genes utilizados para a obtenção das filogenias deste trabalho demonstram-se adequados para a reconstrução das relações filogenéticas entre os Erethizontidae. As sequências do *Cit b* resultaram em uma filogenia com boa resolução entre as espécies e com índices de suporte confiáveis para a maioria dos agrupamentos resultantes. Esse gene já havia sido utilizado com sucesso para a reconstrução de hipóteses de relacionamento filogenético entre espécies de Erethizontidae (e.g., Bonvicino *et al.*, 2002; Vilela *et al.*, 2009; Leite *et al.*, 2011; Mendes-Pontes *et al.*, submetido). Porém, a filogenia obtida no presente trabalho diferencia-se das anteriores por conter espécies adicionais e quase o dobro do número de

espécimes de Erethizontidae utilizados anteriormente, resultando na análise filogenética mais abrangente até o momento. Apesar disso, ainda não existem sequências de DNA disponíveis de 7 das 13 espécies de *Coendou* reconhecidas por Voss (2011).

As sequências do vWF possibilitaram a obtenção de uma filogenia com topologia muito similar à obtida utilizando o Cit b, apesar de sua resolução e índices de suporte de ramos terem sido menores. Os índices de suporte dos grupos aumentaram quando as sequências dos dois genes foram concatenadas. A análise filogenética de vários conjuntos de caracteres de forma que estes constituam um único conjunto de dados é conhecida como análise de evidência total (Kluge, 1989), sejam estes caracteres moleculares, morfológicos, comportamentais ou ecológicos. Atualmente, existe um amplo consenso de que os resultados filogenéticos mais robustos são obtidos quando vários conjuntos de dados são analisados combinados (Beutel & Pohl, 2006), pois maximizam a informação e o poder exploratório do conjunto de dados utilizado na análise (Huelsenbeck *et al.*, 1996) e aumentam a confiabilidade de que as hipóteses filogenéticas obtidas representem as verdadeiras relações entre os grupos analisados (Beutel & Pohl, 2006). Este tipo de análise tem sido utilizado com sucesso por diversos autores na inferência filogenética de roedores (e.g., Galewski *et al.*, 2005; Steppan *et al.*, 2007; Sallan *et al.*, 2009; Rowe *et al.*, 2010; Loss & Leite, 2011; Fabre *et al.*, 2012). Por isso, a filogenia da matriz concatenada (Figura 3) foi considerada como a hipótese válida de relacionamento filogenético entre as espécies de Erethizontidae no presente trabalho.

Todas as filogenias obtidas neste trabalho confirmaram a monofilia da família Erethizontidae, incluindo *Ch. subspinosus*, corroborando os resultados de Vilela *et al.* (2009), que também encontraram *Ch. subspinosus* como grupo irmão dos demais grupos de os eretizontídeos. Esses resultados confirmam a classificação desta espécie na subfamília Chaetomyinae, conforme proposto por Patterson & Wood (1982), e das demais espécies na

subfamília Erethizontinae. A característica morfológica externa que melhor diagnostica *Ch. subspinosus* é a presença de espinhos ondulados unicolores (castanho-claros) pouco rígidos e pontiagudos e total ausência de pelos entre esses espinhos (Voss & Angermann, 1997). Dentro da subfamília Erethizontinae, *E. dorsatum* posicionou-se como grupo irmão das demais. Diferentemente das espécies de ouriços-cacheiros neotropicais, esta espécie é caracterizada por diversas adaptações que conferem certo hábito terrícola, como ausência de cauda longa preênsil (Woods, 1973).

Woods & Kilpatrick (2005) listaram 4 espécies no gênero *Coendou* (*Co. bicolor*, *Co. koopmani*, *Co. prehensilis* e *Co. rothschildi*) e 7 espécies no gênero *Sphiggurus* (*S. insidiosus*, *S. villosus*, *S. melanurus*, *S. spinosus*, *S. vestitus*, *S. pruinus* e *S. mexicanus*). Entretanto, na última revisão, Voss (2011) reafirmou seus argumentos e de vários autores (e.g., Handley & Pine, 1992; Voss & Angermann, 1997; e Emmons & Feer, 1997; Voss & Silva, 2001) para que *Sphiggurus* seja considerado sinônimo de *Coendou*. Pela filogenia obtida, é possível afirmar que o reconhecimento do gênero *Sphiggurus* com a composição proposta por Woods & Kilpatrick (2005) tornaria tanto este gênero quanto *Coendou* parafiléticos, pois *Co. nycthemera* (= *C. koopmani*) é filogeneticamente mais próximo das supostas espécies de *Sphiggurus* do que das demais espécies de *Coendou*. Husson (1978) considerou a presença de pelos longos que recobrem os espinhos da região dorsal do corpo como característica diagnóstica principal das espécies do gênero *Sphiggurus*. No entanto, a filogenia do presente estudo indica que este estado de caráter deve ter evoluído mais de uma vez ou deve ter havido reversões na família Erethizontidae (vide Capítulo 2). Isso confirma as afirmações de Voss (2011) que essa evidência fenotípica não sustenta o reconhecimento de *Coendou* e *Sphiggurus* como gêneros distintos. Considerando apenas os caracteres cranianos listados por Husson (1978) e Massoia & Vaccaro (1991), *Co. prehensilis* possui os estados propostos para *Coendou*, enquanto as espécies do clado

Coendou menores possuem os estados propostos para *Sphiggurus*. Assim, os espécimes das espécies clado *Coendou* menores tem crânio mais curto e estreito, fusiforme e achatado em vista lateral, abertura nasal triangular, série molar e diastema mais curtos, bula timpânica mais longa, rosto mais longo, alto e estreito, osso nasal mais estreito, incisivos e fossa mesopterigoide mais largos do que *Co. prehensilis*. Isso é mais evidente em *Co. nycthemera* e *Coendou* sp., que são de pequeno porte e possuem caracteres cranianos semelhantes aos que caracterizariam o gênero *Sphiggurus*. Entretanto, não possuem pelos recobrindo os espinhos. Além disto, todos os testes estatísticos realizados demonstram claramente que *Coendou* menores e *Co. prehensilis* podem ser distinguidos pelas médias de medidas cranianas e externas (Figuras 6A, 7A e 8B; Tabela 4). Assim, as espécies do clado *Coendou* menores são perfeitamente distinguíveis de *Co. prehensilis* pelas características cranianas, pelas médias das medidas cranianas e externas, mas deve-se desconsiderar a presença ou ausência de pelos sobre os espinhos. Esses resultados sugerem que a distinção dos gêneros *Coendou* e *Sphiggurus* poderia ser feita com base nos caracteres cranianos, além do relacionamento filogenético das espécies. No entanto, uma espécie fundamental para esta conclusão é *Coendou mexicanus*, que é de grande porte e possui crânio com inflação entre os ossos nasal e frontal, mas possui pelos recobrindo os espinhos (Goodwin, 1969), ou seja uma mistura de características de *Coendou* e *Sphiggurus*. Infelizmente, não foram obtidas amostras de tecido de *Co. mexicanus* para inclusão na análise filogenética no presente estudo, o que impossibilita conclusões mais precisas à questão de *Coendou* e *Sphiggurus*. Devido a seus estados de caracteres cranianos, pode-se supor que *Coendou mexicanus* seja proximamente relacionado às espécies de ouriços-cacheiros de grande porte (como *Co. prehensilis*). Isso sustentaria a separação dos gêneros baseados em caracteres cranianos, assumindo a composição de espécies sugerida pela presente filogenia. Entretanto, essa espécie pode ser mais relacionada às espécies do clado *Coendou* menores e

possuir tais caracteres cranianos devido ao processo de aumento em suas estruturas cranianas, como observado por Goswami (2006) e Figueirido *et al.* (2011) para carnívoros.

Husson (1978) designou como lectótipo de *Coendou prehensilis* Linnaeus (1758) o animal ilustrado e descrito por Marcgrave (1648) , mas não se sabe da existência desse espécime. Por isso, Leite *et al.* (2011) designaram e descreveram o exemplar MN73383 como neótipo da espécie, pois este está de acordo com a descrição e foi coletado na localidade tipo (Pernambuco) restrita por Thomas (1911). De acordo com a topologia encontrada no presente estudo, os exemplares de *Co. prehensilis* se agruparam monofileticamente, mas com alta divergência genética entre o neótipo e os demais *Co. prehensilis*, o que pode ser explicada pela sua grande distância geográfica.

Os espécimes de *Coendou* sp. coletados em Sirinhaém (PE) agruparam-se com *Co. nycthemera*, coletado em Estreito (MA), mas os índices de suporte deste clado são baixos e sua divergência genética é relativamente alta (de mais de 7%). Essas espécies também apresentaram diferenças morfológicas marcantes e podem ser distinguidas pelas médias do peso, do comprimento total, do osso nasal, do zigomático e do dentário, da altura do dentário e do forame infraorbital, da largura do crânio e da caixa craniana. Todos esses dados confirmam que os exemplares coletados em Sirinhaém (PE) pertencem a uma espécie ainda não descrita de *Coendou* (Mendes-Pontes *et al.*, submetido).

Voss & Angermann (1997) identificaram o holótipo de *Co. insidiosus*, redescrevendo a espécie como um ouriço-cacheiro pequeno de espinhos bicolores curtos (30–35 mm), com pelos longos pálidos ou de base pálida que os recobrem. O ventre é recoberto apenas por pelos lanosos, sendo as vibrissas e os pelos da região ventral da cauda são uniformemente escuros. Voss (2011) designou o neótipo de *Co. spinosus* e a diferenciou de *Co. insidiosus* por ser uma espécie como ouriço-cacheiro de pequeno a

médio porte com espinhos tricolores longos (55–80 mm) e espinhos bicolores curtos sobre a superfície dorsal. Em sua maioria, os exemplares desta espécie têm pelos dorsais longos de base enegrecida e ponta pálida (acinzentadas, amarelada ou alaranjada) cobrindo os espinhos, embora alguns espécimes não tenham pelos longos o suficiente para esconder os espinhos subjacentes em grande parte do corpo, tendo tufo esparsos ou falta completa de pelos longos dorsais. Apesar de observar diferenças morfológicas e morfométricas entre espécimes provenientes do Paraguai, do Paraná e Santa Catarina e de Rio de Janeiro e São Paulo, Voss (2011) considerou-os com pertencentes à *Co. spinosus*, registrando espécimes com muitos ou poucos pelos recobrindo os espinhos. Caldara & Leite (2012) avaliaram a variação morfológica em ouriços-cacheiros pequenos do leste do Brasil, encontrando três grupos morfológicamente distintos (chamados de Norte, Centro e Sul em função de sua distinção geográfica), que foram identificados segundo caracteres morfológicos da pelagem e diferenças entre as médias de variáveis cranianas e externas, notadamente: largura do crânio, largura da abertura nasal, comprimento da série molar, comprimento dos espinhos mesodorsais. Seguindo as descrições de espécies com base nos holótipos propostas por Voss & Angermann (1997) e Voss (2011), o grupo Norte foi identificado como *Co. insidiosus* e os grupos Centro e Sul como *Co. spinosus*, sendo o primeiro com muitos pelos recobrindo os espinhos e o segundo com poucos deste pelos. No entanto, as filogenias do presente trabalho contêm tanto indivíduos identificados como *Co. insidiosus* quanto *Co. spinosus* (com os dois tipos de variação de pelos sobre os espinhos), que não formam clados reciprocamente monofiléticos. Além disso, o clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* possui baixo grau de divergência genética média (2,1 %), sendo que valor máximo de divergência par-a-par é 3,0 %, o que é semelhante ao encontrado para as demais espécies analisadas. Apesar das diferenças morfológicas e morfométricas entre essas espécies apresentadas por Caldara & Leite (2012), esses autores registraram certo grau de

sobreposição na variação das características diagnósticas ao longo da distribuição geográfica das espécies, o que foi reforçado no presente trabalho (Tabela 3), onde essas espécies foram consideradas conjuntamente. Isso demonstra que os caracteres diagnósticos para *Co. insidiosus* e *Co. spinosus* são pouco eficientes na sua identificação devido à vasta variação morfológica observada. Além disso, as análises morfométricas, principalmente as multivariadas, demonstraram que esses exemplares formam um grupo coeso e distinto das outras espécies avaliadas neste trabalho. Quando as médias das variáveis cranianas dos espécimes do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* foram comparadas com as médias espécimes de *Co. spinosus* disponíveis Voss (2011) e com as médias de *Co. insidiosus* e dos grupos de *Co. spinosus* propostos por Caldara & Leite (2012) pode-se observar grande sobreposição para a maioria das variáveis. As exceções registradas para esta sobreposição de médias nos exemplares do Paraguai de Voss (2011) e para os indivíduos de *Co. insidiosus* de Caldara & Leite (2012) podem indicar que estes grupos representem populações de menor porte dentro do grupo formado pelos espécimes do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*. Desta forma, considerando a parafilia de *Co. insidiosus* em relação à *Co. spinosus*, o baixo grau de divergência genética, a grande sobreposição nos caracteres diagnósticos dessas espécies, a forte coesão morfométrica, é possível concluir que este grupo deva representar uma única espécie. Neste caso, *Co. insidiosus* tem prioridade, pois foi descrita antes (1818) de *Co. spinosus* (1823). Essa espécie exibe acentuada variação geográfica, descrita por Caldara & Leite (2012) e demonstrada nas Figuras 5A–C. Outras espécies de mamíferos da Mata Atlântica apresentam ampla variação geográfica ao longo de sua distribuição, como o marsupial didelfídeo *Gracilinanus microtarsus* (Lóss *et al.*, 2011) e o roedor sigmodontíneo *Thaptomys nigrita* (Moreira & Oliveira, 2011), onde foram observados altos níveis de variação morfológica, morfométrica e genética ao longo da distribuição geográfica, mas sem congruência espacial entre elas,

levando os autores a concluírem que elas são espécies amplamente distribuídas e altamente polimórficas.

Baseado nos dados acima apresentados, as análises filogenéticas, morfológicas e morfométricas deste trabalho confirmam a monofilia da família Erethizontidae e a separação das subfamílias Chaetomyinae (contendo apenas *Chaetomys*) e Erethizontinae (contendo *Erethizon* e *Coendou*). Além disto, também é possível a distinção de *Co. prehensilis* e do clado *Coendou* menores, utilizando principalmente caracteres cranianos e diferenças em suas medidas. Os presentes resultados demonstram a clara distinção das espécies do clado *Coendou* menores e reforçam a designação de uma nova espécie de ouriços-cacheiros que está sendo descrita em Mendes-Pontes *et al.* (submetido), além da necessidade de sinonimização entre *Co. spinosus* e *Co. insidiosus*.

4.6. Referências Bibliográficas

- Beutel, R. G. & Pohl, H. (2006) Endopterygote systematics: where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? *Systematic Entomology*, 31, 202–219.
- Bonvicino, C. R., Penna-Firme, V. & Braggio, E. (2002) Molecular and karyologic evidence of the taxonomic status of *Coendou* and *Sphiggurus* (Rodentia: Erethizontidae). *Journal of Mammalogy*, 83 (4), 1071–1076.
- Bruford, M. W., Hanotte, O., Brookfield, J. F. Y., & Burke, T. (1992) Single-locus and DNA fingerprinting. In: Hoelzel, A. R. (Ed) *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach*. IRL Press, Oxford. pp. 225–269.

- Cabrera, A. (1961) Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas* 4 (2), 309–732.
- Caldara, V. Jr. & Leite, Y. L. R. (2012) Geographic variation in hairy dwarf porcupines of *Coendou* from eastern Brazil (Mammalia: Erethizontidae). *Zoologia*, 29 (4), 318–336.
- Ellerman, J. R. (1940) *The families and genera of living rodents*. British Museum Press, London, 690 pp.
- Eisenberg, J. F. & Redford, K. H. (1999) *Mammals of the Neotropics - The Central Neotropics. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Vol. 3. The University of Chicago Press, Chicago, 609 pp.
- Emmons, L. H. & Feer, F. (1997) *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. 2nd Ed., The University of Chicago Press, Chicago, 307 pp.
- Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D. & Douzery, E. J. P. (2012) A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12, 88.
- Figueirido, B., MacLeod, N., Krieger, J., Renzi, M., Pérez-Claros, J. A. & Palmqvist P. (2011) Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape. *Paleobiology*, 37 (3), 490–518.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34, 601–615.
- Goodwin, G. G. (1969) Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141 (1), 1–269.
- Goswami, A. (2006) Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution*, 60 (1), 169–183.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1), 1–9.
- Handley, C. O. Jr. & Pine, R. H. (1992) A New Specie of Prehensile-tailed Porcupine, genus *Sphiggurus* Lacépède, from Brazil. *Mammalia*, 56, 237–244.
- Huchon, D., Catzeflis, F. M. & Douzery, E. J. P. (1999) Molecular evolution of the nuclear von Willebrand factor gene in mammals and the phylogeny of rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 577–589.
- Huelsenbeck, J. P., Bull, J. J. & Cunningham, C. W. (1996) Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(4), 152–158.
- Husson, A. M. (1978) *The Mammals of Suriname*. E. J. Brill, Leiden, 569 pp.
- Kimura M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111–120.

- Kluge, A. J. (1989) A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology*, 38, 7–25.
- Leite, Y. L. R., Caldara, V. Jr., Loss, A. C., Costa, L. P., Melo, E. R. A., Gadelha, J. R. & Ponte, A. R. M. (2011) Designation of a neotype for the Brazilian porcupine, *Coendou prehensilis* (Linnaeus, 1758). *Zootaxa*, 2791, 30–40.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Holmiae [= Stockholm], ii+824 pp. disponível em <http://gdz.sub.uni-goettingen.de/dms/load/img/?IDDOC=265100> (acessado em 10 de novembro de 2010).
- Loss, A. C. & Leite, Y. L. R. (2011) Evolutionary diversification of *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, 92(6), 1352–1366.
- Lóss, S. F., Costa, L. P. & Leite, Y. L. R. (2011) Geographic variation, phylogeny and systematic status of *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa*, 2761, 1–33
- Marcgrave, G. (1648) *Historiae rerum naturalium Brasiliae, libri octo. Cum appendice de Tapuyis, et Chilensibus. Ioannes de Laet, Antwerpianus, In ordinem digessit & annotationes addidit, & varia ab auctore omissa supplevit & illustravit*. In: Piso, W. & Macgrave, G. *Historia naturalis Brasiliae: in qua non tantum plantae et animalia, sed et indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconibus supra quingentas illustrantur*. Lugdun. Batavorum [Leiden]: Apud Franciscum Hackium, et Amstelodami: Apud Lud. Elzevirium. Disponível em

- <http://www.botanicus.org/item/31753000818648> (acessado em 10 de novembro de 2010).
- Massoia, E. & Vaccaro, O. B. (1991) El estado sistemático de los gêneros *Sphiggurus* F. Cuvier, 1825 y *Coendou* Lacépède, 1799 (Mammalia Rodentia Histricomorpha Erethizontidae). *Boletim Científico Asociación para la Protección de la Naturaleza*, 19, 43–52.
- Mendes-Pontes, A. R. M; Melo, E. R. A., Gadelha J. R., Sá F. B., Loss A. C. C., Caldara V. Jr., Costa L. P. & Leite, Y. L. R. (submetido) A new species of dwarf porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the Pernambuco Endemism Centre, northeastern Brazil. *Zootaxa*.
- Michaux, J. R., Chevret, P., Filippucci, M. G. & Macholan, M. (2002) Phylogeny of the *Apodemus* with a special emphasis to the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and two mitochondrial markers: cytochrome b and 12S rRNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23, 123–136.
- Moojen, J. (1952) *Os roedores do Brasil*. Biblioteca Científica Brasileira, Série A-II, Rio de Janeiro, 214 pp.
- Moreira, J. C. & Oliveira, J. A. (2011) Evaluating diversification hypotheses in the South American cricetid *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (Rodentia: Sigmodontinae): an appraisal of geographical variation based on different character systems. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(30), 201–214.
- Nowak, R. M. (1999) *Walker's mammals of the World*. 6^a Ed., Vol II, The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 1629 pp.

- Patterson, B. & Wood, A. E. (1982) Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of The Museum of Comparative Zoology*, 149: 371-543.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. & Teslenko, M. (2011) *MrBayes: Bayesian Inference of Phylogeny. Draft MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries*. Disponível em http://mrbayes.sourceforge.net/mb3.2_manual.pdf (Acessado em 21 de novembro de 2011).
- Rowe, D. L., Dunn, K. A., Adkins, R. M. & Honeycutt, R. L. (2010) Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents. *Journal of Biogeography*, 37, 305–324.
- Sallam, H. M., Seiffert, E. R., Steiper, M. E. & Simons E. L. (2009) Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *PNAS*, 106 (39), 16722–16727.
- Sato, J.J & Suzuki, H. (2004) Phylogenetic relationships and divergence times of the genus Tokudaia within Murinae (Muridae; Rodentia) inferred from the nucleotide sequences encoding the Cyt b gene, RAG 1, and IRBP. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1343–1351.
- Smith, M. F. & Patton, J. L. (1993) The Diversification of South American Murid Rodents: Evidence from Mitochondrial DNA sequence data for Akodontine Tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50, 149–177.
- Springer, M. S., Debry, R. W., Douady, C., Amrine, H. M., Madsen, O., Jong, W. W. & Stanhope, M. J. (2001) Mitochondrial versus nuclear gene sequences in deep-level

- mammalian phylogeny reconstruction. *Molecular Biology and Evolution*, 18(2), 132–143.
- Steppan, S. J., Ramirez, O., Banbury, J., Huchon, D., Pacheco, V., Walker, L. I. & Spotorno, A. E. (2007) A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice *Phyllotis* and their relatives. In: Kelt, D. A., Lessa, E. P., Salazar-Bravo, J & Patton, J. L. (Eds). *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Press, Los Angeles, pp. 799–826.
- Suzuki, H., Shimada, T., Terashima, M., Tsuchiya, K. & Aplin, K. (2004) Temporal, spatial, and ecological modes of evolution of Eurasian *Mus* based on mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(3), 647–663.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., & Kumar, S. (2011) MEGA 5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28, 2731–2739.
- Tate, G. H. H. (1935) The taxonomy of the genera of Neotropical hystricoid rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 68, 1–447.
- Thomas, O. (1911) The mammals of the tenth edition of Linnaeus; an attempt to fix the types of the genera and the exact bases and localities of the species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1911, 120–158.
- Vilela, R. V., Machado, T., Ventura, K., Fagundes, V., Silva, M. J. J. & Yonenaga-Yassuda, Y. (2009) The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine,

- Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), base on molecular and karyologic data. *BMC Evolutionary Biology*, 9(29), 1–17.
- Voss, R. S. & Angermann, R. (1997) Revisionary Notes on Neotropical Porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 1. Type Material Described by Olfers (1818) and Kuhl (1820) in de Berlin Zoological Museum. *American Museum Novitates*, 3214, 1–42.
- Voss, R. S., & Silva, M. N. F. (2001) Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 2. A review of *Coendou vestitus* Group with Descriptions of Two New Species from Amazonia. *American Museum Novitates*, 3351, 1–36.
- Voss, R. S. (2011) Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae) 3. an annotated checklist of the species of *Coendou* Lacépède, 1799. *American Museum Novitates*, 3720, 1–36.
- Woods, C. A. (1973) *Erethizon dorsatum*. *Mammalian Species*, 29, 1–6.
- Woods, C. A. & Kilpatrick, C. W. (2005) Suborder Hystricognathi. In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M., *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd Ed., Vol. 2, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1538-1600 pp.

4.7. Apêndice

1. Lista de exemplares de Erethizontidae examinados por espécie e suas localidades de coleta (coordenadas em graus decimais).

- *Coendou bicolor*:

BRASIL: Amazonas: MPEG37122 – Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Uarini (-3,03 -64,88).

- *Coendou ichillus*:

BRASIL: Amazonas: MZUSP11465 – Rio Juruá, Limoerio, (-6,87 - 71,14).

- *Chaetomys subspinosus*:

BRASIL: Bahia: MNRJ9680; MN11202, MN11459, MN11460, MN11461, MN11462, MN11463, MN11464, MN11465, MN17892, MN17393, MN50682, MN18232 e MN46250 – Ilhéus (-14,78 - 39,04). **Espírito Santo:** UFMG2344, MBML154 e MBML1841 – Santa Teresa (-19,94 -40,63); MBML2785 Santa Maria do Jetibá (-20,04 - 40,68); MBML3031 Guarapari – (-20,63 -40,48).

- *Coendou prehensilis*:

BRASIL: Amazonas: MZUSP5040 – Silves (-2,92 -58,48); MZUSP25229 – Rio Amazonas, Igarapé Grande (-2,62 -60,95); MNRJ30481 e MNRJ30490 – margem direita

do Rio Negro a 40 km da foz do Rio Ariau (-2,77 -60,80); MPEG24574 – Estação Ecológica Mamirauá, Tefé (-3,30 -64,75); MPEG41760 – Reserva de Desenvolvimento Sustentável Cujubim, Jataí (-2,99 -67,08); MZUSP7345 – (sem localidade). **Pará:** MZUSP13486 – Rio Tocantins, Santo Antônio do Tauá, (-1,05 -48,26); MZUSP25230 – Parque Nacional da Amazônia, Uruá (-3,76 -56,43); MZUSP25232 – Rio Tapajós, Barreira, Itaituba (-4,50 -56,31); MN2671 – Vila Braga, Rio Tapajós (-3,27 -55,36); MZUSP21302 e MZUSP21303 – Rio Xingu, Cachoeira do Espelho (-3,80 -52,53); MN7657 – Mata virgem, Terra Firme, Santarém (-2,45 -54,56); MPEG418, MPEG421, MPEG6623, MPEG8784, MPEG8853, MPEG9137, MPEG22481 e MPEG22482 – Belém (-1,45 -48,44); MPEG8872, MPEG11876, MPEG11899, MPEG12316, MPEG12496 e MPEG12598 – Margem esquerda do Rio Tocantins, Tucuruí (-3,61 -49,67); MPEG30679 – Paragominas (-3,29 -47,71); MPEG38334 – Abaetetuba (-1,67 -48,85); MZUSP5042 – (sem localidade). **Rondônia:** UFRO476, UFRO463, UFRO460, UFRO344, UFRO475, UFRO474, UFRO371, UFRO203, UFRO205, UFRO480, UFRO470, UFRO204, UFRO343, UFRO342, UFRO418 e UFRO sem número – Porto Velho (-8,78 -63,95). **Maranhão:** MPEG20214 – Rodovia Transamazônica, km 36, Grajaú (-5,62 -45,77). **Ceará:** MN34504 – Pacoti (-4,22 - 38,92); MN75670 – Sítio Cinta da Soledade, São Benedito (-4,02 -40,94). **Paraíba:** MZUSP8456 – Uruba, Mataraca (-6,55 -30,01). **Pernambuco:** MN73383 – Mata de Gindaí, Usina Trapiche, Sirinhaém (-8,65 -35,17). **Alagoas:** MZUSP7531 – Manimbu (-10,71 -36,37). **Goiás:** MZUSP4271, MZUSP4272 e MZUSP4273 – Cana Brava (-13,51 -48,35); MN2679 – Rio Paraná, Nova Roma (-13,74 -46,82); MZUSP7345 – Rio São Miguel (-17,02 -48,29); MN4923, MN4924, MN4925, MN4936, MN4937, MN4938 e MN34186 – Anápolis (-16,36 - 48,99); MN930, MZUSP7345 e MN2665 – (sem localidade). **Mato Grosso:** MZUSP6983 – Lago Dumbá, Rio Araguaia (-16,13 -52,45); MZUSP32335 – Usina Hidroelétrica Manso, Cuiabá (-

15,56 -55,97); MN64213 MN64569 – Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal, Barão do Melgaço (-16,19 -55,88); MZUSP6357 e MN252 – (sem localidade).

Mato Grosso do Sul: MN13635 – Mata do Rio Salobrinha, Miranda (-20,17 -56,43); MZUSP1859 – (sem localidade). **Minas Gerais:** UFMG160 – Belo Horizonte (-19,85 -44,01); MZUSP3115 – Pirapora (-17,37 -44,90); MN2681 – Rio Urucaica (-16,13 -45,75).

- *Coendou nycthemera*:

BRASIL: Pará: MN4913, MN4914, MN4915, MN4916, MN4917, MN4918, MN4919, MN4920, MN4021, MN4638, MN4639, MN4678, MN4680, MN4681, MN4683, MN4695 e MN72043 – Currálinho (-1,72 -49,96); MZUSP5031, MZUSP5032, MZUSP5033, MZUSP5034, MZUSP5035, MZUSP5036, MZUSP5037, MZUSP5038 e MZUSP5039 – Cametá (-2,17 -49,54); MZUSP13519, MZUSP13520 e MPEG22451 – Untinga e Sítio Velho, Belém (-1,42 -48,44). MN6530, MN7652, MN7653 e MN7654 – Mata Virgem, Terra Firme, Santarém (-2,45 -54,56); MPEG24191 e MPEG24192 – Parque Municipal de Igarapé-mirim, Margem esquerda do Rio Merçu, Igarapé-mirim (-1,94 -49,05); MPEG38377 – Ponta da ALCOA, Juriti (-2,11 -56,06); MN2666 e MN2668 – (sem localidade).

- *Coendou roosmalenorum*:

BRASIL: Rondônia: UFRO408, UFRO517, UFRO340 e UFRO433 – Porto Velho (-8,78 -63,95).

- *Coendou sp.*:

BRASIL: Pernambuco: MN72045 – Mata Tauá, Usina Trapiche, Sirinhaém (-8,56 - 35,17); MN72046, UFPE1708 e UFPE1709 – Boca da Mata, Usina Trapiche, Sirinhaém (-8,53 -39,09); UFES1184 – Mata da Barragem, Usina Trapiche, Sirinhaém (-8,63 - 35,20).

- *Coendou insidiosus* (incluindo *Co. spinosus*):

BRASIL: Bahia: SLF02 – Fazenda Elma, Nova Viçosa (-17,98 -39,56); SLF61 – Fazenda Monte Castelo, Caravelas (-17,79 -39,26); MNRJ1361 – Feira de Santana (-12,25 -38,96); MNRJ11210 – Fazenda Ibaiti, Banco da Vitória, Ilhéus (-14,82 -39,027); MNRJ11211 – Fazenda Pirataquissé, Banco da Vitória, Ilhéus (-14,78 -39,028); MNRJ11466, MNRJ11467, MNRJ68199 e MNRJ-p17301 – Ilhéus (-14,78 -39,04); MNRJ55527 – Porto Seguro (-16,44 -39,07). **Espírito Santo:** YL258 e MBML1840 – Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa (-19,96 -40,54); MBML2130 – Rodovia Josil Espíndula, Três Barras, Fundão (-19,93 -40,45); MBML1956 – Sítio Ipê, Rio Nove, Santa Maria do Jetibá (-20,05 -40,70); MBML2129 – Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, Santa Teresa (-19,90 -40,55); MBML1873 – Patrimônio Santo Antônio, Santa Teresa (-19,90 -40,54); MBML2126 – Br 262, Ibatiba (-20,23 -41,57); MBML2347 – Guriri, São Mateus (-18,54 -39,73); MBML182 – Santa Teresa (-19,94 -40,63); MBML1783 – Rio Bonito, Santa Teresa (-19,96 -40,60); MBML1857 – Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa (-19,94 -40,58); MBML2193 – Igreja Caravagio, São Lourenço, Santa Teresa (-19,93 -40,61); MBML2226 – Rodovia Josil Espíndula, Km 26, Santa Teresa (-19,96 -40,51); MBML2268 – Estrada Linhares x Povoação, Km 11, Linhares (-19,48 -40,09); MBML1822 – Fazenda Bronzon, Santa Teresa (-19,90 -40,56); MBML1826 – Buerão, Santa Teresa (-19,96 -40,53); MBML1827

– Santa Teresa (-19,94 -40,64); MBML2174 – Restinga de Setiba, Guarapari (-20,62 - 40,43); YL561 – Morro do Moreno, Vila Velha (-20,33 -40,28); MNRJ8277 – Rio São José (-19,17 -40,20); MNRJ68200 (sem cidade). **Rio de Janeiro:** MNRJ254, MNRJ255, MNRJ256 e MNRJ42814 – Rio de Janeiro (-22,91 -43,21); MNRJ2234, MNRJ2235 e MNRJ7260 – Teresópolis (-22,42 -42,96); MNRJ5514 e MNRJ-M3063 – Fazenda da Lapa, Mangaratiba (-22,95 -44,03); MNRJ8239, MNRJ8240, MNRJ8341, MNRJ8242, MNRJ8243, MNRJ46517, MNRJ46518, MNRJ46519, MNRJ46520 e MNRJ46521 – Pedra Branca, Parati (-23,18 -44,78); MNRJ19327 – Alto Mosella, Petrópolis (-22,51 - 43,18); MNRJ30494 – Enseada de Palmas, Ilha Grande, Angra dos Reis (-23,01 -44,32); MNRJ-c152 – Ilha Grande, Angra do Reis (-23,16 -44,23); MNRJ42815, MNRJ46935 e MNRJ46936 – Restinga da Barra de Marica, Maricá (-22,95 -42,83); MNRJ46937 – Sumidouro (-22,05 -42,69); MNRJ46938 – Morro de São João, Casimiro de Abreu (-22,49 -42,20); MNRJ59613 – Fazenda Providência, Carmo (-21,94 -42,60). **Minas Gerais:** UFMG990 - Caratinga (-19,79 -42,14); UFMG 1564 – Área de Proteção Especial de Serra Azul, Mateus Leme (-19,99 -44,43); MNRJ1365 – Viçosa (-20,76 -42,88); MNRJ30583 – Br 040, km 24, Ressaquinha (-21,07 -43,77); MNRJ (sem número) – Mata da Penha, Passos (-20,97 -46,51); MNRJ (sem número) – Caixa da Areia, Belo Horizonte (-19,89 - 43,95). **São Paulo:** MZUSP1816, MZUSP1817, MZUSP1818, MZUSP1819 e MZUSP1905 – Ubatuba (-23,46 -45,08); MZUSP5871 – Guará (-20,43 -47,823); MZUSP6282 e MZUSP6283 – Vila Oliveira, Mogi das Cruzes (-23,53 -46,17); MZUSP6489, MZUSP2342 e MZUSP2930 – São Paulo (-23,58 -46,62); MZUSP10310 – Barro Branco, São Paulo (-23,77 -46,68); MZUSP360 e MZUSP1985 – Ipiranga, São Paulo (-23,59 -46,60); MZUSP1177 – Franca (-20,53 -47,38); MZUSP6677 – Capão Grande, Botucatu (-22,89 -48,45); MZUSP10330 – Fazenda Pedras, Avaré (-23,10 - 48,94); MZUSP25237 – Vila Barra de Icapara (-24,68 -47,47); MZUSP327 – Osasco (-

23,57 -46,78); MZUSP3706 – Itatiba (-23,01 -46,84); MZUSP6195 – Monte Alegre do Sul (-22,68 -46,68); MZUSP6271 – Fazenda Palmeira, Assis (-22,66 -50,41); MZUSP10424 e MZUSP10428 – Primeiro Morro, Juquiá (-24,38 -47,79); MZUSP32321, MZUSP32322 e MZUSP32324 – Biritiba Mirim (-23,58 -46,03); MZUSP23949 – Ibiúna (-23,66 -47,21); MZUSP32202 – Caieiras (-23,37 -46,73); MHNCI3024 – Ariri, Cananéia (-25,02 -47,95); UFMG3043 – Floresta Nacional de Ipanema, Sorocaba (-23,43 -47,63).

Paraná: MHNCI278 – Cubatão, Baía de Guaratuba, Guaratuba (-25,93 -48,58); MHNCI350 e MHNCI3934– Passeio Público, Curitiba (-25,42 -49,27); MHNCI479, MHNCI480 – Curitiba (-25,43 -49,28); MHNCI1296 – Mercês, Curitiba (-25,42 -49,29); MHNCI2592 – Cidade Industrial, Curitiba (-25,50 -49,34); MHNCI3425 – Parque Regional do Iguaçu, Boqueirão, Curitiba (-25,50 -49,24); MHNCI4743 – Bosque do Capão da Imbuia (MHNCI), Curitiba (-25,44 -49,22); MHNCI3426 – Capão Raso, Curitiba (-25,50 -49,29); MHNCI277 – Timoneira, Almirante Tamandaré (-25,30 -49,32); MHNCI3937 – Bairro Cachoeira, Almirante Tamandaré (-25,35 -49,26); MHNCI2695 – Estrada do Cerne, km 17, Almirante Tamandaré (-25,31 -49,33); MHNCI-CTax6985 – Distrito de Campo Magro, Lavrinha, Almirante Tamandaré (-25,30 -49,32); MHNCI484 – Serra do Rio Negro (-26,18 -49,67); MHNCI1099 – Represa de Guaricana, São José dos Pinhais (-25,59 -49,23); MHNCI1294 – Chácara Irati, Estrada Timbú Velho x Rio Timbú, Campina Grande do Sul (-24,31 -52,40); MHNCI1297 – Represa do Capivari, Campina Grande do Sul (-25,25 -49,10); MHNCI1295 – Tunas, Bocaiuva do Sul (-25,20 -49,11); MHNCI1298 – Cidade Industrial, Araucária (-25,55 -49,38); MHNCI2591 – Ararapira, Ilha do Superagui, Guaraqueçaba (-25,35 -48,41); MHNCI2694 – Thomaz Coelho, Araucária (-25,54 -49,36); MHNCI3410 - Vila de Superagui, Guaraqueçaba (-25,30 -48,32); MHNCI2696 e MHNCI2697 – Foz do Rio da Divisa, Pinhão (-25,70 -51,66); MHNCI3203 – BR 277, km 3, Rio Verde, Ponta Grossa (-25,09 -50,16); MHNCI3419 –

Thomaz Coelho, Quatro Barras (-25,37 -49,08); MHNCI4367 – Avenida Dom Pedro II, 114, Quatro Barras (-25,37 -49,08); MHNCI3917 – Salto Caxias, Três Barras do Paraná (-25,47 -53,20); MHNCI3943 – Usina Hidrelétrica de Salto Caxias, Três Barras do Paraná (-25,51 -53,19); MHNCI4201, MHNCI4202 e MHNCI4631 – Usina Hidrelétrica de Salto Caxias, Flor da Serra, Boa Vista de Aparecida (-25,50 -53,37); MHNCI4203 – Usina Hidrelétrica de Salto Caxias, Foz do Chopim, Cruzeiro do Iguaçu (-25,58 -53,13); MHNCI3931 – BR 116, Rio Iguaçu, Fazenda Rio Grande (-25,66 -49,30); MHNCI3935 – Fazenda Rio Grande (-25,66 -49,31); MHNCI3933 – Estrada cerca de 3 km antes de Irati, Irati (-25,47 -50,65); MHNCI3987 – Lagoa, Sede do Proação PUC/PR, Tijucas do Sul (-25,58 -53,13); MHNCI4180 – BR 277, km 205, Posto Alto do Padre Vieira, Palmeira (-25,43 -50,01); MHNCI5772 – BR 227, Km 180, Palmeira (-25,43 -50,01); MHNCI5773 – BR 227, Km 181, Palmeira (-25,43 -50,01); MHNCI4182 – Fazenda Moema, Campo Mourão (-24,05 -52,41); MHNCI5058 – Ponte do Rio Passa Sete, Morretes (-25,49 -48,83); MHNCI5067 – Garuva (-26,03 -48,84), MHNCI5239 – Parque Municipal São Luis Tolosa, Rio Negro (-26,10 -49,80); MHNCI5793 – Reservatório de Piraquara, Piraquara (-25,43 -49,07). **Santa Catarina:** MZUSP1678 – Joinville (-26,32 -48,84); MZUSP5870 – Lagoa (-27,60 -48,47). **Rio Grande do Sul:** MCNFZB43 – Passo Fundo (-28,26 -52,41); MCNFZB113 – Caçapava do Sul (-30,51 -53,48); MCNFZB196 – São Sepé (-30,16 -53,58); MCNFZB335 – Garruchos, São Borja (-28,66 -56,00); MCNFZB376 – Fazenda de Ari Velho, Bom Jesus (-28,68, -50,42); MCNFZB377 – Estrada Canela, Km 15, São Francisco de Paula (-29,44, -50,58); MCNFZB592 – Tupanciretã (-29,09, -53,85); MCNFZB1020, MCNFZB2680 e MCNFZB2681 – Fazenda Sanga da Porteira, Viamão (-30,10 -50,97); MCNFZBNE333 – Pontal das Desertas, Itapoá, Viamão (-30,10 -50,98); MCNFZB2586 Parque Zoológico, Sapucaia do Sul (-29,80 -51,17); MCNFZB-NE238 e MCNFZB-NE280 – Parque Copesul, Triunfo (-29,94 -

51,71); MCNFZB-NE334 (sem cidade). **Sem localidade:** MBML372; UFMG3116; MNRJ1362; MNRJ2667; MNRJ2669; MNRJ2675; MNRJ2683; MNRJ7660; MNRJ13352; MNRJ34502; MNRJ43942; MNRJ68201; MNRJ68202; MNRJ68203; MNRJ68204; MNRJ-p2; MNR-p5103; MNRJ-p5766; MNRJ-p5679; MZUSP25234; MZUSP25235; MHNCI890; MHNCI3205;

- *Erethizon dorsatum*:

ESTADOS UNIDOS DA AMÉRICA: MN898 e MN sem número – sem localidade.

4.8. Figuras

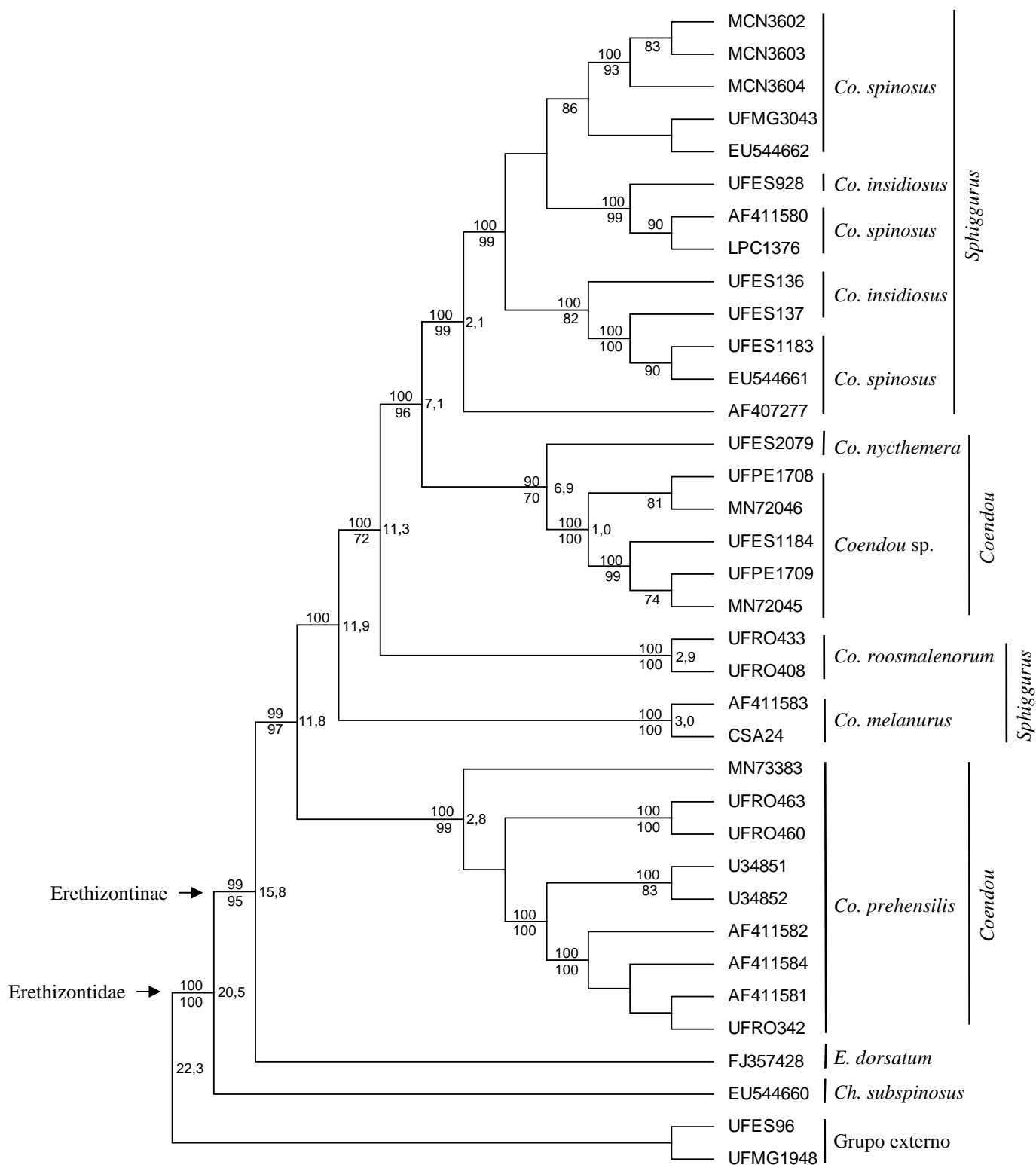


Figura 1. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequências dos genes Cit b e vWF utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Valores acima e abaixo dos ramos representam probabilidades posteriores bayesianas (> 90) e porcentagens de bootstrap (> 70) da máxima verossimilhança, respectivamente. Valores após os ramos representam a porcentagem de divergência genética (K2P) entre os clados.

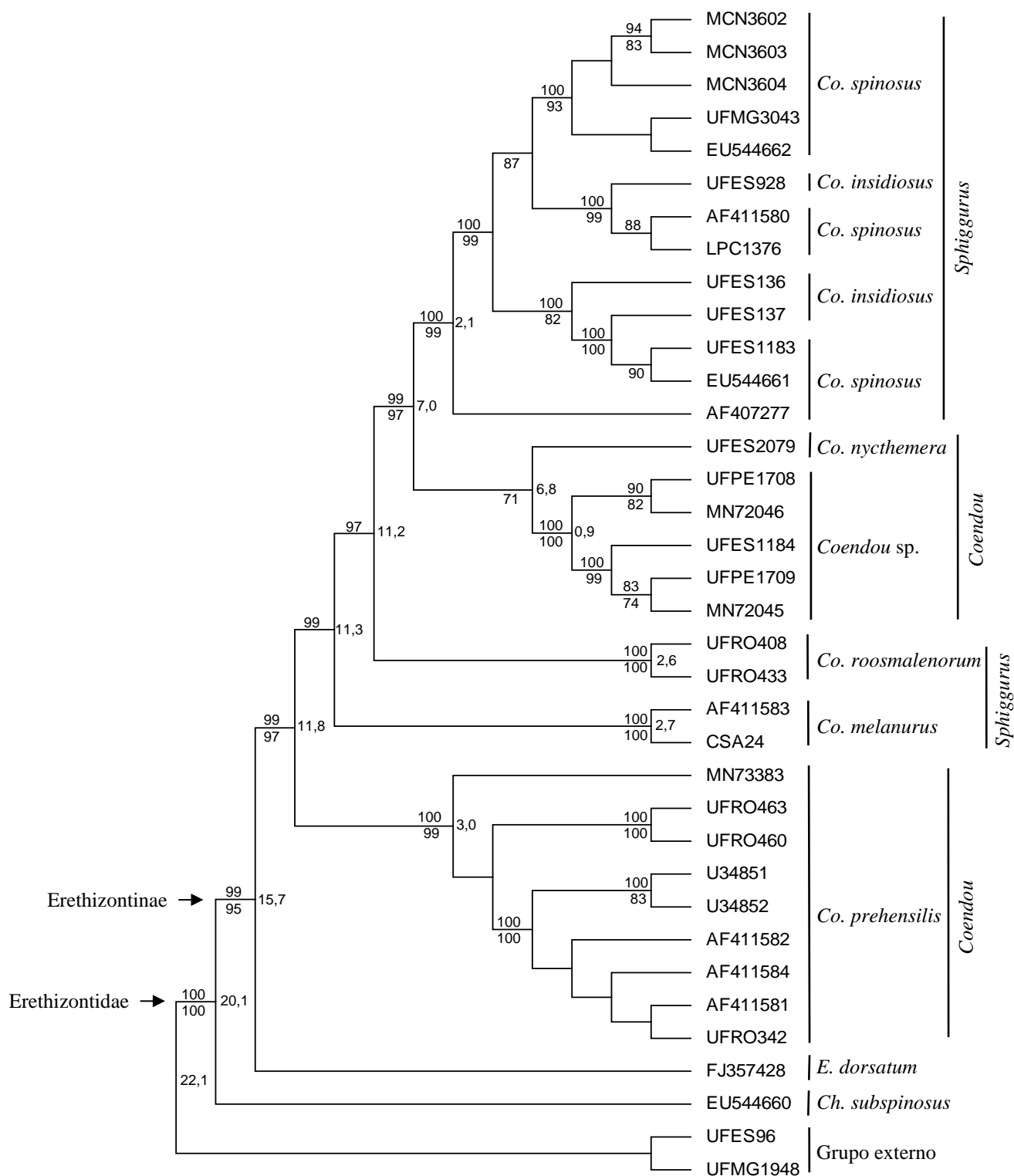


Figura 2. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequência do gene *Cit b* utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Valores acima e abaixo dos ramos representam probabilidades posteriores bayesianas (> 90) e porcentagens de bootstrap (> 70) da máxima verossimilhança, respectivamente. Valores após os ramos representam a porcentagem de divergência genética (K2P) entre os clados.

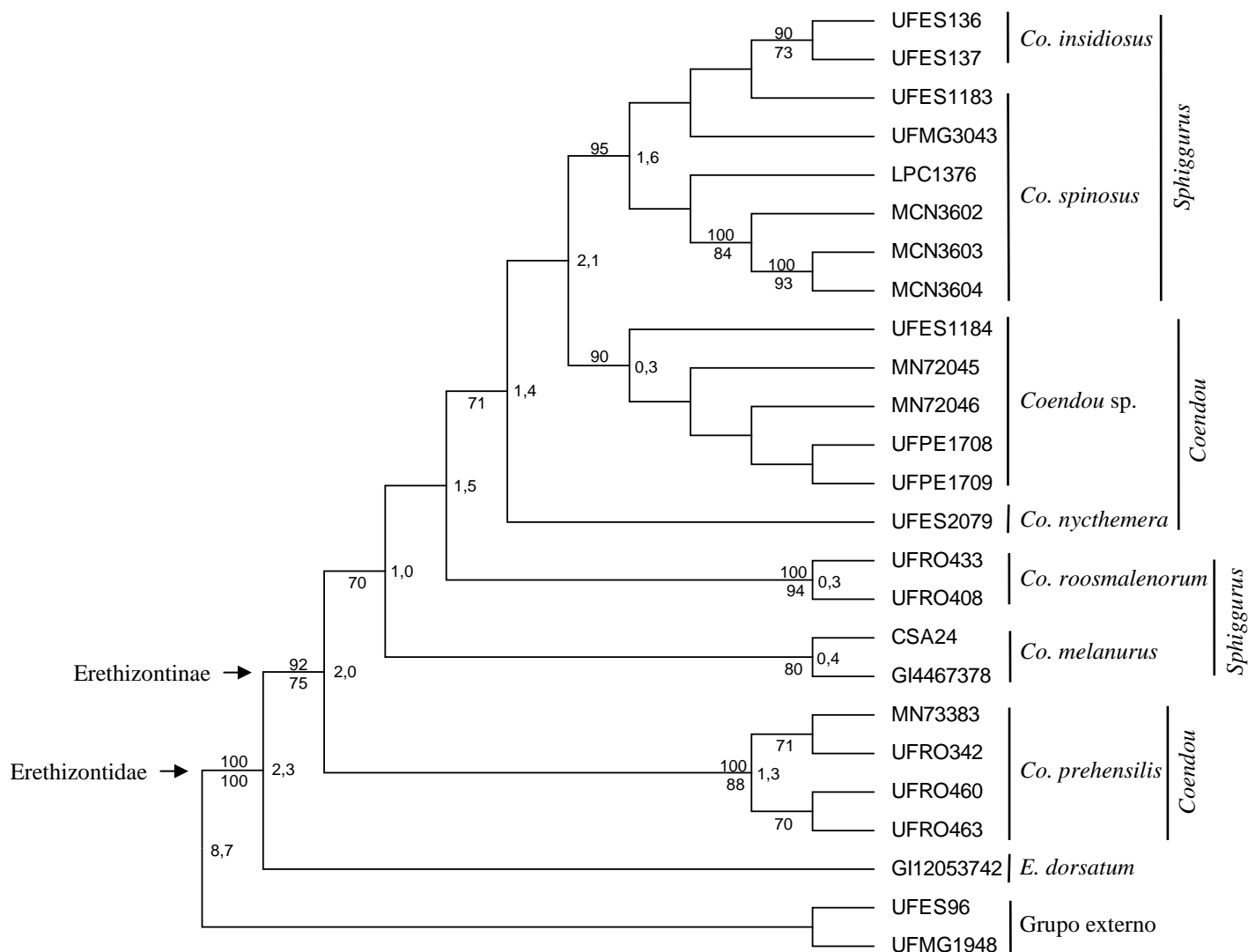


Figura 3. Filogenia de Erethizontidae inferida a partir da matriz com sequência do gene vWF utilizando máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Valores acima e abaixo dos ramos representam probabilidades posteriores bayesianas (> 90) e porcentagens de bootstrap (> 70) da máxima verossimilhança, respectivamente. Valores após os ramos representam a porcentagem de divergência genética (K2P) entre os clados.

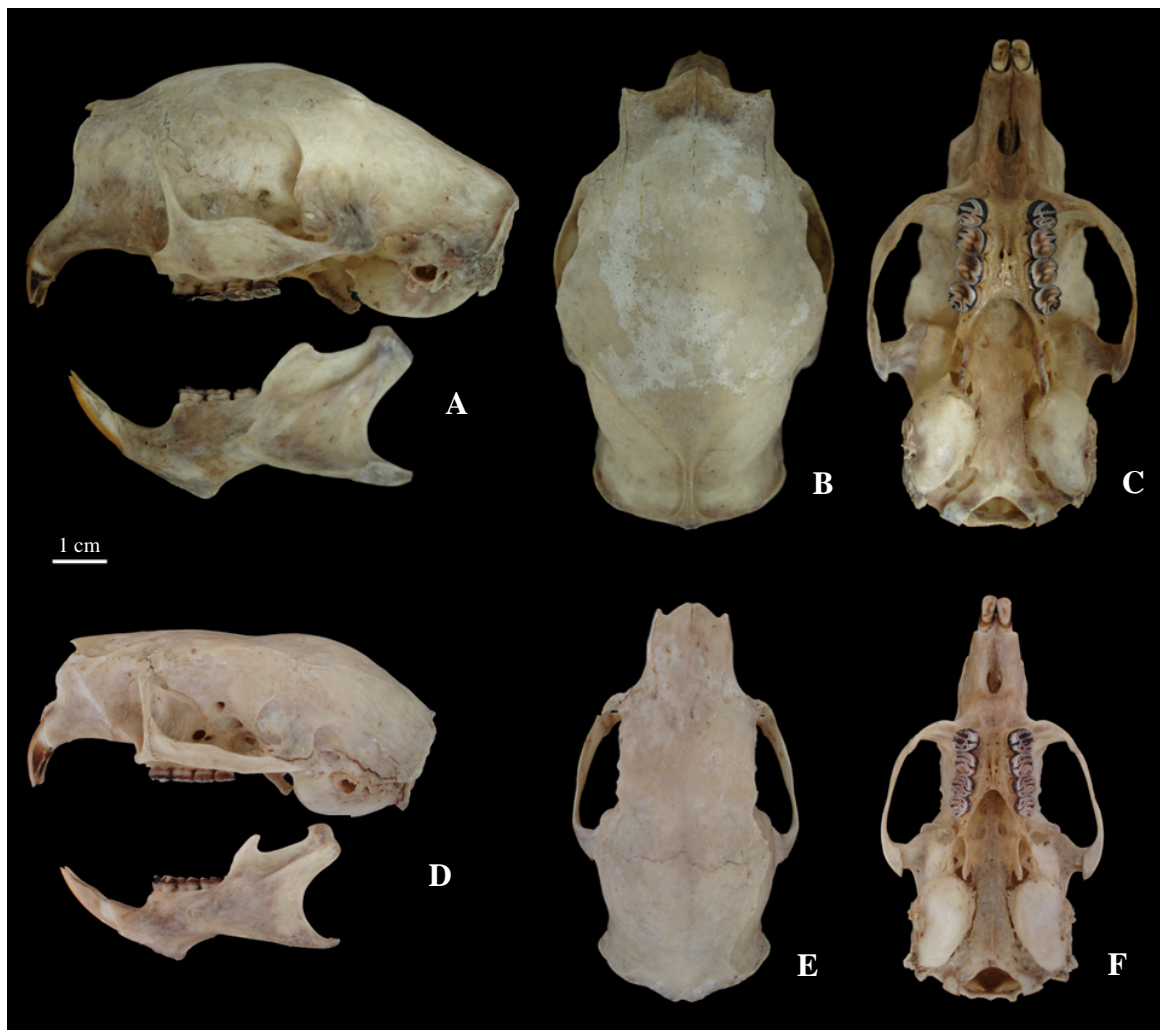


Figura 4. Crânios típicos dos dois clados de *Coendou*. *Coendou prehensilis* (MN73383: A = vista lateral; B = vista dorsal; C = vista ventral) e do clado *Coendou* menores (MN72045: D = vista lateral; E = vista dorsal; F = vista ventral).

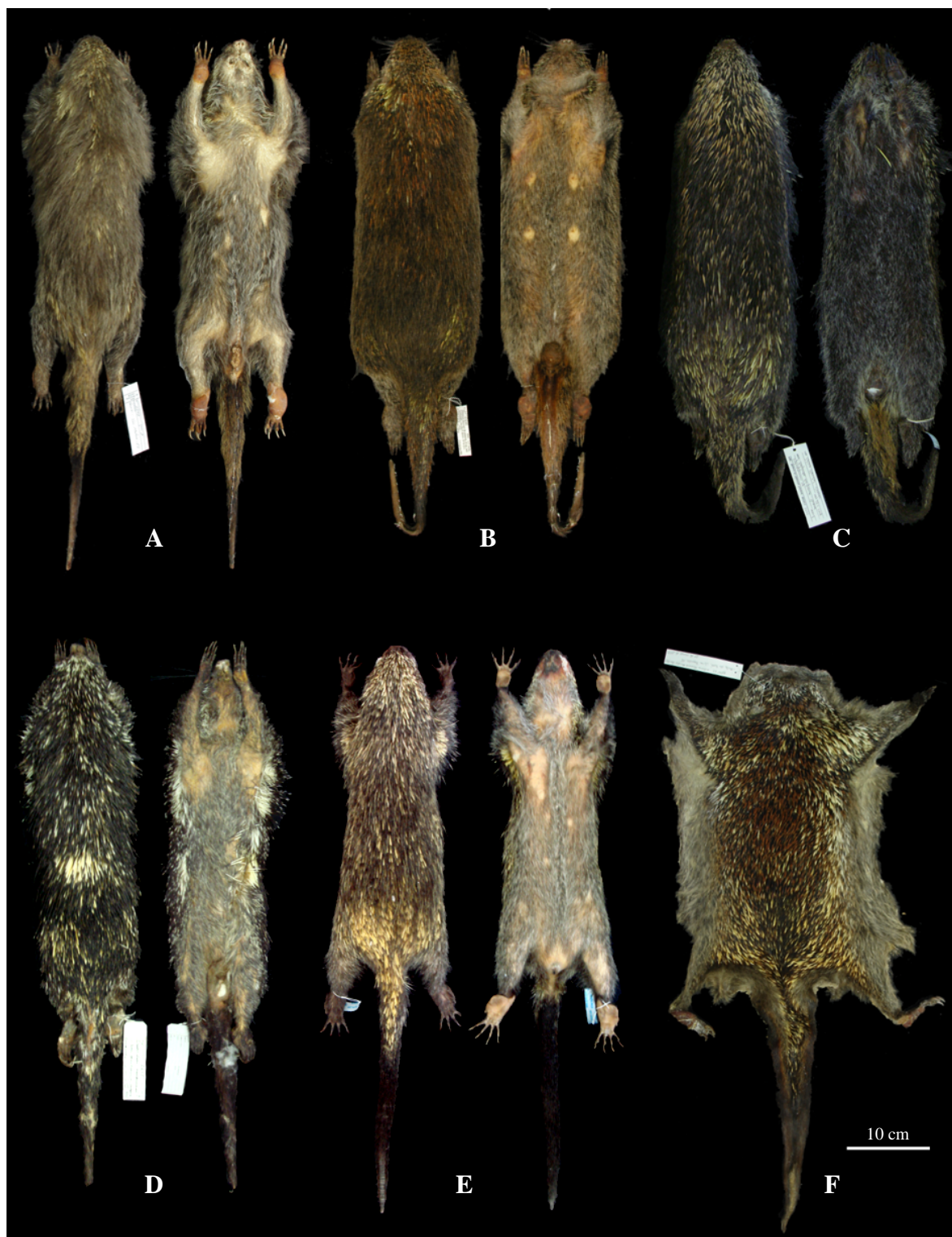


Figura 5. Variação da pelagem nas espécies do clado *Coendou* menores. Variação observada em *Co. insidiosus* (A = MBML2347; B = UFMG3043 C = MHNCI3935) em comparação com os estados de caracteres da pelagem típicos das espécies *Co. nycthemera* (D = MPEG22451), *Co. roosmalenorum* (E = UFRO340) e *Coendou* sp. (F = MN72045). Para cada exemplar, a imagem da esquerda é em vista dorsal e da direita é em vista ventral, com exceção de F, que é uma pele aberta.

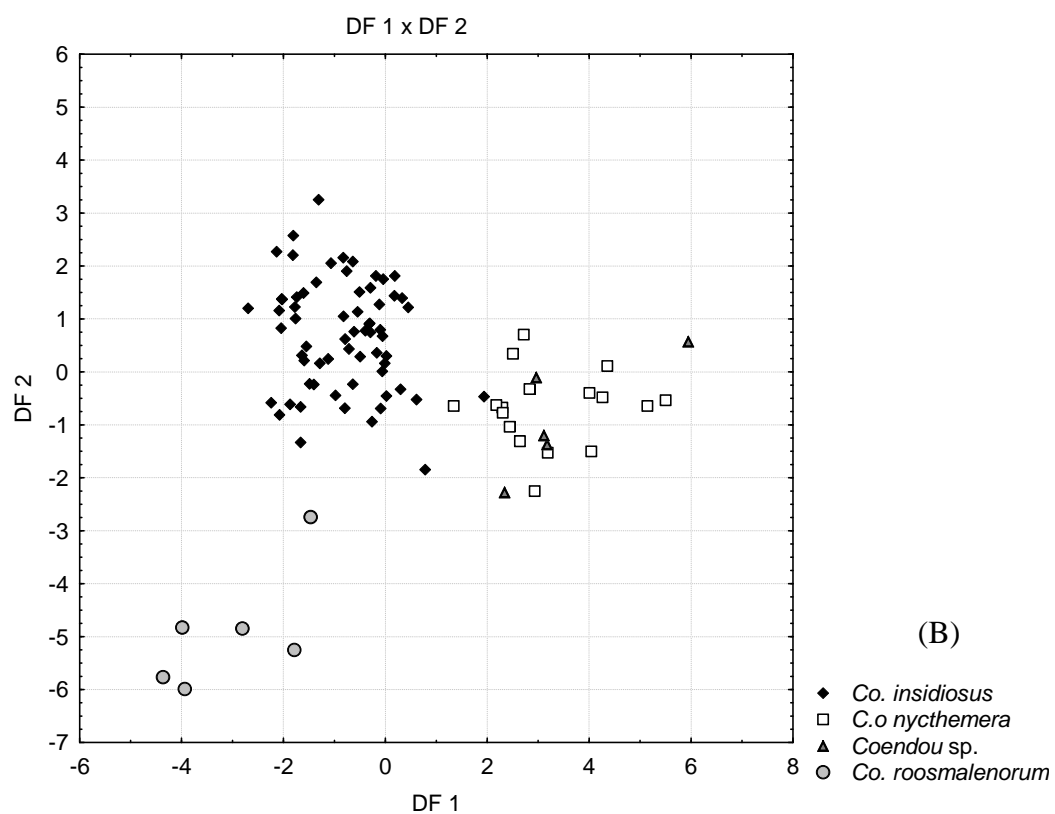
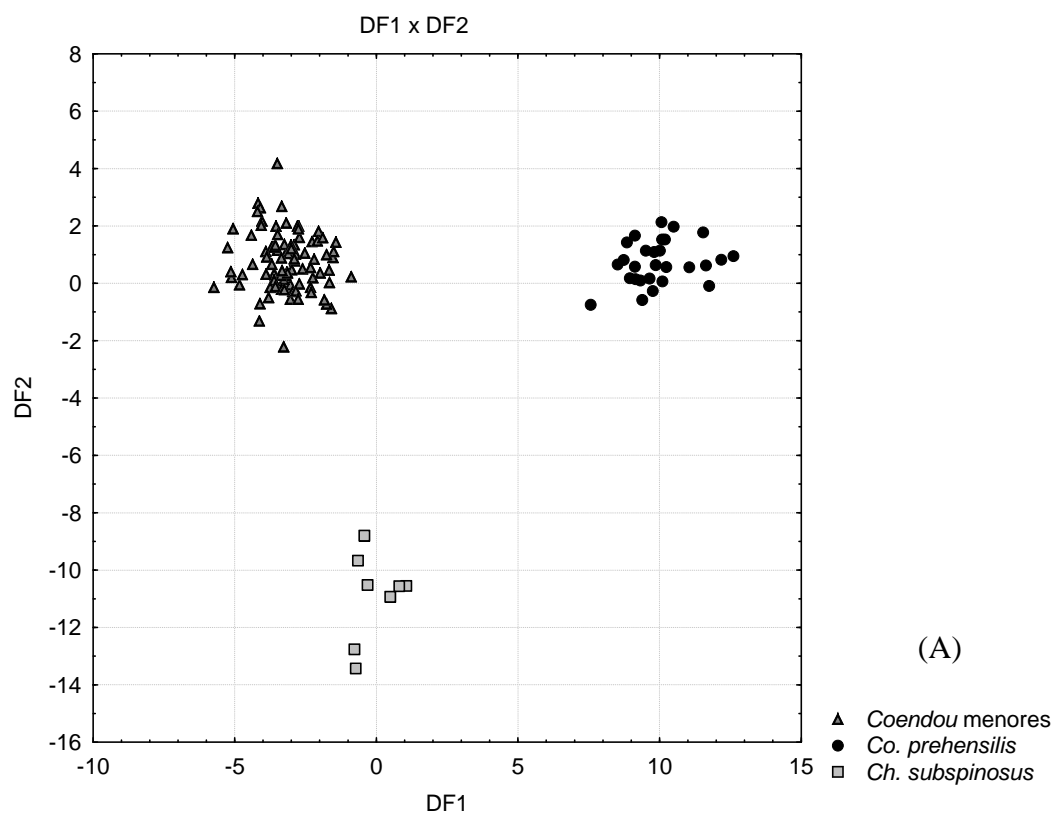
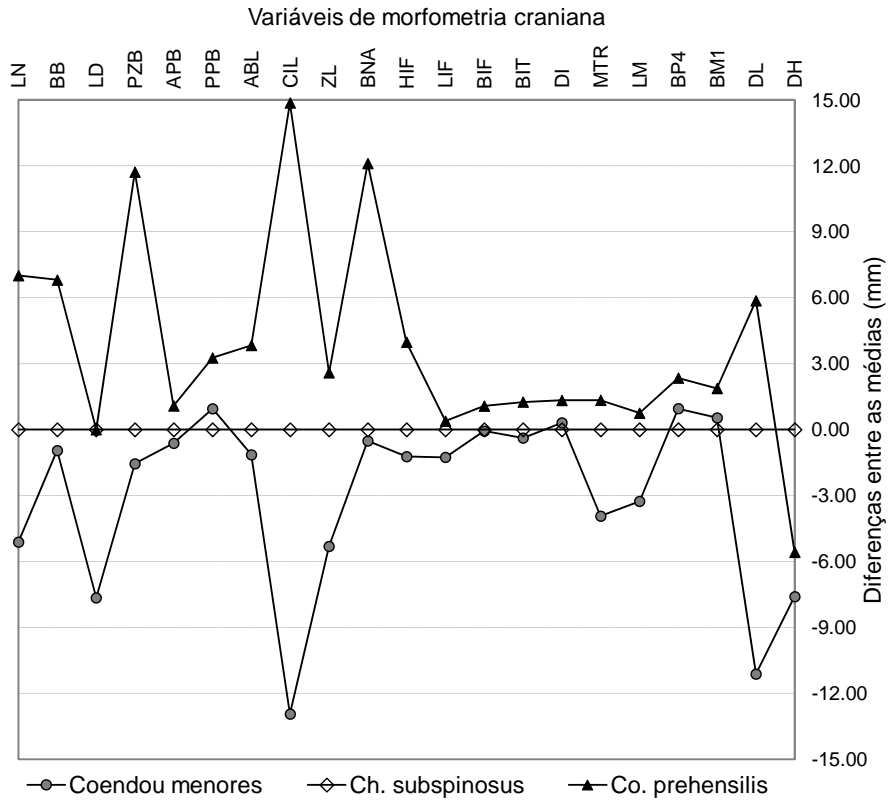
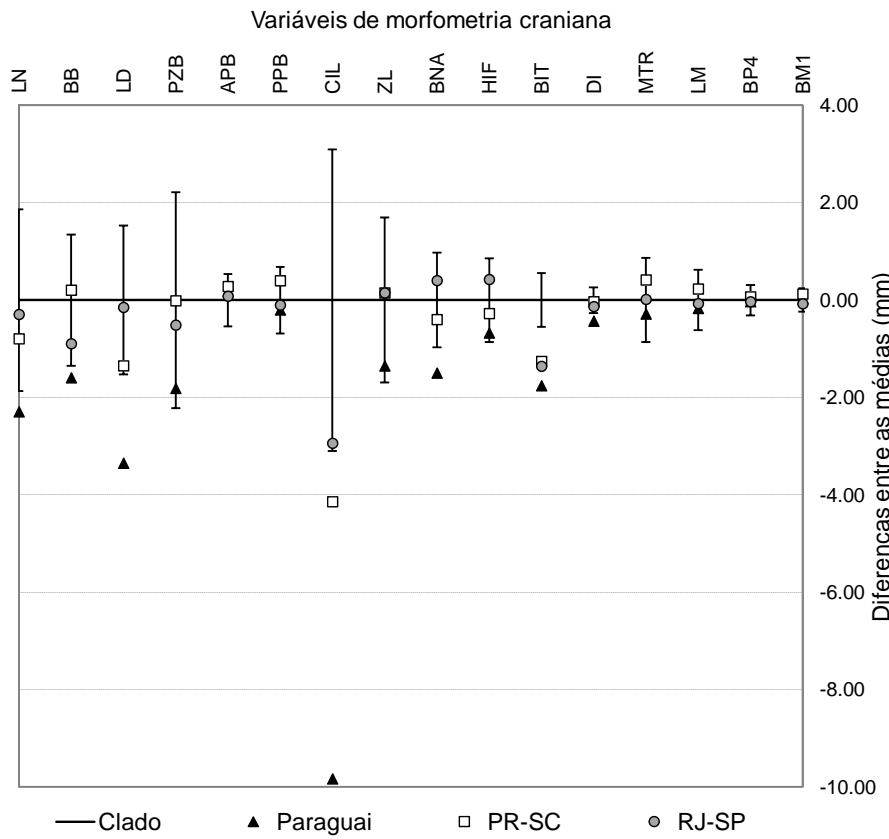


Figura 6. Valores obtidos a partir das Funções Discriminantes 1 (DF 1) e 2 (DF 2) para cada indivíduo de Erethizontidae. A) entre *Ch. subspinosus*, *Co. prehensilis* e as espécies do clado *Coendou* menores; B) entre as espécies do clado *Coendou* menores.



(A)



(B)

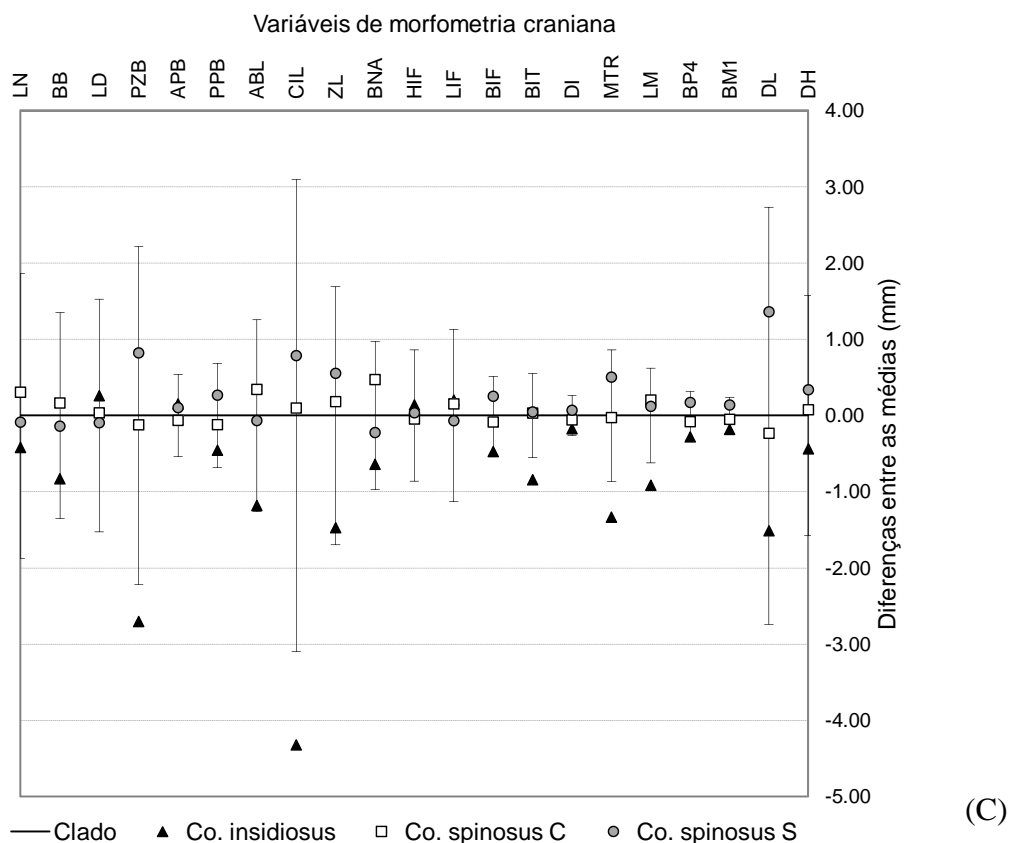


Figura 7. Diferenças entre as médias de morfometria craniana: A) entre *Co. prehensilis* e as espécies do clado *Coendou* menores em relação à *Ch. subspinosus*; B) entre *Co. spinosus* disponíveis em Voss (2011) em relação ao clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* (presente estudo), sendo que os exemplares forma divididos por região geográfica: Paraguai, PR-SC (Brasil: Paraná e Santa Catarina) e RJ-SP (Brasil: Rio de Janeiro e São Paulo); C) entre *Co. insidiosus* e os grupos de *Co. spinosus* (C = Centro e S = Sul) descritos por Caldara & Leite (2012) em relação ao clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus* (presente estudo). Siglas das variáveis seguem a Tabela 2. As barras verticais indicam os desvios padrões da médias do clado *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*.

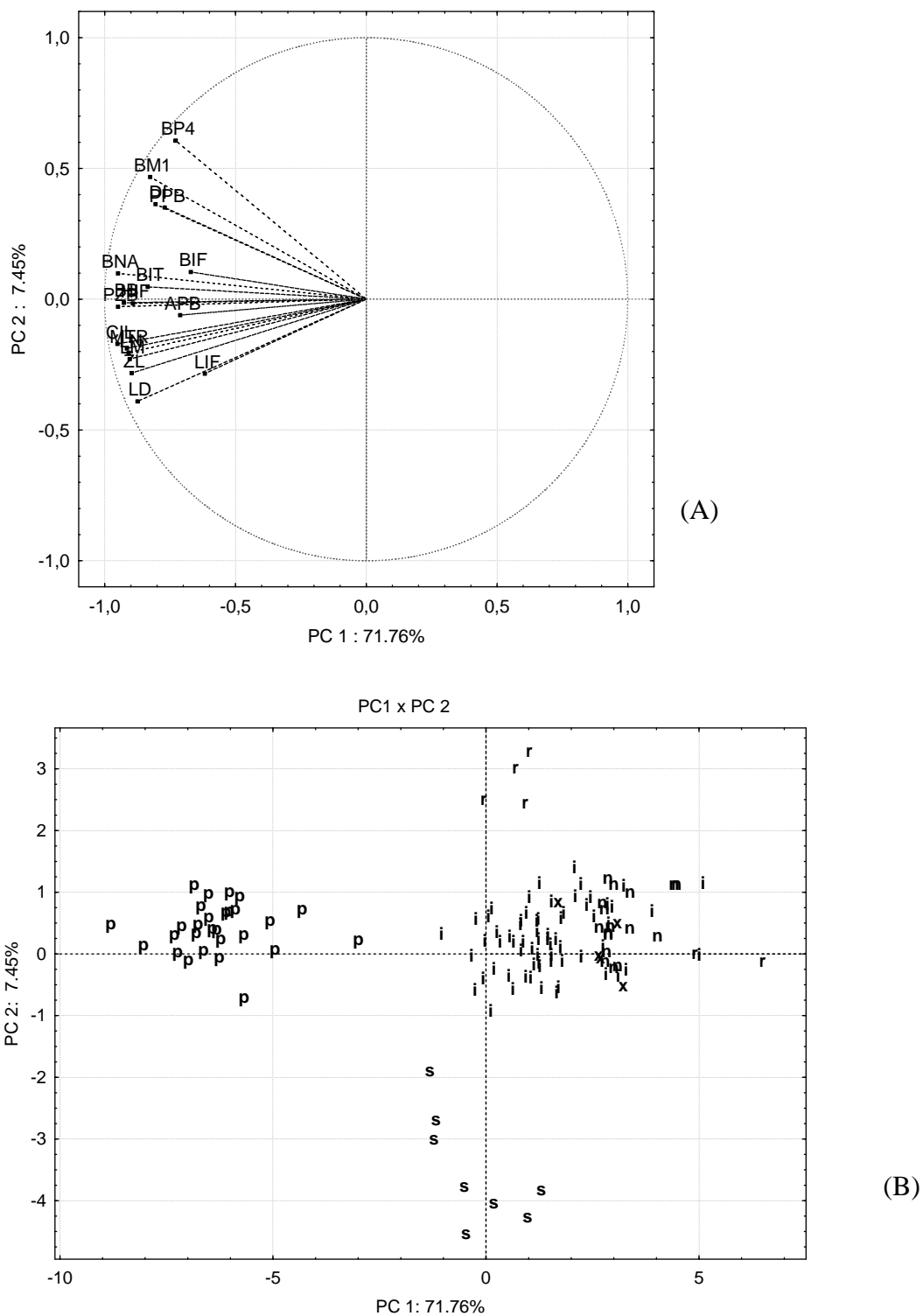


Figura 8. (A) Projeção das variáveis em relação aos dois primeiros componentes principais (PC1 x PC2) para exemplares de Erethizontidae; (B) Dispersão dos autovalores obtidos para o PC1 x PC2 dos exemplares de Erethizontidae. Siglas das variáveis seguem a Tabela 2. s = *Ch. subspinosus*, p = *Co. prehensilis*, r = *Co. roosmalenorum*, n = *Co. nycthemera*, x = *Coendou* sp. e i = *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*.

4.9. Tabelas

Tabela 1. Exemplos de Erethizontidae utilizados nas análises moleculares, incluindo exemplares cujas amostras de tecido foram utilizadas para obtenção de sequências no presente trabalho ou ainda as sequências obtidas diretamente do Genbank (identificadas pelos seus números de acesso, exceto grupos externos).

Espécime	Espécie	Genes	Localidade	Origem
MN73383	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
UFRO342	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b + vWF	Porto Velho, RO	presente trabalho
UFRO460	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b + vWF	Porto Velho, RO	presente trabalho
UFRO463	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b + vWF	Porto Velho, RO	presente trabalho
UFRO408	<i>Co. roosmalenorum</i>	Cit b + vWF	Porto Velho, RO	presente trabalho
UFRO433	<i>Co. roosmalenorum</i>	Cit b + vWF	Porto Velho, RO	presente trabalho
UFES2079	<i>Co. nycthemera</i>	Cit b + vWF	Estreito, TO	presente trabalho
UFPE1708	<i>Coendou</i> sp.	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
UFPE1709	<i>Coendou</i> sp.	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
MN72046	<i>Coendou</i> sp.	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
MN72045	<i>Coendou</i> sp.	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
UFES1184	<i>Coendou</i> sp.	Cit b + vWF	Sirinhaém, PE	presente trabalho
CSA24	<i>Co. melanurus</i>	Cit b + vWF	Rio Curiaú, AP	presente trabalho
UFES136	<i>Co. insidiosus</i>	Cit b + vWF	Nova Viçosa, BA	presente trabalho
UFES137	<i>Co. insidiosus</i>	Cit b + vWF	Caravelas, BA	presente trabalho
UFES928	<i>Co. insidiosus</i>	Cit b	Santa Teresa, ES	presente trabalho
UFES1183	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	Vila Velha, ES	presente trabalho
LPC1376	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	São José do Calçado, ES	presente trabalho
UFMG3043	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	Ipanema, SP	presente trabalho
MCN3602	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	Triunfo, RS	presente trabalho
MCN3603	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	Triunfo, RS	presente trabalho
MCN360	<i>Co. spinosus</i>	Cit b + vWF	Viamão, RS	presente trabalho
AF411581	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b	UHE Manso, MT	Genbank
AF411582	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b	UHE Manso, MT	Genbank
AF411584	<i>Co. prehensilis</i>	Cit b	UHE Manso, MT	Genbank
U34851	<i>Co. prehensilis</i> ¹	Cit b	Fazenda Santa Fé, AC	Genbank
U34852	<i>Co. prehensilis</i> ¹	Cit b	Rio Juruá, AM	Genbank
AF411583	<i>Co. melanurus</i>	Cit b	São João de Baliza, RR	Genbank
AF407277	<i>Co. spinosus</i>	Cit b	Rio das Ostras, RJ	Genbank
AF411580	<i>Co. spinosus</i>	Cit b	Sumidouro, RJ	Genbank
EU544661	<i>Co. spinosus</i>	Cit b	UHE Rosal, ES	Genbank
EU544662	<i>Co. spinosus</i>	Cit b	Biritiba Mirim, SP	Genbank
FJ357428	<i>Er. dorsatum</i>	Cit b	USA	Genbank
EU544660	<i>Ch. subspinosus</i>	Cit b	Salvador, BA	Genbank
GI4467378	<i>Co. melanurus</i>	vWF	Kourou, Guiana Francesa	Genbank
GI12053742	<i>Er. dorsatum</i>	vWF	USA	Genbank
UFES96	<i>Ph. pattoni</i>	Cit b + vWF	Ilha Salina, BA	Genbank
UFMG1948	<i>Eu. spinosus</i>	Cit b + vWF	Catas Altas, MG	Genbank

1. Exemplos identificados erroneamente como *Co. bicolor* em Bonvicino *et al.* (2002) (veja Voss, 2011).

Tabela 2. Descrição das medidas cranianas obtidas nos exemplares de Erethizontidae.

Sigla	Nome	Descrição
ABL	Comprimento da bula auditiva	Distância da sutura da bula auditiva com o basioccipital até a extremidade do processo da bula auditiva
APB	Largura palatal anterior	Medida entre os coroas dos primeiros molares superiores
BB	Largura da caixa craniana	Maior largura da caixa craniana, sobre a raiz do esquamosal no arco zigomático
BIF	Largura do forame incisivo	Largura interna entre os forames incisivos
BIT	Largura das extremidades dos incisivos	Medida entre as extremidades externas de ambos incisivos
BM1	Largura do primeiro molar	Maior largura da coroa do primeiro molar superior
BNA	Largura da abertura nasal	Maior dimensão transversal do orifício nasal, medida sempre próxima à sutura naso-pré-maxilar
BP4	Largura do quarto pré-molar	Maior largura da coroa do pré-molar superior permanente
CIL	Comprimento côndilo-incisivo	Medida desde a superfície articular do côndilo occipital até a maior curvatura do incisivo superior
DH	Altura do dentário	Distância entre as extremidades dos processos angular e condilóide
DI	Profundidade do incisivo	Distância entre a maior e a menor curvatura do incisivo superior
DL	Comprimento do dentário	Distância entre a extremidade do processo angular até a margem posterior do alvéolo dos incisivos
HIF	Tamanho do forame infraorbital	Medida como maior diâmetro interno, realizada com ângulo entre 30° a 40° do plano sagital
LD	Comprimento do diastema	Medida da base de um dos incisivos até a margem alveolar da coroa do quarto pré-molar
LIF	Comprimento do forame incisivo	Comprimento interno do forame incisivo
LM	Comprimento dos molares	Maior medida entre as coroas da série molar superior
LN	Comprimento do osso nasal	Distância da extremidade anterior até a margem posterior do osso nasal
MTR	Comprimento da série maxilar	Maior medida desde a coroa do quarto pré-molar até a do terceiro molar
PPB	Largura palatal posterior	Medida entre as coroas dos terceiros molares superiores
PZB	Largura zigomática posterior	Maior largura do arco zigomático
ZL	Comprimento zigomático	Medida da margem posterior do forame intraorbital até a curvatura postero-lateral do arco zigomático

Tabela 3. Caracteres morfológicos variáveis em Erethizontidae. Co.insid = *Co. insidiosus* + *Co. spinosus*; Co.spinu = *Co. spinosus*; Co.nycth = *Co. Nycthemera*; Co.sp = *Coendou* sp.; Co.prehen = *Co. prehensilis*; Co.ichill = *Co. ichillus*; Er.dorsa = *Er. dorsatum*; Ch.subsp = *Ch. subspinosus*; Co.roosm = *Co. roosmalenorum*. C = cabeças; O = ombros; M = mesodorso; A = amarelo; P = preto; T = terceira cor dos espinhos tricolores.

Caracteres	Co.insid	Co.nycth	Co.sp	Co.roosm	Co.prehen	Er.dorsa	Ch.subsp
Presença de espinhos ondulados	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente
Presença de pelos recobrimdo espinhos	Presente ou parcial	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Cor da base dos pelos sobre o dorso	Bege ou Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-claro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Não se aplica
Cor das pontas dos pelos dorsais	Bege, Amarelo, Laranja ou Castanho-escuro	Castanho-claro	Laranja	Amarelo	Castanho-claro	Castanho-claro	Não se aplica
Presença de espinhos tricolores	Ausente ou Presente	Presente	Presente	Ausente	Presente	Presente	Ausente
Posição dos espinhos tricolores	C-O-M ou Todo dorso	C-O-M	Todo o dorso	Não se aplica	Todo o dorso	Todo o dorso	Não se aplica
Tamanho das faixas de cores dos espinhos	A>P, A>P=T ou A=P>T	A=P>T	A=P>T	A>P	A=P>T ou A<P>T	A>P=T	Não se aplica
Cor da ponta dos espinhos	Preto, Amarelo ou Laranja	Amarelo	Laranja	Preto	Branco	Amarelo	Preto
Presença de cerdas-espinhosas	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
Cor da base das vibrissas	Castanho-claro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro
Cor da ponta das vibrissas	Castanho-claro ou Uniforme	Castanho-claro	Castanho-claro	Castanho-claro	Uniforme	Uniforme	Uniforme
Cor da base dos pelos ventrais	Castanho-claro ou Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-claro	Castanho-escuro	Castanho-escuro	Castanho-escuro
Cor das pontas dos pelos ventrais	Beges ou Amarelos	Beges	Beges	Beges	Beges	Beges	Beges
Tipo de pelagem ventral	Pelos	Pelos	Pelos	Pelos	Espículas	Pelos	Pelos

(Continua)

Tabela 3. Caracteres morfológicos variáveis em Erethizontidae (continuação).

Caracteres	Co.insid	Co.nycth	Co.sp	Co.roosm	Co.prehen	E.dorsa	Ch.subsp
Cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda	Uniforme, Amarelo ou Laranja	Amarela	Laranja	Bege	Bege ou uniforme	Uniforme	Uniforme
Proporção das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda	2:1 ou 3:1	3:1	2:1	3:1	3:1	Não se aplica	Não se aplica
Comprimento da extremidade anterior do nasal em relação à extremidade do premaxilar	Curto ou Longo	Longo	Longo	Longo	Longo	Curto	Longo
Formato da sutura naso/frontal	V ou U	V ou U	U	U	U ou W	W	W
Presença do espinho "lacrimal"	Ausente ou Presente	Ausente ou Presente	Ausente	Ausente	Ausente ou Presente	Ausente	Ausente
Presença do espinho "parietal"	Ausente ou presente	Ausente ou Presente	Presente	Presente	Ausente ou presente	Presente	Presente
Ângulo da arco zigomático (vista dorsal)	Pouco ou Muito arqueado	Pouco ou Muito arqueado	Pouco arqueado	Pouco arqueado	Muito arqueado	Pouco arqueado	Pouco arqueado
Ângulo da arco zigomático (vista lateral)	Diagonal ou Horizontal	Horizontal	Horizontal	Diagonal	Horizontal	Horizontal	Horizontal
Formato da fossa incisiva	Oval ou Fusiforme	Fusiforme	Fusiforme	Oval	Oval	Fusiforme	Fusiforme
Largura da crista maxilar em relação ao palatino	Igual ou Maior	Igual	Igual	Igual	Igual ou Maior	Igual	Igual
Formato da margem anterior da fossa mesopterigoide	U, V ou \surd	U ou \surd	U	U	U	U	V
Posição da margem anterior da fossa mesopterigoide	M2 ou M2-M3	M2-M3	M2	M2-M3	M2-M3 ou M3	M2-M3	M2-M3
Tamanho da fossa esfenopalatina	Discreta ou Evidente	Discreta ou Evidente	Evidente	Evidente	Discreta ou Evidente	Discreta	Discreta
Formato do forame infraorbital	Oval ou Triangular	Oval ou Triangular	Oval	Oval	Triangular	Triangular	Triangular
Tamanho do processo gnático	Curto ou Longo	Curto	Longo	Longo	Longo	Longo	Longo
Posição da sutura lácrimo/frontal em relação ao forame etmoidal	Quase fundida ou Próxima	Quase Fundida ou Próxima	Próxima	Próxima	Quase fundida ou Próxima	Próxima	Quase fundida
Formato da depressão côndilo occipital/processo paraoccipital	U ou V	U	U	U	U	U	U
Largura do basioccipital	Estreito ou Largo	Estreito	Estreito	Estreito	Largo	Estreito	Estreito

(continua)

Tabela 4. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas médias das variáveis de morfometria externa e craniana entre *Co. prehensilis*, *Ch. subspinosus* e o clado *Coendou* menores (as siglas seguem a Tabela 2). ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$ e ns = não significativa . n = tamanho da amostra e d.p. = desvio padrão das médias.

Variáveis / Razões	<i>Co. prehensilis</i>					<i>Ch. subspinosus</i>					Clado <i>Coendou</i> menores					p-valor
	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	N	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	
LN	34.56	28.07	42.59	4.12	42	26.90	24.74	28.95	1.35	10	22.16	16.96	26.82	2.04	121	**
BB	39.89	35.29	45.15	1.83	45	33.22	30.22	35.75	1.96	10	32.27	28.79	36.94	1.52	124	**
LD	25.82	20.01	29.85	2.10	45	26.15	23.70	28.73	1.44	10	18.28	13.66	22.47	1.49	129	**
PZB	56.30	49.78	61.80	2.68	41	44.79	41.25	48.09	2.01	10	43.23	35.47	48.55	2.63	113	**
APB	6.21	2.92	8.47	1.08	44	5.20	4.43	6.16	0.61	10	4.79	2.84	18.69	1.44	125	**
PPB	9.49	8.01	11.21	0.88	43	6.29	4.39	7.56	1.12	9	7.26	3.79	9.06	0.85	121	**
ABL	24.41	20.98	28.91	1.61	45	20.50	18.59	22.95	1.58	10	19.30	6.20	22.36	1.73	127	**
CIL	99.79	85.61	112.29	5.58	45	85.32	81.12	91.99	3.02	10	72.28	59.40	79.16	3.28	125	**
ZL	36.06	26.82	40.28	2.55	45	33.23	30.47	36.73	2.05	10	28.07	22.82	32.96	1.91	124	**
BNA	23.70	17.84	28.01	1.97	44	11.63	10.46	13.39	0.94	10	11.16	9.23	13.37	0.95	123	**
HIF	14.49	9.53	17.90	1.69	45	10.72	8.70	12.27	0.97	10	9.29	6.32	11.99	0.93	127	**
LIF	7.19	5.11	11.71	1.35	42	6.75	5.44	8.72	0.95	10	5.40	2.52	8.28	1.12	124	**
BIF	4.39	2.79	6.10	0.81	42	3.34	2.58	4.03	0.50	10	3.30	1.63	5.26	0.66	124	**
BIT	7.74	6.42	8.99	0.58	39	6.54	6.02	6.97	0.32	9	6.08	3.90	7.40	0.59	126	**
DI	4.64	3.98	5.89	0.37	44	3.25	2.84	4.97	0.63	10	3.57	2.50	4.76	0.35	126	**
MTR	21.03	18.75	22.45	0.88	42	19.52	18.60	20.67	0.68	9	15.65	13.40	17.68	0.88	125	**
LM	15.57	13.98	16.85	0.70	41	14.72	14.19	15.49	0.51	9	11.49	9.50	13.43	0.67	125	**
BP4	6.02	4.86	6.90	0.46	43	3.60	3.12	5.12	0.62	10	4.56	3.81	5.79	0.36	128	**
BM1	5.69	4.43	6.54	0.39	43	3.78	3.51	4.29	0.25	10	4.29	3.72	5.47	0.31	125	**
DL	58.28	48.88	65.67	3.49	43	52.54	49.03	57.78	2.90	10	41.38	33.18	49.96	3.01	123	**
DH	29.37	24.27	34.23	2.18	43	23.81	22.73	27.30	1.40	10	21.77	16.62	25.86	1.69	122	**
TOL	995.42	770.00	1124.00	87.71	24	–	–	–	–	–	614.38	487.00	726.00	56.20	58	**
TAL	513.00	390.00	600.00	57.47	24	–	–	–	–	–	273.60	200.00	340.00	33.66	58	**
HFL	93.13	70.00	110.00	11.13	24	–	–	–	–	–	62.72	42.00	85.00	9.22	57	**
EAR	21.82	10.00	30.00	5.73	22	–	–	–	–	–	18.96	10.00	30.00	5.10	53	**
W	3754.71	2330.00	5570.00	916.95	17	–	–	–	–	–	1372.83	700.00	2140.00	381.21	47	**

(continua)

Tabela 4. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas médias das variáveis de morfometria externa e craniana entre *Co. prehensilis*, *Ch. subspinosus* e o clado *Coendou* menores (continuação).

Variáveis / Razões	<i>Co. prehensilis</i>					<i>Ch. subspinosus</i>					Clado <i>Coendou</i> menores					p-valor
	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	
TAL/TOL	0.52	0.46	0.66	0.04	24	–	–	–	–	–	0.64	0.37	1.12	0.12	58	**
W/TOL	3.77	2.14	5.41	0.94	17	–	–	–	–	–	2.21	0.58	3.16	0.58	47	**
LN/CIL	0.35	0.27	0.43	0.04	42	0.32	0.30	0.34	0.01	10	0.31	0.25	0.37	0.02	119	**
LD/CIL	0.26	0.21	0.28	0.01	45	0.31	0.29	0.33	0.01	10	0.25	0.21	0.29	0.01	124	**
ABL/CIL	0.25	0.21	0.29	0.02	45	0.24	0.22	0.26	0.01	10	0.26	0.00	0.31	0.03	123	**
ZL/CIL	0.36	0.27	0.40	0.02	45	0.39	0.38	0.42	0.01	10	0.39	0.33	0.43	0.02	123	**
MTR/CIL	0.21	0.19	0.24	0.01	42	0.23	0.22	0.24	0.01	9	0.22	0.19	0.25	0.01	118	**
LM/CIL	0.16	0.14	0.19	0.01	41	0.17	0.16	0.18	0.01	9	0.16	0.14	0.19	0.01	118	**
DL/CIL	0.58	0.55	0.65	0.02	43	0.62	0.57	0.65	0.02	10	0.57	0.46	0.67	0.03	116	**
BB/PZB	0.71	0.66	0.80	0.03	41	0.74	0.64	0.80	0.05	10	0.75	0.68	0.87	0.03	113	*
BNA/PZB	0.42	0.35	0.49	0.03	40	0.26	0.22	0.30	0.02	10	0.26	0.21	0.34	0.02	110	**
BIT/PZB	0.14	0.12	0.16	0.01	35	0.15	0.13	0.15	0.01	9	0.14	0.11	0.17	0.01	110	ns
PPB/APB	1.58	1.13	3.05	0.33	43	1.21	0.71	1.70	0.27	9	1.55	0.00	2.53	0.28	122	**
BIF/LIF	1.67	1.03	2.45	0.32	42	2.05	1.54	2.47	0.31	10	1.67	1.04	2.99	0.39	124	ns
PZB/CIL	0.52	0.00	0.61	0.16	45	0.52	0.51	0.55	0.01	10	0.54	0.00	0.66	0.19	125	**

Tabela 5. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas variáveis de morfometria externa e craniana entre as espécies do clado *Coendou* menores (as siglas seguem a Tabela 2). ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$ e ns = não significativa. n = tamanho da amostra e dp = desvio padrão das médias.

Variáveis / Razões	<i>Co. insidiosus + Co. spinosus</i>					<i>Coendou</i> sp.					<i>Co. nycthemera</i>					<i>Co. roosmalenorum</i>					p-valor
	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	
LN	22.79	17.53	26.82	1.87	83	22.24	21.38	23.21	0.72	5	20.80	17.67	23.56	1.50	27	19.75	16.96	23.04	2.42	5	**
BB	32.79	29.74	36.94	1.35	84	32.46	31.54	34.40	1.18	5	31.11	28.79	33.44	1.15	28	30.65	29.00	31.96	1.32	6	**
LD	18.55	14.40	22.47	1.53	89	18.82	17.22	19.36	0.91	5	17.46	13.66	19.53	1.18	28	17.69	16.00	18.93	1.25	6	ns
PZB	44.31	35.47	48.55	2.22	78	42.31	41.07	44.22	1.25	5	41.10	37.33	44.24	1.42	23	38.91	36.90	39.94	1.04	6	**
APB	4.92	3.18	6.22	0.54	87	3.99	3.17	4.49	0.54	5	4.45	2.84	18.69	2.95	26	5.37	4.94	5.66	0.28	6	**
PPB	7.50	5.80	8.79	0.69	86	6.98	6.73	7.39	0.27	5	6.33	3.79	7.63	0.75	23	7.89	6.60	9.06	0.86	6	**
ABL	19.07	16.34	22.36	1.26	89	19.77	19.41	20.63	0.50	5	19.88	6.20	21.48	2.84	28	20.06	19.84	20.27	0.23	4	**
CIL	72.74	65.43	79.16	3.10	85	73.11	69.09	76.63	2.74	5	71.83	62.14	75.97	2.72	28	67.18	59.40	72.46	4.75	6	ns
ZL	28.85	22.82	32.96	1.69	85	27.31	26.30	28.03	0.65	5	26.32	24.90	28.75	1.04	27	25.97	24.71	27.83	1.35	6	**
BNA	11.20	9.23	13.37	0.97	83	11.57	11.17	11.90	0.30	5	10.97	9.69	13.29	0.79	28	11.39	9.30	13.33	1.54	6	ns
HIF	9.17	6.78	10.97	0.86	87	10.99	10.19	11.99	0.70	5	9.30	6.32	10.52	0.90	28	9.51	8.50	11.35	1.06	6	**
LIF	5.67	3.25	8.28	1.13	84	4.51	3.90	4.95	0.41	5	4.87	2.52	6.40	0.93	28	5.04	3.90	5.58	0.63	6	*
BIF	3.53	2.53	5.26	0.52	84	2.36	1.81	2.74	0.35	5	2.70	1.63	3.96	0.43	28	3.82	2.40	5.04	1.02	6	**
BIT	6.16	4.91	7.40	0.55	88	5.86	5.61	6.04	0.17	5	5.96	5.06	7.05	0.52	26	5.82	3.90	6.75	1.21	6	ns
DI	3.63	2.99	4.39	0.26	87	3.46	3.20	3.85	0.27	5	3.33	2.82	3.78	0.21	27	3.95	2.50	4.76	0.98	6	**
MTR	15.88	13.55	17.68	0.86	89	15.11	14.64	16.07	0.57	5	15.16	14.25	16.37	0.50	24	14.85	13.40	16.07	1.15	6	**
LM	11.67	9.77	13.43	0.62	89	11.09	10.78	11.82	0.42	5	11.03	10.41	11.73	0.39	24	11.12	9.50	12.29	1.13	6	**
BP4	4.53	3.83	5.16	0.31	90	4.42	4.05	4.75	0.25	5	4.58	3.81	5.26	0.30	26	5.05	4.00	5.79	0.82	6	**
BMI	4.27	3.72	4.86	0.24	87	4.14	3.94	4.45	0.22	5	4.27	3.75	4.83	0.24	26	4.82	3.80	5.47	0.80	6	**
DL	42.32	33.48	49.96	2.74	87	41.37	40.02	43.05	1.46	5	38.93	33.79	41.98	2.23	26	38.98	37.21	40.11	1.24	4	**
DH	22.27	16.91	25.86	1.58	86	21.09	20.62	21.76	0.46	5	20.52	16.62	23.08	1.44	26	20.72	18.61	22.34	1.55	4	**
TOL	615.10	487.00	693.00	55.19	40	677.50	650.00	726.00	34.96	4	628.88	600.00	661.00	25.91	8	533.80	490.00	551.00	26.33	5	**
TAL	268.20	200.00	332.00	31.60	40	307.50	286.00	320.00	14.91	4	305.00	275.00	340.00	19.09	8	245.20	200.00	280.00	31.36	5	**
HFL	65.79	49.00	85.00	8.70	39	57.00	56.00	58.00	1.15	4	58.63	45.00	67.00	7.80	8	51.40	42.00	55.00	5.41	5	**
EAR	18.92	11.00	30.00	4.97	38	18.25	17.00	20.00	1.26	4	15.83	10.00	24.00	6.21	6	23.75	19.00	28.00	4.92	4	ns
W	1513.48	820.00	2140.00	339.68	31	1437.50	1050.00	1650.00	271.95	4	1086.43	880.00	1600.00	251.77	7	887.50	800.00	1000.00	85.39	4	**

(continua)

Tabela 5. Estatística descritiva básica e significância das diferenças nas variáveis de morfometria externa e craniana entre as espécies do clado *Coendou* menores (continuação).

Variáveis / Razões	<i>Co. insidiosus + Co. spinosus</i>					<i>Coendou</i> sp.					<i>Co. nycthemera</i>					<i>Co. roosmalenorum</i>					p-valor
	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	Médias	Mínimo	Máximo	d.p.	n	
TAL/TOL	0.65	0.37	0.95	0.10	40	0.61	0.52	0.77	0.11	4	0.53	0.38	0.59	0.07	8	0.71	0.48	1.12	0.24	5	*
W/TOL	2.44	0.58	3.16	0.53	31	2.13	1.54	2.54	0.42	4	1.73	1.47	2.42	0.33	7	1.67	1.54	1.82	0.12	4	**
LN/CIL	0.31	0.26	0.37	0.02	81	0.30	0.28	0.33	0.02	5	0.29	0.26	0.32	0.02	27	0.29	0.25	0.32	0.03	5	**
LD/CIL	0.26	0.21	0.29	0.01	84	0.26	0.25	0.26	0.01	5	0.24	0.22	0.26	0.01	28	0.26	0.25	0.27	0.01	6	*
ABL/CIL	0.26	0.00	0.31	0.03	85	0.27	0.26	0.29	0.01	5	0.28	0.09	0.30	0.04	28	0.29	0.27	0.31	0.01	4	**
ZL/CIL	0.40	0.33	0.43	0.02	84	0.37	0.37	0.38	0.01	5	0.36	0.35	0.40	0.01	27	0.39	0.36	0.42	0.02	6	**
MTR/CIL	0.22	0.20	0.25	0.01	82	0.21	0.20	0.22	0.01	5	0.21	0.19	0.24	0.01	24	0.22	0.20	0.25	0.02	6	**
LM/CIL	0.16	0.14	0.18	0.01	82	0.15	0.15	0.16	0.01	5	0.15	0.14	0.17	0.01	24	0.17	0.14	0.19	0.02	6	**
DL/CIL	0.58	0.49	0.67	0.03	80	0.57	0.52	0.59	0.03	5	0.54	0.48	0.58	0.02	26	0.56	0.54	0.57	0.01	4	**
BB/PZB	0.74	0.68	0.87	0.04	78	0.77	0.74	0.80	0.02	5	0.76	0.71	0.80	0.02	23	0.79	0.74	0.82	0.03	6	**
BNA/PZB	0.25	0.21	0.31	0.02	75	0.27	0.26	0.29	0.01	5	0.27	0.24	0.31	0.02	23	0.29	0.25	0.34	0.03	6	**
BIT/PZB	0.14	0.11	0.17	0.01	77	0.14	0.13	0.15	0.00	5	0.15	0.12	0.17	0.01	21	0.15	0.11	0.17	0.03	6	**
PPB/APB	1.52	0.00	2.53	0.24	87	1.77	1.50	2.14	0.25	5	1.62	0.20	2.31	0.39	23	1.48	1.27	1.83	0.19	6	ns
BIF/LIF	1.63	1.10	2.96	0.36	84	1.95	1.42	2.38	0.35	5	1.84	1.04	2.99	0.45	28	1.37	1.09	1.69	0.25	6	*
PZB/CIL	0.55	0.00	0.66	0.18	85	0.58	0.56	0.60	0.02	5	0.47	0.00	0.62	0.22	28	0.58	0.54	0.62	0.03	6	**

5. Capítulo 2

Evolução fenotípica em ouriços-cacheiros (Rodentia: Erethizontidae)

(Manuscrito a ser submetido na revista BMC Evolutionay Biology)

5.1. Resumo

Introdução: Os ouriços-cacheiros da família Erethizontidae tiveram no início do Mioceno no continente sul americano e pouco se sabe sobre os padrões de origem e evolução das características morfológicas típicas desses animais. O mapeamento de caracteres filogenéticos tem sido empregado para compreender processos de transformação de caracteres, enquanto métodos filogenéticos comparativos para descobrir os eventos evolutivos responsáveis pela cladogenese dos grupos analisados. Assim, considerando a vasta variação fenotípica intra e interespecífica observada nos ouriços-cacheiros, o objetivo deste trabalho foi avaliar e compreender os processos de evolução de caracteres fenotípicos de Erethizontidae e seu papel na taxonomia desse grupo.

Resultados: A análise do desenvolvimento em Erethizontidae demonstrou que espécies menores pouco alteram seus crânios durante o crescimento, mas as espécies maiores sofrem grande transformação craniana. Na maioria das espécies analisadas, a pelagem dorsal é bastante alterada durante o desenvolvimento. O mapeamento dos caracteres da pelagem foi pouco conclusivo para os caracteres mais variáveis, enquanto o mapeamento da maioria dos caracteres cranianos confirmou os estados dos jovens e das espécies menores como os mais prováveis. Poucos caracteres apresentaram evidências de inércia filogenética.

Conclusões: De maneira geral, o processo mais influente na evolução dos ouriços-cacheiros foi a deriva genética, mas a seleção natural (principalmente direcional ou disruptiva) é mais influente na evolução das espécies atuais, enquanto a deriva genética foi mais importante no início da diversificação dos grupos recentes de eretizontídeos no início do Mioceno, refletindo na distinção dos grupos de espécies, gêneros e subfamílias atuais.

5.2. Introdução

Erethizontidae constitui a família que agrupa roedores caviomorfos conhecidos como ouriços-cacheiros ou porcos-espinhos do Novo Mundo. Os grupos recentes desta família se diversificaram no início do Mioceno, há cerca de 21 milhões de anos [1], no continente sul americano, após a chegada dos roedores caviomorfos imigrantes, provavelmente no Eoceno [1-4]. Fósseis de eretizontídeos são muito diversos na Patagônia (principalmente no sul da Argentina) do final do Oligoceno ao meio do Mioceno, mas também são conhecidos do meio do Mioceno, na localidade de La Venta, Colômbia [5]. Espécimes de gêneros recentes como *Coendou* e *Erethizon* são conhecidos do Plioceno e Pleistoceno em toda sub-região zoogeográfica Brasileira [5].

Embora os Erethizontidae sejam morfologicamente similares aos porcos-espinhos do Velho Mundo (Hystricidae), as classificações recentes dispõem estas duas famílias em grupos diferentes: Phiomorpha para Hystricidae e Caviomorpha para Erethizontidae (e.g. [1-6]). Muitos autores consideraram *Chaetomys*, *Erethizon*, *Coendou* e *Echinoprocta* como gêneros de Erethizontidae (e.g. [7-11]), mas as revisões mais recentes sobre o grupo consideram apenas os três primeiros como gêneros válidos (e.g. [12-14]). Entretanto, outros autores reconhecem outro gênero, *Sphiggurus* (e.g. [15-19]), distinto de *Coendou* pela presença de pelos longos recobrando os espinhos da região dorsal do corpo, além de crânio muito menor, estreito e fusiforme, nasais mais estreitos, incisivos mais largos e série molar menor, superfície dorso-frontal do crânio achatada, por exemplo. Apesar da variação craniana parecer importante para a definição de gêneros, Ellerman [10] sugeriu que os caracteres de morfologia craniana não são eficazes na caracterização das espécies de Erethizontidae devido ao seu alto grau de variação.

Apesar da grande variação morfológica craniana e da pelagem observada, pouco se sabe sobre os padrões de origem e evolução das características morfológicas típicas dos ouriços-cacheiros. Por exemplo, a compreensão quanto à origem dos espinhos ainda é incerta, sendo consideradas tanto a hipótese de origem única em Erethizontidae e Hystricidae quanto a de duas origens independentes em cada uma destas famílias [20]. Entretanto, há mais evidências para origem dupla, pois estas famílias não são grupos irmãos e existem diferenças significativas na morfologia dos espinhos em cada uma delas [3,4]. As espécies de porco-espinho do Velho Mundo apresentam vários tipos de espinhos, podendo ser achatados, em forma de plaquetas ou ainda servir como chocalhos [21]. Os espinhos dos ouriços-cacheiros variam mais quanto à coloração, sendo normalmente cilíndricos e com superfície barbada [21]. As cores e formatos das estruturas da pelagem, principalmente de pelos e espinhos dorsais, variam acentuadamente em Erethizontidae [22] e a variação nas estruturas da pelagem é utilizada como caráter taxonômico neste grupo, podendo se a principal ferramenta para a identificação das espécies de *Coendou*, como descrito por Voss [14]. A coloração de pelos e espinhos dorsais varia consideravelmente intraespecificamente como demonstrado em *E. dorsatum* [23] e em *Co. insidiosus* e *Co. spinosus* [22].

O mapeamento de caracteres filogenéticos tem sido empregado para compreender processos de transformação de caracteres através da avaliação dos estados ancestrais mais prováveis [24], que pode ser realizada utilizando parâmetros de máxima parcimônia [25] ou de máxima verossimilhança [26]. Essa metodologia tem sido empregada a fim de se esclarecer filogenias e descobrir quais eventos evolutivos podem ser responsáveis pela cladogênese [27,28]. As técnicas mais usadas para inferir adaptações e seleção natural envolvem dados comparativos [29] e a maioria dos métodos filogenéticos comparativos baseia-se em testar correlações entre caracteres contínuos (e.g., tamanho do corpo, taxa metabólica, ou área de distribuição) com critérios fenotípicos baseados em afinidades

filogenéticas, comportamentais, ecológicas ou fisiológicas [30]. O problema é que grande parte dos trabalhos envolvendo comparações de dados biológicos através de correlações ou regressões pressupõem independência entre as espécies em relação aos caracteres analisados [31], o que pode gerar falsas correlações que estejam erroneamente sugerindo adaptações [32]. Um dos métodos empregados para remover o efeito filogenético é a análise de autocorrelação filogenética [32], que considera que a variação total de um caráter pode ser dividida em um componente filogenético (que expressa a variância compartilhada entre as espécies) e em um componente específico (que expressa a parte da variação que é única da espécie, refletindo adaptações como resultado da seleção direcional) [32]. Quando o componente filogenético da análise resulta em um valor elevado, indica que as espécies analisadas são similares para o caráter em questão devido à proximidade filogenética [33], o que é conhecido como inércia filogenética. A inércia filogenética é esperada por processos de seleção estabilizadora entre os fenótipos [29] ou processos estocásticos de deriva genética, que podem ser modelados pelo movimento Browniano [34]. Na ausência de inércia filogenética, os desvios observados no estudo dos caracteres em relação à hipótese nula gerada pelas simulações de movimento Browniano podem ser interpretados como decorrentes da evolução por seleção natural disruptiva ou direcional nesses caracteres [35]. Assim, considerando a vasta variação fenotípica intra e interespecífica observada nos ouriços-cacheiros, o objetivo deste trabalho é avaliar e compreender os processos de evolução de caracteres fenotípicos de Erethizontidae, bem como seu papel na taxonomia desse grupo, utilizando o mapeamento de caracteres filogenéticos e métodos filogenéticos comparativos.

5.3. Resultados

5.3.1 Desenvolvimento pós-natal

Foram registrados exemplares jovens de *Co. prehensilis*, *Co. nycthemera* e *Co. insidiosus*, e a análise dos padrões de desenvolvimento pós-natal destas espécies demonstrou que existe variação ontogenética nos estados dos caracteres analisados, principalmente entre os indivíduos jovens e aqueles subadultos, adultos e velhos. Esses padrões foram utilizados para a ordenação dos estados de caracteres para as análises posteriores (Tabelas 1 e 2). Infelizmente, não foi analisado nenhum espécime jovem de *Ch. subspinosus*, o que impossibilitou a análise do desenvolvimento do caráter presença de espinhos ondulados, típica desta espécie da subfamília Chaetomyinae. Entretanto, este caráter foi registrado como uma autapomorfia para esta espécie (Tabela 2), sendo, por isso, sua ausência definida como provável estado primitivo e sua presença como estado derivado. A análise das séries de transformações dos estados de caracteres durante o desenvolvimento pós-natal demonstrou que há pelos recobrindo espinhos em jovens de todas as espécies analisadas (Figura 2). Esta característica é perdida nas espécies que não possuem pelos recobrindo os espinhos na fase adulta, portanto a presença de pelos recobrindo os espinhos foi definida como provável estado primitivo deste caráter. A cor da base dos pelos sobre o dorso é bege ou castanho-claro nos indivíduos jovens (Figura 2) e pode permanecer desta forma em alguns exemplares de *Co. insidiosus*, mas muda para castanho-escuro na maioria dos indivíduos das demais espécies. Por isso, a cor castanho-escuro foi considerada como estado provavelmente primitivo para base dos pelos. Todos os espécimes jovens analisados possuem pelos dorsais com coloração homogênea da base até as pontas. A cor destes pelos pode manter-se homogênea em alguns exemplares de *Co. insidiosus*, mas a cor de sua ponta frequentemente muda para bege, amarelo ou laranja. Os espinhos tricolores estão ausentes nos indivíduos jovens e aparecem a partir da fase de subadultos nas espécies que

apresentam esta característica. Por isso, sua ausência foi considerada como estado provavelmente primitivo. Inicialmente, os espinhos tricolores aparecem na cabeça e nos ombros, mas em seguida estes espinhos estendem-se até mesodorso ou por todo o dorso, o que serviu para a ordenação dos estados deste caráter. O tamanho das faixas de cores dos espinhos tricolores parece não variar com o desenvolvimento, pois se definem a partir do aparecimento destes espinhos e o padrão permanece assim durante o restante do crescimento dos animais. Entretanto, o padrão dos espinhos bicolores que se forma nos indivíduos jovens é possuir a faixa amarela ser maior do que a faixa preta ($A > P$), sendo essa condição considerada como provável estado primitivo. A partir disto, considerou-se a existência da faixa amarela maior do que as demais de cores ($A > P = T$) como estágio seguinte, seguido da existência da faixa amarela igual à preta e maior do que a terceira cor ($A = P > T$) e como estágio mais derivado a existência de faixa preta maior do que as demais cores ($A < P > T$). Da mesma maneira, a ordenação da cor das pontas dos espinhos foi definida considerando-se como provável estado primitivo a cor preta, presente nos espinhos bicolores do início do desenvolvimento, seguido da cor amarela, pois é uma cor já presente nos espinhos bicolores. A cor branca foi definida como estado mais primitivo do que a cor laranja, pois se considerou que a perda da pigmentação é menos custosa do que o aparecimento de um novo tipo de pigmentação, que pode ser causada por uma de função de genes responsáveis pela formação de células pigmentares, como observado em *Peromyscus polionotus* [36]. As espículas na região ventral da base da cauda são uniformemente bege ou castanho-claras nos espécimes jovens analisados. Entretanto, a cor de sua base altera-se para castanho-escuro na grande maioria dos espécimes. Por isso, o estado homogêneo foi considerado como estado provavelmente primitivo para o caráter proporção das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda, sendo seguido pelas proporções 3:1 castanho-escuro para ponta e, por último, 2:1 castanho-escuro para ponta. Além disto, a cor

bege foi definida com provável estado mais primitivo das pontas das espículas na região ventral da base da cauda por ter sido registrada em indivíduos subadultos. Em seguida, definiu-se a cor castanho-escuro, por ser a cor presente na base destas espículas na maior parte dos indivíduos adultos. A cor amarela foi definida como mais primitiva do que a cor laranja por se tratar de uma coloração presente nos espinhos dorsais de todas as espécies.

O crânio dos exemplares jovens de todas as espécies analisadas é curto e estreito, fusiforme e achatado em vista lateral, com abertura nasal triangular com ossos nasais estreitos, série maxilar e diastema curtos, bula timpânica longa, incisivos e fossa mesopterigoide largos, rostro curto, estreito e alto (Figura 3). Por isso, estes estados de caracteres foram considerados provavelmente mais primitivos em relação aos estados alternativos (Tabela 1). A maioria das espécies analisadas apresentam estes estados de caracteres na fase adulta (Tabela 2), com exceção com comprimento do rostro, que é longo para essas espécies. Nos exemplares adultos de *Co. prehensilis* e *E. dorsatum*, o crânio torna-se longo e largo, com rostro e nasais largos. Estas espécies e *Co. melanurus* possuem séries maxilares longas em relação ao comprimento do crânio. Os crânios dos adultos de *Co. prehensilis* tornam-se arredondados, inflados, com abertura nasal arredondada, com diastema longo bula timpânica curta, rostro curto e baixo, incisivos e fossa mesopterigoide estreitos.

5.3.2. Mapeamento de caracteres fenotípicos

O mapeamento da presença de espinhos ondulados demonstrou que a ausência desta característica provavelmente (PEA = 0,80) é o estado ancestral para Erethizontidae e apareceu como autapomorfia da família Chaetomyinae (Figura 4). Já no caso de pelos recobrimo os espinhos, existe aproximadamente a mesma probabilidade de que o estado ancestral seja a ausência (PEA = 0,51) ou presença (PEA = 0,49) em Erethizontidae (Figura 5). O mesmo é válido para a subfamília Erethizontinae, sendo a ausência de pelos

recobrando os espinhos dorsais ligeiramente mais provável (PEA = 0,54) do que sua presença (PEA = 0,46). Entretanto, a probabilidade de pelos recobrando os espinhos dorsais torna-se um pouco menor para o gênero *Coendou* (PEA = 0,66) e maior para a origem do clado que inclui *Co. insidiosus*, *Coendou* sp. e *Co. nycthemera* (PEA = 0,62) (Figura 5). O estado ancestral mais provável para cor da base dos pelos dorsais é castanho-escuro em todos os níveis mapeados na filogenia (Figura 6). Porém, o mapeamento da cor das pontas dos destes pelos demonstrou que não há estados de caracteres mais prováveis para nenhum dos estados testados (PEA = 0,25 para todos os quatro estados) em nenhum dos níveis mapeados na filogenia (Figura 7). A presença de espinhos tricolores é ligeiramente mais provável (PEA = 0,56) do que sua ausência (PEA = 0,44) como estado ancestral para Erethizontidae (Figura 8). No entanto, a probabilidade de presença destes espinhos com estado ancestral aumenta a partir da subfamília Erethizontinae e em todos os ramos internos mais recentes mapeados na filogenia. Devido à ausência de espinhos tricolores em algumas espécies, a posição destes espinhos só pode ser mapeada em alguns níveis da filogenia (Figura 9). Por esse motivo, este caráter não foi utilizado nas análises seguintes. Em todos os níveis mapeados, encontraram-se as mesmas probabilidades (PEA = 0,50) de que os espinhos tricolores cobrissem da cabeça ao mesodorso ou por todo o dorso dos ancestrais. Também foram encontradas probabilidades muito semelhantes (PEA \approx 0,33) para os três estados possíveis em todos os níveis mapeados na filogenia para os caracteres proporções das faixas de cores dos espinhos tricolores (Figura 10) e proporções das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda (Figura 11). Resultado semelhante foi obtido no mapeamento dos caracteres cor da ponta dos espinhos dorsais (Figura 12) e cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda (Figura 13), onde foram encontradas probabilidades iguais (PEA = 0,25) para os quatro estados possíveis em todos os níveis mapeados na filogenia.

O mapeamento obtido para nove dos caracteres cranianos foi rigorosamente igual (Figura 14). Neste mapeamento, encontraram-se probabilidades muito maiores para que o crânio fusiforme e achatado, com abertura nasal triangular, diastema curto, bula timpânica longa, fossa mesopterigoide e incisivos largos e rostró alto e longo sejam os estados ancestrais para estes caracteres em todos os níveis mapeados na filogenia (PEA > 0,83). A única exceção é quanto ao estado ancestral mais provável para *Co. prehensilis*, que devem ter crânio arredondado e inflado, com abertura nasal arredondada, diastema longo, bula timpânica curta, fossa mesopterigoide e incisivos estreitos e rostró baixo e curto como estados ancestrais mais prováveis (PEA = 0,92). Para outros quatro caracteres cranianos, os estados ancestrais mais prováveis para Erethizontidae (PEA = 0,60), Erethizontinae (PEA = 0,72) e *Coendou* (PEA = 0,70) são crânio longo e largo, com rostró e nasal largos (Figura 15). No entanto, estes estados devem ter se modificado em Chaetomyinae e a partir da origem dos ouriços-cacheiros pequenos (PEA = 0,83), onde crânio curto e estreito, com rostró e nasal estreitos são os estados ancestrais mais prováveis. De forma semelhante, o estado ancestral mais provável para Erethizontidae (PEA = 0,72), Erethizontinae (PEA = 0,89), *Coendou* (PEA = 0,93) e para a origem dos ouriços-cacheiros pequenos (PEA = 0,81), é série maxilar longa (Figura 16). Porém, série maxilar curta é o estado mais provável em Chaetomyinae e a partir da origem do clado que agrupa *Co. roosmalenorum*, *Coendou* sp., *Co. nycthemera* e *Co. insidiosus* (PEA = 0,79).

5.3.3. Processos evolutivos

Não existe correlação significativa entre a variação das matrizes de distâncias entre os estados de cada caráter para as espécies analisadas e a variação da matriz de distância filogenética total (Tabela 3). Isso indica que há pouca evidência para existência de inércia filogenética na evolução dos caracteres analisados, o que pode ser avaliado testando a possibilidade de inércia filogenética nas diferentes classes de distância filogenética. Foi

registrada existência de inércia filogenética para a presença de espinhos ondulados entre os gêneros e espécies mais próximas (classe 2) e entre as subfamílias (classe 3) de Erethizontidae. Também houve inércia filogenética na presença de pelos recobrimdo espinhos e comprimento da série maxilar entre as espécies (classe 1) e os gêneros e espécies mais próximas (classe 2). Na classe 2, também houve inércia filogenética para o comprimento do crânio, a largura do crânio, a largura do rosto e a largura do nasal.

Os coeficientes de I de Moran obtidos para a presença de espinhos ondulados nas classes 1 e 2 foram similares aos coeficientes médios das simulações de movimento Browniano, sendo apenas significativamente diferente nas classe 3 (Figura 17A). A presença de pelos recobrimdo espinhos apresentou coeficiente maior do que a média obtida para as simulações na classe 1, menor na classe 2 e igual na classe 3 (Figura 17A). Para a presença de espinhos tricolores, apenas o coeficiente da classe 1 foi menor do que o coeficiente médio das simulações (Figura 17A). A cor da base dos pelos sobre o dorso, a cor das pontas dos pelos dorsais, o tamanho das faixas de cores dos espinhos e a cor da ponta dos espinhos não foram avaliados na classe 3 de distância filogenética devido à ausência destas características em *Ch. subspinosus*. Apenas os coeficientes obtidos para a cor da base dos pelos sobre o dorso e cor da ponta dos espinhos apresentaram coeficientes menores do que os das simulações da classe 1 (Figura 17B). A cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda e a proporção das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda apresentaram inferiores aos das simulações na classe 1 e iguais aos das simulações nas classes 2 e 3 (Figura 18A). O coeficiente obtido para todos os caracteres cranianos demonstraram tendências similares nos correlogramas filogenéticos, sendo superiores ao coeficiente médio das simulações de movimento Browniano na classe 1 e muito semelhantes ao das simulações na classe 2 e 3 (Figuras 18B).

Os processos que tiveram maior importância na evolução dos caracteres analisados nas classes de distância filogenética estão apresentados na Figura 18. A deriva genética foi o processo mais importante para a evolução da maioria dos caracteres durante a origem das subfamílias (classe 3), gêneros e grupos de espécies (classe 2) de Erethizontidae. Esse processo também foi responsável pela evolução dos espinhos ondulados durante a origem das espécies (classe 1) e dos gêneros e grupos de espécies, além da evolução da cor das pontas dos pelos dorsais e da proporção das faixas de cores dos espinhos entre as espécies. A seleção natural estabilizadora atuou na evolução dos pelos ondulados na origem das subfamílias, dos pelos recobrando espinhos dorsais entre gêneros, grupos de espécies e espécies e do comprimento da série maxilar na origem das espécies. A seleção natural direcional ou disruptiva foi importante para a evolução da maior parte dos caracteres durante a origem das espécies de Erethizontidae (cor da base dos pelos sobre o dorso, presença de espinhos tricolores, cor da ponta dos espinhos, proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda, cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda e todos os caracteres cranianos, exceto comprimento da série maxilar).

5.4. Discussão

5.4.1. Evolução da pelagem

A coloração da pelagem de mamíferos é considerada uma adaptação explícita devido à seleção natural [43]. Em Erethizontidae, a variação nas cores dos pelos e espinhos dorsais tem sido utilizada como caráter taxonômico para diagnosticar as espécies (e.g. [7-14]). Mais do que isto, o padrão de cores da pelagem dorsal, principalmente resultante da coloração dos espinhos, tem sido apontado como coloração de advertência [20,21], sendo

produto do contraste das faixas escuras e claras dos espinhos devido à presença de substâncias que fazem as faixas claras dos espinhos brilharem quando expostas à luz ultravioleta, o que deve ser visível inclusive sob baixas condições de luminosidade [20,21]. Nas espécies que possuem pelos recobrando os espinhos dorsais, a coloração de advertência torna-se menos conspícua, o que deve servir como forma de camuflagem, sendo que a coloração de advertência só é evidenciada com a ereção dos pelos dorsais [20] quando o espécime encontra-se acuado. Desta forma, seria esperado que as características que resultam na pelagem de camuflagem ou advertência tivessem evoluído devido a pressões seletivas, o que só foi confirmado para a evolução que ocorreu entre as espécies de Erethizontidae, sendo que a diversificação dos táxons superiores foi influenciada principalmente pela deriva genética.

Os espinhos dos ouriços-cacheiros variam mais quanto à coloração do que quanto à forma [20,41], mas existe uma grande variação na forma dos espinhos dorsais de *Ch. subspinosus* em relação às espécies da subfamília Erethizontinae. Embora também tenham superfície barbada, os espinhos de *Ch. subspinosus* são ondulados, monocromáticos (castanho-escuro) e menos rígidos do que nas demais espécies de Erethizontidae. Esses espinhos devem servir melhor como camuflagem do que como proteção e advertência [20]. A presença de espinhos ondulados é uma autapomorfia de *Ch. subspinosus* e sofreu seleção natural estabilizadora a partir de seu aparecimento nos primeiros grupos da subfamília Chaetomyinae (classe 3), provavelmente devido à camuflagem que confere. o que é muito importante para uma espécie que exibe metabolismo e movimentação lentos [42]. Entretanto, a presença de espinhos ondulados parece ter sofrido pouca pressão seletiva desde seu aparecimento, pois os resultados demonstraram que o principal processo para sua evolução foi a deriva genética entre espécies.

A presença de pelos recobrindo espinhos tem sido proposta por alguns autores (e.g. [15-19]) como principal caráter diagnóstico das espécies do suposto gênero *Sphiggurus*. Este caráter está presente nos indivíduos jovens analisados, mesmo em espécies onde os pelos não recobrem os espinhos na fase adulta. O mapeamento deste caráter demonstrou que existe a mesma probabilidade de que o estado ancestral seja a ausência ou presença desse pelos tanto em Erethizontidae quanto em Erethizontinae (Figura 5). Entretanto, a probabilidade de presença de pelos recobrindo os espinhos dorsais ser primitiva torna-se um pouco menor no gênero *Coendou*, sugerindo que esta característica possa ter surgido independentemente em *E. dorsatum* e em algumas espécies de *Coendou* (e.g., *Co. insidiosus*, *Co. melanurus*), sendo perdida no clado que agrupa *Coendou* sp. e *Co. nycthemera*. Dada a sua provável condição simplesiomórfica, a presença de pelos sobre os espinhos não é um bom caráter para servir como base de rearranjos genéricos das espécies de *Coendou* (vide Capítulo 1). A presença ou ausência desta característica deve-se principalmente à ação da seleção natural estabilizadora sobre a pelagem de camuflagem ou advertência que confere às espécies e gêneros (classes 1 e 2), embora as espécies com pelos sobre os espinhos possam exibi-los quando acudadas [20,21]. A coloração dos pelos dorsais tem pouca influência quando o animal se coloca em posição de advertência, sobretudo nas espécies em que estes pelos não recobrem os espinhos [20]. Entretanto, é possível concluir que a cor da base dos pelos dorsais é mais importante do que de suas pontas para a composição da pelagem de camuflagem ou advertência dos espécimes, pois os resultados demonstraram a cor dos pelos sofrerem pressão de seleção natural direcional ou disruptiva em sua evolução entre as espécies. Isso é coerente com a grande variação intraespecífica da cor da ponta dos pelos dorsais nas espécies de Erethizontidae (vide Capítulo 1).

A presença de espinhos tricolores foi proposta como um dos caracteres que diferenciam certas espécies de Erethizontidae, como *Co. spinosus* (presentes) e *Co. insidiosus*

(ausentes) [12,14]. Entretanto, este tipo de espinho está presente em alguns indivíduos de *Co. insidiosus*, mas apenas na cabeça e ombros [22] e existem fortes evidências para que esses nomes se apliquem a uma só espécie (vide Capítulo 1), como na filogenia utilizada no presente estudo. Os espinhos tricolores estão ausentes nos jovens e aparecem nos subadultos, surgindo inicialmente na cabeça e nos ombros e em seguida estendendo-se até o mesodorso ou todo o dorso. Foi encontrada a mesma probabilidade de presença ou ausência de espinhos tricolores como estado ancestral em Erethizontidae, mas sua presença é o estado ancestral mais provável nos níveis menos inclusivos da filogenia. Isso sugere que esta característica foi perdida em *Co. melanurus*, *Co. roosmalenorum* e nos indivíduos do grupo norte de *Co. insidiosus*. Conforme esperado devido à sua grande importância na composição da pelagem de advertência dos indivíduos [20,21], a evolução dos espinhos tricolores entre as espécies analisadas deve-se à ação de seleção natural disruptiva ou direcional, apesar da deriva genética ter sido mais importante mais cedo na diversificação do grupo. O tamanho das faixas de cores dos espinhos e a cor de sua ponta não variam ao longo do desenvolvimento, pois se definem a partir do aparecimento destes espinhos nos subadultos, permanecendo assim durante o restante do crescimento dos animais. Aparentemente, esses são os caracteres mais importantes para a composição do padrão de cores da pelagem dorsal, que pode ser usada como coloração de advertência [20,21]. Entretanto, a proporção das faixas de cores dos espinhos tricolores parece não ser importante para o componente seletivo da pelagem dorsal, pois as diferenças deste caráter entre espécie e gêneros devem-se a processos estocásticos de deriva genética, o que é condizente com a grande variação intraespecífica desta característica exibida em algumas espécies de Erethizontidae (vide Capítulo 1). No entanto, a cor da ponta dos espinhos dorsais é um produto principalmente da seleção natural disruptiva ou direcional nas espécies de Erethizontinae.

Pouco se sabe sobre a importância biológica dos padrões de coloração das espículas da região ventral da base da cauda, mas existem especulações sobre sua função na interação entre indivíduos, principalmente quanto à atividade sexual [20,23]. O que sabe é que este padrão de coloração varia intra e interespecificamente, como para *Co. insidiosus* [22] (vide Capítulo 1). As características das espículas caudais devem ter sofrido ação da seleção natural disruptiva ou direcional durante a evolução das espécies e da deriva genética na evolução destas estruturas nos outros níveis filogenéticos avaliados, mas não é possível apontar seleção natural ou deriva genética como processo produtor da variação intraespecífica registrada em *Co. insidiosus* por Caldara e Leite [22].

5.4.2. Evolução craniana

Caracteres cranianos tem sido úteis na identificação dos gêneros de Erethizontidae, sobretudo na suposta distinção entre *Coendou* e *Sphiggurus* sugerida por alguns autores (e.g. [15-19]), mas não são eficazes na identificação de espécies [10,22]. A principal diferenciação entre os caracteres cranianos foi observada entre *Co. prehensilis* e as demais espécies de Erethizontidae analisadas. *Coendou prehensilis* adultos tem crânios arredondados, inflados, com abertura nasal arredondada, diastema longo, bula timpânica curta, rostró curto e baixo, incisivos e fossa mesoptérigoide estreitos, ao contrário dos jovens de todas as espécies e adultos da maioria das espécies. Os crânios *Co. prehensilis* também são longos e largos, com rostró e nasais largos (caracteres também observados em *E. dorsatum*), e séries maxilares longas em relação ao comprimento do crânio (caráter também observado em *E. dorsatum* e *Co. melanurus*). Candela [5] descreveu *Noeosteiomys pattoni* um ouriço-cacheiro gigante extinto do Mioceno Tardio, proveniente da localidade de Chiquimil, Argentina, como pertencente a um grupo próximo de Erethizontinae. Neste trabalho, a autora propôs que esta espécie foi maior do que qualquer Erethizontidae vivente, sendo seu crânio 40 % maior do que o crânio de *Co. prehensilis*.

Noeosteiomys pattoni possuía crânio longo, largo e arredondado, com superfície dorsal inflada, rostro longo, estreito e baixo, nasais largos, fossa mesopterigoide estreita e longa, bula timpânica curta, diastema e séries maxilares longos e abertura nasal aproximadamente arredondada [5]. A grande maioria destes estados de caracteres cranianos são os mesmos encontrados em *Co. prehensilis*, o maior Erethizontidae vivente, o que sugere que estes estados estão relacionados ao aumento integrado de estruturas cranianas, como observados em carnívoros [44,45]. Além disto, maioria dos destes caracteres desenvolvem-se nos três módulos cranianos com desenvolvimento mais integrado e com origem tecidual única dentre os seis módulos cranianos presentes em mamíferos térios propostos por Goswami [46]: oral-nasal (dentição anterior e esqueleto facial), molar posterior (mastigatório) e basicrânio (ossos endocondrais de sustentação do crânio). As mudanças no tamanho das estruturas cranianas acontecem antes das mudanças em sua forma e requerem ajustes morfológicos para seu perfeito funcionamento [47], mas o tamanho e a forma das estruturas cranianas evoluem quase independentemente [48]. Assim, a maioria dos estados de caracteres típicos de *Co. prehensilis* devem ter tido origem durante a evolução das espécies maiores, pois os estados ancestrais são provavelmente crânio fusiforme e achatado, com abertura nasal triangular, diastema curto, bula timpânica longa, fossa mesopterigoide e incisivos largos e rostro longo e alto na maioria dos níveis mapeados na filogenia. A evolução craniana observada atualmente entre as subfamílias e entre os gêneros e grupos de espécies mais próximas de Erethizontidae foi influenciada principalmente por deriva genética. Surpreendentemente, isso demonstra que as diferenças em forma e tamanho observadas em *Co. prehensilis* em relação às demais espécies de *Coendou*, sugeridas por alguns autores como distintas deste gênero para *Sphiggurus* (e.g. [15-19]), parece não terem sofrido pressões seletivas durante sua origem. No entanto, a partir disso, a seleção natural disruptiva ou direcional tem atuado na diferenciação dos caracteres cranianos entre

as espécies de Erethizontidae, com exceção do comprimento da série maxilar, que deve ter tido maior influência de seleção natural estabilizadora.

5.4.3. Tendências evolutivas

A codificação dos estados dos caracteres pode ser realizada observando a variação entre os grupos estudados, seus padrões de desenvolvimento e/ou pela comparação com grupos externos [37,38]. Apesar das espécies de Hystricidae exibirem pelos e espinhos similares aos dos eretizontídeos, seria pouco prudente utilizar exemplares desta família como grupo externo para no presente trabalho devido à forte evidência de que suas características similares sejam produto de convergência adaptativa, como sugerido por Roze [20]. Embora existam excelentes descrições de características cranianas de espécies fósseis de Erethizontidae (e.g. [5,39,40]), pouco se sabe sobre seus padrões de pelagem, o que também impossibilita seu uso como grupo externo. Por isso, a análise do desenvolvimento dos caracteres foi a metodologia escolhida para a codificação de seus prováveis estados ancestrais, pois puderam ser registrados os padrões de desenvolvimento de quase todos os caracteres analisados. A codificação dos estados de caracteres pode ser avaliada através de testes de congruência por análise cladística [37,38], que pode ser aprofundada pela análise das probabilidades de cada estado como ancestral realizada pelo mapeamento de caracteres filogenéticos (e.g. [24-26]).

A inferência dos processos envolvidos na evolução dos caracteres, a metodologia aplicada no presente estudo foi adequada para o volume de dados utilizados, possibilitando a compreensão da história evolutiva de cada caráter analisado, bem como a proposição dos processos envolvidos em sua evolução. Entretanto, existem outras metodologias para o estudo da evolução de caracteres que podem ser utilizadas, com conjuntos de dados

diferentes, como através da comparação da variância/covariância de dados morfométricos e/ou genéticos (e.g. [49-51]) ou através de análises de morfometria geométrica (e.g. [48,52,53]). Considerando os dados acima discutidos, é possível concluir que a evolução de cada caráter fenotípico analisado em Erethizontidae foi dirigida por um conjunto de processos evolutivos que atuaram com maior ou menor importância dependendo no nível de distância filogenética considerado. De forma geral, o processo mais frequentemente influente na evolução de Erethizontidae a deriva genética, que foi atuante em pelo menos um nível de distância filogenética em todos os caracteres morfológicos avaliados. Observando os processos responsáveis pela evolução dos caracteres fenotípicos em cada classe de distância filogenética, pode-se concluir que há um padrão na evolução de Erethizontidae: a diferenciação entre as espécies deve-se à seleção natural, principalmente a direcional ou disruptiva; a distinção dos grupos de espécies, gêneros e subfamílias foi produto de processos estocásticos de deriva genética. Esse padrão é mais evidente na evolução craniana e dos caracteres mais importantes para a composição da pelagem dorsal em Erethizontinae. A seleção natural parece ter atuado na geração dos padrões de coloração de camuflagem ou advertência exibido pelas espécies, enquanto o estabelecimento destas características entre os táxons superiores parece ter tido influência importante da deriva genética.

5.5. Conclusão

A análise dos padrões de desenvolvimento em Erethizontidae demonstrou que nas espécies menores de ouriços-cacheiros, os estados de caracteres cranianos pouco se alteram durante o crescimento, mas as espécies de maior porte mudam drasticamente, o que parece ser influenciado pelo grande crescimento integrado dos módulos cranianos. Na maioria das

espécies analisadas, a pelagem dorsal sofre grande modificação durante o desenvolvimento. Para muito caracteres da pelagem, houve alteração nos estados ancestrais mais prováveis ao longo da filogenia. No entanto, o mapeamento confirmou os estados presentes nos jovens e nas espécies de ouriços-cacheiros menores como os mais prováveis para a maioria dos caracteres cranianos.

Poucos caracteres apresentaram evidências de inércia filogenética e, de maneira geral, o processo mais influente na evolução dos ouriços-cacheiros foi a deriva genética. Entretanto, há um padrão na evolução de Erethizontidae, sobretudo na evolução craniana e da pelagem dorsal, onde a seleção natural (especialmente direcional ou disruptiva) atuou mais recentemente na evolução das espécies e a deriva genética na diversificação basal, representada atualmente nos táxons superiores (grupos de espécies, gêneros e subfamílias).

5.6. Metodologia

5.6.1. Análise de caracteres fenotípicos e hipótese filogenética

Foram analisados 359 indivíduos de Erethizontidae, dos quais 357 encontram-se preparados em forma de pele e crânio ou apenas um dos dois e apenas 19 possui esqueleto completo. Foram analisados 23 indivíduos de *Ch. subspinosus*, dois de *E. dorsatum*, 78 de *Co. prehensilis*, 39 de *Co. nycthemera*, quatro de *Co. roosmalenorum*, cinco de *Coendou* sp. e 208 de *Co. insidiosus* (considerando *Co. spinosus* como seu sinônimo júnior, vide Capítulo 1).

Foram analisados dez caracteres fenotípicos da pelagem e 14 caracteres fenotípicos cranianos de cada indivíduo de Erethizontidae das espécies *Ch. subspinosus*, *E. dorsatum*, *Co. prehensilis*, *Co. melanurus*, *Co. nycthemera*, *Co. roosmalenorum*, *Coendou* sp. e *Co.*

insidiosus (considerando *Co. spinosus* como seu sinônimo). Os caracteres foram analisados nos mesmos espécimes testemunho depositados nas coleções científicas descritas no Capítulo 1 e, para *Co. melanurus*, foram obtidos os estados de caracteres a partir do trabalho de Voss *et al.* [54]. As estruturas analisadas foram escolhidas por terem sido sugeridas como diagnósticas para os gêneros e espécies de Erethizontidae [14,15,16,22]. Para a análise da morfologia dos pelos (setiformes) e espinhos (aristiformes), amostras desses materiais de cada exemplar foram coletadas na região mesodorsal de seu corpo. Os estados dos caracteres da pelagem e cranianos tiveram o ordenamento de seus estados feito a partir da avaliação de seus padrões de desenvolvimento pós-natal. Para isso, os espécimes foram classificados em quatro faixas etárias (jovens, subadultos, adultos e velhos) a partir de padrões de erupção da série maxilar, do encerramento das suturas cranianas e maturação da pelagem, de acordo com Voss & Angermann [12] e Caldara & Leite [22]. Foram registrados os estados de caracteres presentes em indivíduos neonatos e suas séries de transformação observadas nas fases subsequentes do desenvolvimento. A partir da análise dos caracteres morfológicos, foi construída uma matriz de dados com os estados de caracteres presentes em cada espécie. Apenas estados de caracteres com mais de 30 % de frequência foram considerados como polimórficos para as espécies, para que a análise não fosse influenciada por estados de caracteres raros ou fossem consideradas possíveis homoplasias, tal como sugerido por Voss & Jansa [55]. Desta forma, espécies com polimorfismo foram representadas com mais de uma unidade taxonômica operacional, para que todos os estados de caracteres válidos observados nestas espécies fossem considerados no mapeamento e no estudo da evolução dos caracteres.

Foram analisados os seguintes caracteres da pelagem: 1) Presença de espinhos ondulados; 2) Presença de pelos recobrimdo espinhos; 3) Cor da base dos pelos sobre o dorso; 4) Cor das pontas dos pelos dorsais; 5) Presença de espinhos tricolores; 6) Posição dos espinhos

tricolores; 7) Tamanho das faixas de cores dos espinhos; 8) Cor da ponta dos espinhos; 9) Cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda; 10) Proporção das faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda;

Foram analisados os seguintes caracteres cranianos: 1) Formato do crânio em vista lateral; 2) Formato da superfície do crânio em vista lateral; 3) Formato da abertura nasal; 4) Comprimento do crânio; 5) Largura do crânio; 6) Comprimento da série maxilar em relação ao comprimento do crânio; 7) Comprimento do diastema em relação ao comprimento do crânio; 8) Comprimento da bula timpânica em relação ao comprimento do crânio; 9) Comprimento do rosto em relação ao comprimento do crânio; 10) Altura do rosto em relação à altura do crânio; 11) Largura do rosto em relação à largura do crânio; 12) Largura do nasal em relação à largura do crânio; 13) Largura dos incisivos em relação à largura do crânio; 14) Largura da fossa mesopterigoide em relação à largura do crânio.

A filogenia obtida através da matriz com as sequências do gene mitocondrial Citocromo b (Cit b) e do éxon 28 do gene nuclear que codifica o fator von Willebrand (vWF) em concatenado apresentada no Capítulo 1 foi utilizada como hipótese filogenética para o mapeamento estudo de sua evolução dos caracteres fenotípicos (Figura 1). Cada unidade taxonômica operacional representa uma espécie de Erethizontidae, mas, para representar a variação de estados de caracteres presentes em *Co. insidiosus* e *Co. prehensilis*, estas foram representadas por três e duas unidades taxonômicas operacionais, respectivamente. Os tamanhos dos ramos foram definidos a partir da média aritmética dos valores dos tamanhos dos ramos dos cladogramas que os representam na filogenia de referência. Nesta filogenia, *Ch. subspinosus* é grupo irmão das demais espécies, seguido por *E. dorsatum* como grupo irmão do clado contendo as espécies de *Coendou*. Neste clado, *Co. prehensilis* é grupo irmão das demais espécies de *Coendou*, seguido de *Co. melanurus* e depois de *Co.*

roosmalenorum. *Coendou insidiosus* são grupo irmão do clado formado por *Co. nycthemera* e *Coendou* sp. (Figura 1).

5.6.2. Mapeamento e análise da evolução dos caracteres morfológicos

O mapeamento dos caracteres fenotípicos analisados na hipótese filogenética foi realizado utilizando os programas Mesquite versão 2.75, desenvolvido por Maddison e Maddison [56] através do critério de máxima verossimilhança para reconstrução dos estados de caracteres ancestrais. O modelo de probabilidade adotado para o mapeamento foi o "one-parameter Markov k-state" [57], pois considera a mesma probabilidade de mudança entre os estados de caracteres. A partir deste modelo, foram calculadas as probabilidades para cada possível estado ancestral (PEA) dos caracteres analisados.

A filogenia obtida foi utilizada para o cálculo de uma matriz de distância filogenética entre as espécies (Anexo 1). Além disso, a matriz de dados morfológicos foi utilizada para gerar matrizes de distância euclidiana entre as espécies para cada caráter analisado. Baseado nos resultados do mapeamento, os caracteres que apresentaram mapeamentos idênticos foram tratados como uma variável nos testes seguinte. Foram realizados testes de Mantel com 5000 permutações para avaliar a correlação ($p < 0,05$) entre a matriz de distâncias filogenéticas e cada uma das matrizes de distância dos caracteres analisados para testar a existência de inércia filogenética para cada caráter morfológico analisado.

A partir da análise distâncias filogenéticas, foram determinadas classes de distância filogenética que segregam as subfamílias, gêneros e espécies de eretizontídeos analisados para avaliar a existência de inércia filogenética em diferentes níveis da filogenia (Figura 1). Foram geradas matrizes binárias que representam três classes de distância filogenética observando-se distâncias capazes de separar diferentes níveis taxonômicos da filogenia. Na classe 1 foram considerados agrupamento com distância filogenética menor (0) ou maior

(1) do que 60, visando separar as espécies de Erethizontidae. A classe 2 separa os gêneros e grupos de espécies mais proximamente relacionados, visando separar *Co. prehensilis* das espécies do clado *Coendou* menores (vide Capítulo 1). Para a classe 2, foram considerados agrupamento com distância filogenética menor (0) ou maior (1) do que 145. Na classe 3 foram considerados agrupamento com distância filogenética menor (0) ou maior (1) do que 300, separando as subfamílias Erethizontinae e Chaetomyinae. Foram realizados novos testes de Mantel com 5000 permutações entre as matrizes de cada classe de distância filogenética e as matrizes das demais variáveis, visando identificar inércia filogenética em diferentes níveis da filogenia. Todos os testes acima referidos foram realizados no software PAST 2.01 (desenvolvido por Hammer *et al.* [58]).

A hipótese filogenética anotada foi reconstruída no programa PDAP (Phenotypic Diversity Analysis Program) versão 6.0 (<http://www.biology.ucr.edu/people/faculty/Garland/PDAP.html>) utilizando o pacote PDTREE. A partir desta hipótese, foram feitas 1000 simulações de movimento Browniano no mesmo programa utilizando o pacote PDSIMUL, seguindo Garland *et al.* [59], para simular como teria sido a evolução ao acaso dos táxons baseada na filogenia do grupo e considerando as mesmas classes de distância filogenética definidas anteriormente. Utilizando os valores das simulações de movimento Browniano, foram gerados coeficientes médios do índice de autocorrelação espacial I de Moran utilizando o programa Autophy (desenvolvido por Diniz-Filho [34]). Também foram gerados coeficientes do índice de autocorrelação espacial I de Moran a partir os valores dos estados observados para cada caráter analisado. Os coeficientes de autocorrelação de I de Moran das simulações de movimento Browniano e dos caracteres foram dispostos em correlogramas filogenéticos e testados quanto à sua significância ($p < 0,05$) para avaliar as tendências dos processos evolutivos que resultaram na evolução em cada classe de distância filogenética.

Na inferência dos processos envolvidos na evolução dos caracteres, a existência de inércia filogenética pode ser interpretada como resultante de processos de seleção estabilizadora [29] ou processos estocásticos de deriva genética [34]. A distinção entre os dois processos é possível através da comparação entre os coeficientes de I de Moran dos caracteres e os coeficientes da modelagem produzida pelas simulações de movimento Browniano, que visam simular processos de evolução ao acaso [32,34]. Desta forma, similaridades entre os coeficientes dos caracteres e das simulações indicam que esses caracteres evoluíram devido a processo estocásticos de deriva genética [34]. Ao contrário, os caracteres com coeficientes diferentes das simulações representam desvios em relação à hipótese nula de deriva genética gerada de movimento Browniano, o que deve ser interpretado como tendo evolução por seleção natural, sendo: 1) quando há inércia filogenética, atribui-se evolução do caráter como decorrente de seleção natural estabilizadora [29,34]; 2) na ausência de inércia filogenética, determinam-se processos de seleção natural direcional ou disruptiva como o processo mais importante para evolução do caráter [32,35].

5.7. Referências Bibliográficas

1. Vilela RV, Machado T, Ventura K, Fagundes V, Silva MJJ, Yonenaga-Yassuda Y: **The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), base on molecular and karyologic data.** *BMC Evol Biol* 2009, **9**:29.
2. Poux C, Chevret P., Huchon D, De Jong WW, Douzery EJP: **Arrival and Diversification of Caviomorph Rodents and Platyrrhine Primates in South America.** *Syst Biol* 2006, **55**:228-24.

3. Sallam HM, Seiffert ER, Steiper ME, Simons EL: **Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents.** *PNAS* 2009, **106**:16722–16727.
4. Rowe DL, Dunn KA, Adkins RM, Honeycutt RL: **Molecular clocks keep dispersal hypotheses afloat: evidence for trans-Atlantic rafting by rodents.** *J Biogeo* 2010, **37**:305–324.
5. Candela AM: **A new giant porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the late Miocene of Argentina.** *J Vert Paleo* 2004, **24**:732-741.
6. Fabre P-H, Hautier L, Dimitrov D, Douzery EJP: **A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach.** *BMC Evol Biol* 2012, **12**:88.
7. Tate GH: **The taxonomy of the genera of Neotropical hystricoid rodents.** Volume LXVIII. *Bull Amer Mus Nat Hist* 1935, **68**:1-447.
8. Moojen J: *Os roedores do Brasil.* Biblioteca Científica Brasileira, Série A-II, Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro; 1952.
9. Cabrera A: **Catálogo de los mamíferos de América del Sur.** *Rev Mus Arg Cienc Nat "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas 1961, **2**:309-732.
10. Ellerman JR: *The families and genera of living rodents.* London: British Museum Press; 1940.
11. Handley CO Jr, Pine RH: **A New Species of Prehensile-tailed Porcupine, genus *Sphiggurus* Lacépède, from Brazil.** *Mammalia* 1992, **56**:237-244.
12. Voss RS, Angermann R: **Revisionary Notes on Neotropical Porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 1. Type Material Described by Olfers (1818) and Kuhl (1820) in de Berlin Zoological Museum.** *Amer Mus Novit* 1997, **3214**:1-42.

13. Voss RS, Silva MNF: **Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 2. A review of *Coendou vestitus* Group with Descriptions of Two New Species from Amazonia.** *Amer Mus Novit* 2001, **3351**:1-36.
14. Voss RS: **Revisionary Notes on Neotropical Porcupines (Rodentia: Erethizontidae) 3. An Annotated Checklist of the Species of *Coendou Lacépède, 1799*.** *Amer Mus Novit* 2011, **3720**:1-36.
15. Husson AM: *The Mammals of Suriname*. Leiden: E. J. Brill; 1978.
16. Massoia E, Vaccaro OB: **El estado sistemático de los géneros *Sphiggurus* F. Cuvier, 1825 y *Coendou* Lacépède, 1799 (Mammalia Rodentia Histricomorpha Erethizontidae).** *APRONA, Bol Cient* 1991, **19**:43-52.
17. Eisenberg JF, Redford KH: *Mammals of the Neotropics - The Central Neotropics. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Vol. 3.* Chicago: The University of Chicago Press; 1999.
18. Bonvicino CR, Penna-Firme V, Braggio E: **Molecular and karyologic evidence of the taxonomic status of *Coendou* and *Sphiggurus* (Rodentia: Erethizontidae).** *J Mammal* 2002, **83**:1071-1076.
19. Woods CA, Kilpatrick CW: **Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855.** In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference Volume 2.* 3rd edition. Edited by: Wilson DE, Reeder DM. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press; 2005:1538-1600.
20. Roze U: *Porcupines: The animal answer guide.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press; 2012.
21. Roze, U: **Smart weapons.** *Nat Hist* 2006, **115**:48-53.

22. Caldara VJr, Leite YLR: **Geographic variation in hairy dwarf porcupines of *Coendou* from eastern Brazil (Mammalia: Erethizontidae).** *Zoologia* 2012, **29**:318-336.
23. Roze, U: The North American porcupine. 2nd edition. Ithaca: Cornell University Press; 2009.
24. Avise JC: Evolutionary pathways in nature: a phylogenetic approach. New York: Cambridge University Press; 2006.
25. Cunningham CW, Omland KE, Oakley TH: **Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal.** *Trends Eco Evol* 1998, **13**:361-366.
26. Pagel MD: **The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies.** *Syst Biol* 1999, **48**:612-622.
27. Gittleman JL, Anderson CG, Kot M, Luh H-K: **Phylogenetic ability and rates of evolution: a comparison of behavioral, morphological and life-history traits.** In *Phylogenies and the comparative method in Animal Behavior*. Edited by: Martins EP, Oxford: Oxford University press; 1996:166-205.
28. Purvis A: **Using interspecific phylogenies to test macroevolutionary hypothesis.** In *New uses for new phylogenies*. Edited by: Harvey PH, Brown AJL, Maynard-Smith J, Nee S, Oxford: Oxford University press; 1996:153-168.
29. Harvey PH, Purvis A: **Comparative methods for explaining adaptations.** *Nature* 1991, **351**:619-624.
30. Garland TJr, Dickerman AW, Janis CM, Jones JA: **Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation.** *Syst Biol* 1993, **42**:265-292.

31. Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF, Morales-Castilla I, Olalla-Tárraga MA, Rodríguez MA, Hawkins BA: **On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses.** *Ecography* 2012, **35**:239-249.
32. Diniz-Filho JAF, Sant'ana CER: **Phylogenetic correlograms and the evolution of body size in South American owls (Strigiformes).** *Genet Mol Biol* 2000, **23**:285-292.
33. Torres NM, Diniz-Filho JAF: **Macroecologia de carnívoros do Novo Mundo (Mammalia): envelopes de restrição e análise de padrões filogenéticos.** *Iheringia, Sér Zoo* 2004, **94**:155-161.
34. Diniz-Filho JAF: **Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes.** *Evolution* 2001, **55**:1104-1109.
35. Vital MVC: **Conservação filogenética de nicho e conservação da biodiversidade de *Partamona* (Apidae: Meliponini) em um panorama de mudanças climáticas globais.** *Tese de doutorado.* Viçosa: Universidade Federal de Viçosa; 2009.
36. Manceau M, Domingues VS, Mallarino R, Hoekstra HE: **The developmental role of Agouti in color pattern evolution.** *Science* 2011, **331**:1062-1065.
37. Scotland R, Pennington RT: **Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Analysis.** Philadelphia: Systematics Association; 2000.
38. Wiley EO, Lieberman BS: **Phylogenetics: theory and practice of Phylogenetic Systematics.** New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.; 2011.
39. Dozo MT, Vucetich MG, Candela AM: **Skull anatomy and neuromorphology of *Hypsosteiromys*, a colhuehuapian erethizontid rodent from Argentina.** *J Vert Paleo* 2004, **24**:228-234.
40. Reguero MA, Candela AM, Alonso RN: **Biochronology and biostratigraphy of the Uquía Formation (Pliocene–early Pleistocene, NW Argentina) and its**

- significance in the Great American Biotic Interchange.** *J South Amer Earth Scien* 2007, **23**:1-16.
41. Chapman DM, Roze U: **Functional histology of quill erection in the porcupine (*Erethizon dorsatum*).** *Can J Zool* 1997, **75**:1-10.
42. Gine GAF, Duarte JMB, Faria D: **Feeding ecology of a selective folivore, the thin-spined porcupine (*Chaetomys subspinosus*) in the Atlantic forest.** *J Mammal* 2010, **91**:931-942.
43. Singaravelan N, Pavlicek T, Beharav A, Wakamatsu K, Ito S, Nevo E: **Spiny Mice Modulate Eumelanin to Pheomelanin Ratio to Achieve Cryptic Coloration in “Evolution Canyon,” Israel.** *PLoS ONE* 2010, **5**:e8708.
44. Goswami A: **Morphological integration in the carnivoran skull.** *Evolution* 2006, **60**:169-183.
45. Figueirido B, MacLeod N, Krieger J, Renzi M, Pérez-Claros JA, Palmqvist P: **Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape.** *Paleobiology* 2011, **37**:490–518.
46. Goswami A: **Cranial modularity shifts during Mammalian evolution.** *The Amer Nat* 2006, **168**:270-280.
47. Marroig G, Cheverud JM: **Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys.** *Evolution* 2005, **59**, 1128-1142.
48. Monteiro LR, Nogueira MR: **Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats.** *BMC Evol Biol* 2011, **11**:137
49. Marroig G, Melo DAR, Garcia G: **Modularity, noise, and natural selection.** *Evolution* 2012, **66**:1506–1524.

50. Marroig G, Cheverud J: **Size as a line of least resistance ii: direct selection on size or correlated response due to constraints?** *Evolution* 2010, **64**:1470–1488.
51. Marroig G, Shirai LT, Porto A, Oliveira FB, De Conto V: **The Evolution of Modularity in the Mammalian Skull II: Evolutionary Consequences.** *Evol Biol* 2009, **36**:136-148
52. Nogueira MR, Peracchi AL, Monteiro LR: **Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats.** *Funct Ecol* 2009, **23**:715-723.
53. Monteiro LR, Bonato V, Reis SF: **Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae).** *Evol & Develop* 2005, **7**:429-439.
54. Voss RS, Lunde DP, Simonns NB: **The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland Rainforest fauna: part 2. nonvolant species.** *Bull Amer Mus Nat Hist* 2001, **263**:1-236.
55. Voss RS, Jansa SA: **Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling.** *Bull Amer Mus Nat Hist* 2003, **276**:1-82.
56. Maddison WP, Maddison DR: Mesquite: A modular system for evolutionary analysis Version 2.75; 2011 <<http://mesquiteproject.org>> Acessado em 15 de outubro de 2012.
57. Lewis, PO: **A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data.** *Syst Biol* 2001, **50**:913-925.

58. Hammer O, Harper DAT, Ryan PD: **PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.** *Paleo Elect* 2001, **4**:1–9.
59. Garland TJr, Dickerman AW, Janis CM, Jones JA: **Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation.** *Syst Biol* 1993, **42**:265-292.

5.8. Anexo 1

Matriz de divergência filogenética entre os grupos de Erethizontidae (unidades taxonômicas operacionais - OTU) analisados. *Co. insid N*, *Co. insid C* e *Co. insid S* = *Co. insidiosus* dos grupos Norte, Centro e Sul, respectivamente, propostos por Caldara e Leite (2012); *Co. nycth* = *Co. nycthemera*; *Co. roosm* = *Co. roosmalenorum*; *Co. melan* = *Co. melanurus*; *Co. prehe C* e = *Co. prehensilis* com pelagem clara; *Co. prehe E* = *Co. prehensilis* com pelagem escura; *E. dorsa* = *E. dorsatum*; *Ch. subsp* = *Ch. subspinosus*.

Grupos (OTU)	<i>Co. insid N</i>	<i>Co. insid C</i>	<i>Co. insid S</i>	<i>Co. nycth</i>	<i>Coendou sp.</i>	<i>Co. roosm</i>	<i>Co. melan</i>	<i>Co. prehe C</i>	<i>Co. prehe E</i>	<i>E. dorsa</i>	<i>Ch. subsp</i>
<i>Co.insidiosus N.</i>	0	46	48	94	80	146	142	152	142	230	341
<i>Co. insidiosus C.</i>	46	0	44	90	76	142	138	148	138	226	337
<i>Co.insidiosus S.</i>	48	44	0	92	78	144	140	150	140	228	339
<i>Co. nycthemera</i>	94	90	92	0	84	162	158	168	158	246	357
<i>Coendou sp.</i>	80	76	78	84	0	148	144	154	144	232	343
<i>Co. roosmalenorum</i>	146	142	144	162	148	0	164	174	164	256	408
<i>Co. melanurus</i>	142	138	140	158	144	164	0	128	118	210	362
<i>Co. prehensilis C.</i>	152	148	150	168	154	174	128	0	58	168	324
<i>Co. prehensilis E.</i>	142	138	140	158	144	164	118	58	0	178	334
<i>E. dorsatum</i>	230	226	228	246	232	256	210	168	178	0	350
<i>Ch. subspinosus</i>	341	337	339	357	343	408	362	324	334	350	0

5.9. Figuras

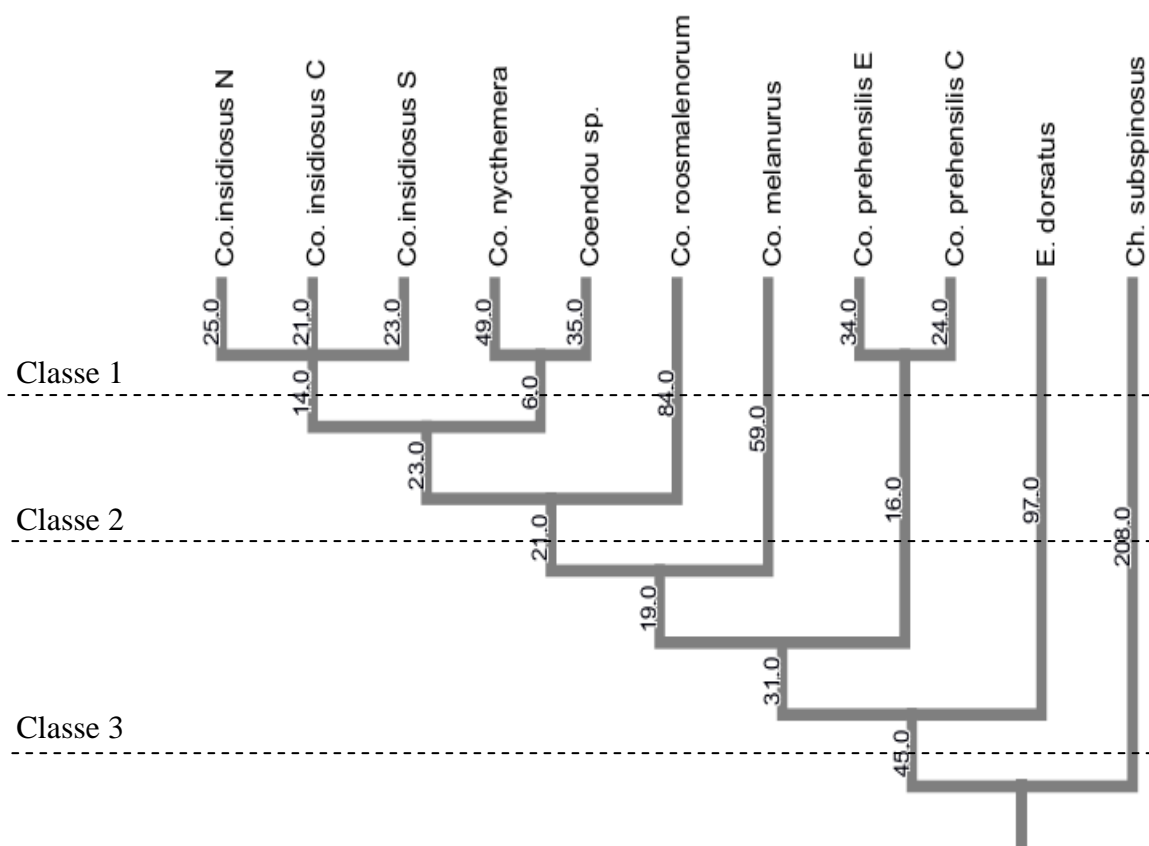


Figura 1. Hipótese de relacionamento filogenético entre os Erethizontidae analisados, baseada nos resultados do Capítulo 1. As linhas tracejadas indicam as classes de distância filogenética definidas. Valores representam comprimentos dos ramos.

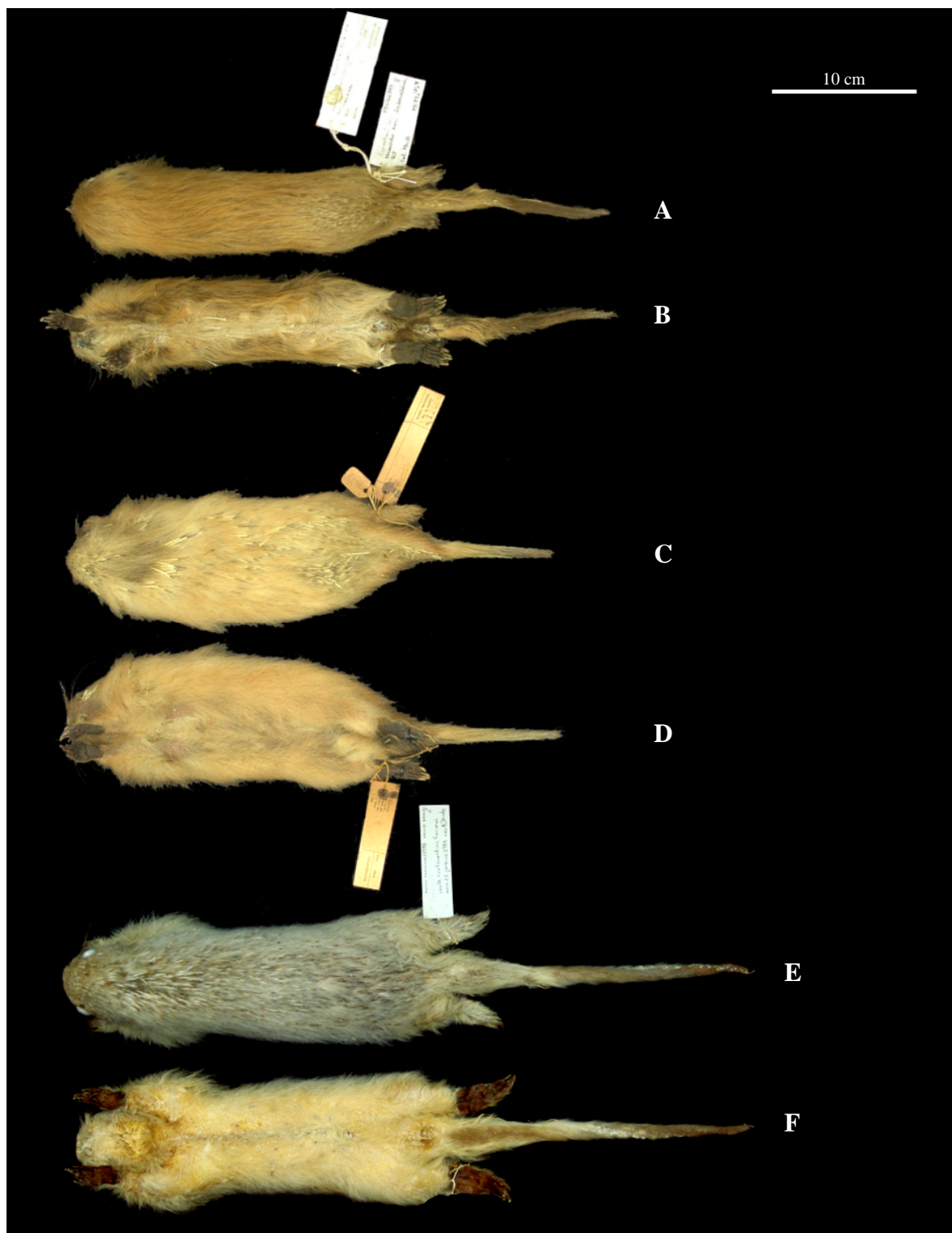


Figura 2. Pelagem de indivíduos jovens de Erethizontidae. Todos os exemplares ilustrados estão no mesmo estágio de desenvolvimento (apenas quartos pré-molares e primeiros molares eclodidos). Comparação entre *Co. nycthemera* (MZUSP13520: A = dorsal; B = ventral), *Co. insidiosus* (MN11466: C = dorsal; D = ventral) e *Co. prehensilis* (MPEG125989: E = dorso; F= ventral).

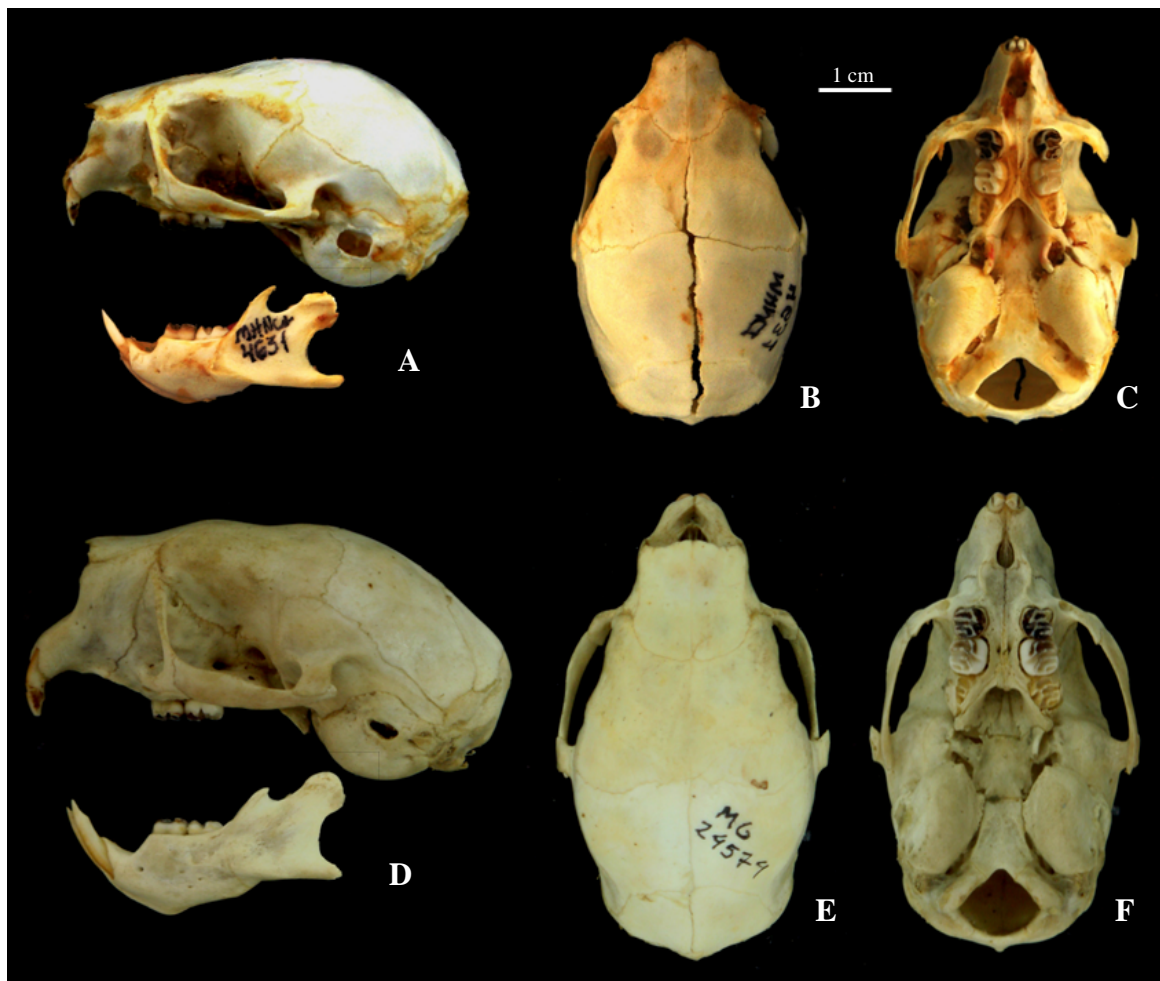


Figura 3. Crânios de indivíduos jovens de Erethizontidae demonstrando grande similaridade nos estados nas fases iniciais de desenvolvimento (apenas os quartos pré-molares e primeiros molares eclodidos). Comparação entre *Co. insidiosus* (MHNCI4631: A = lateral; B = dorsal; C = ventral) e *Co. prehensilis* (MPEG24574: D = lateral; E = dorsal; F = ventral).

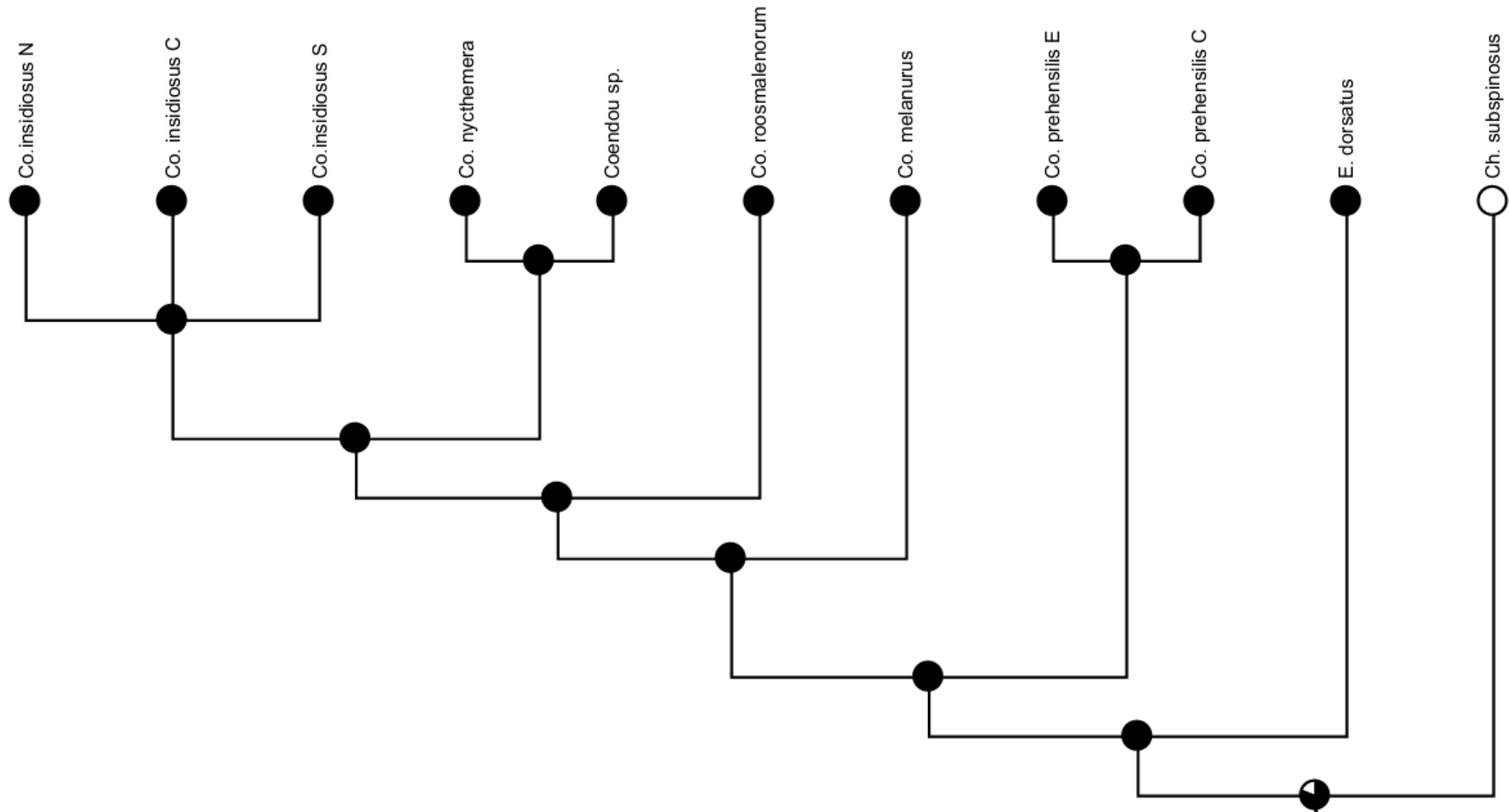


Figura 4. Mapeamento da presença (preto) e ausência (branco) de espinhos ondulados. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

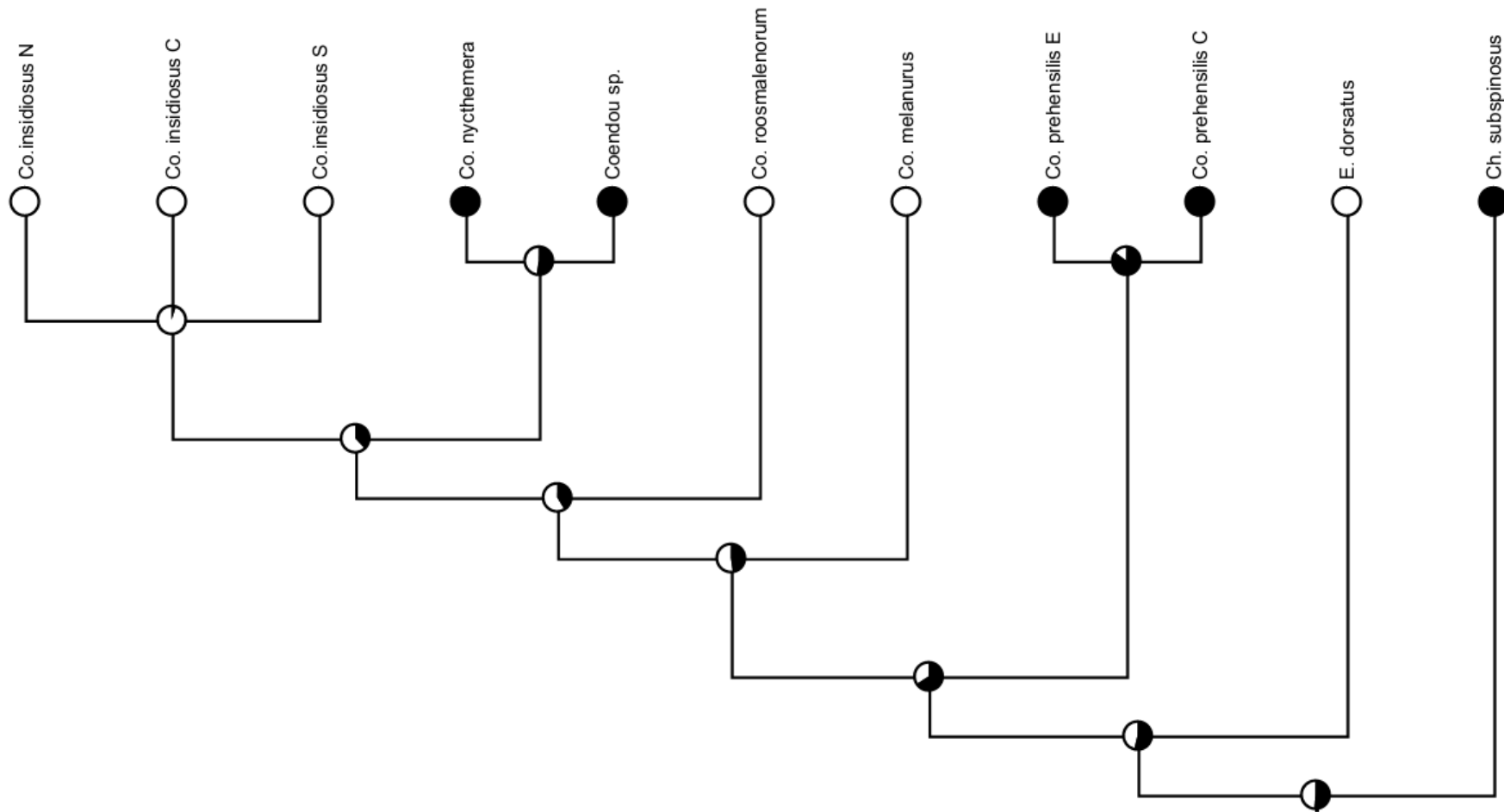


Figura 5. Mapeamento da presença (branco) e ausência (preto) de pelos recobrando espinhos. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

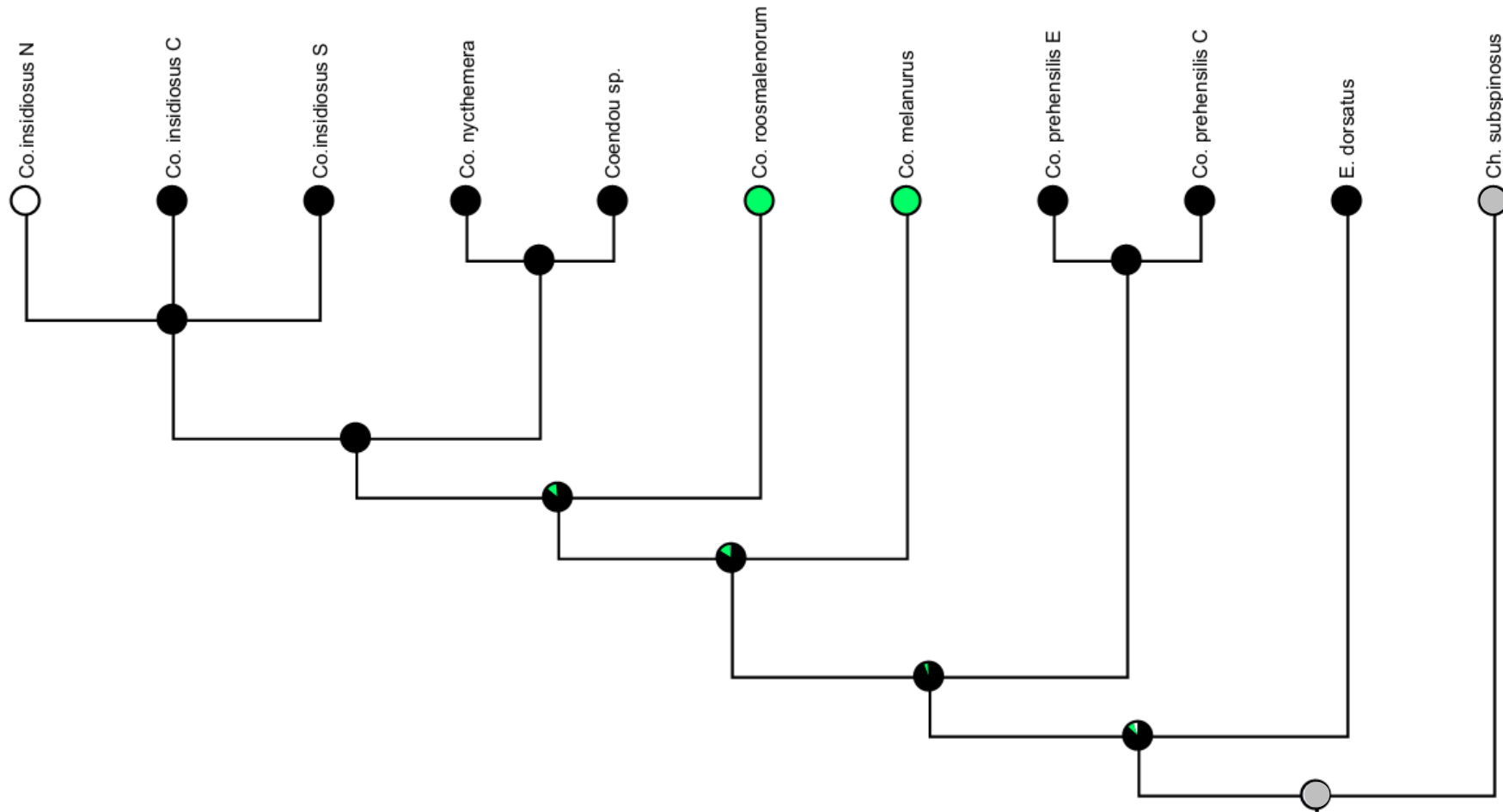


Figura 6. Mapeamento da cor da base dos pelos sobre o dorso. Preto = castanho-escuro (C-escuro); verde = castanho-claro (C-claro); branco = bege; cinza = estado de caráter indefinido. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

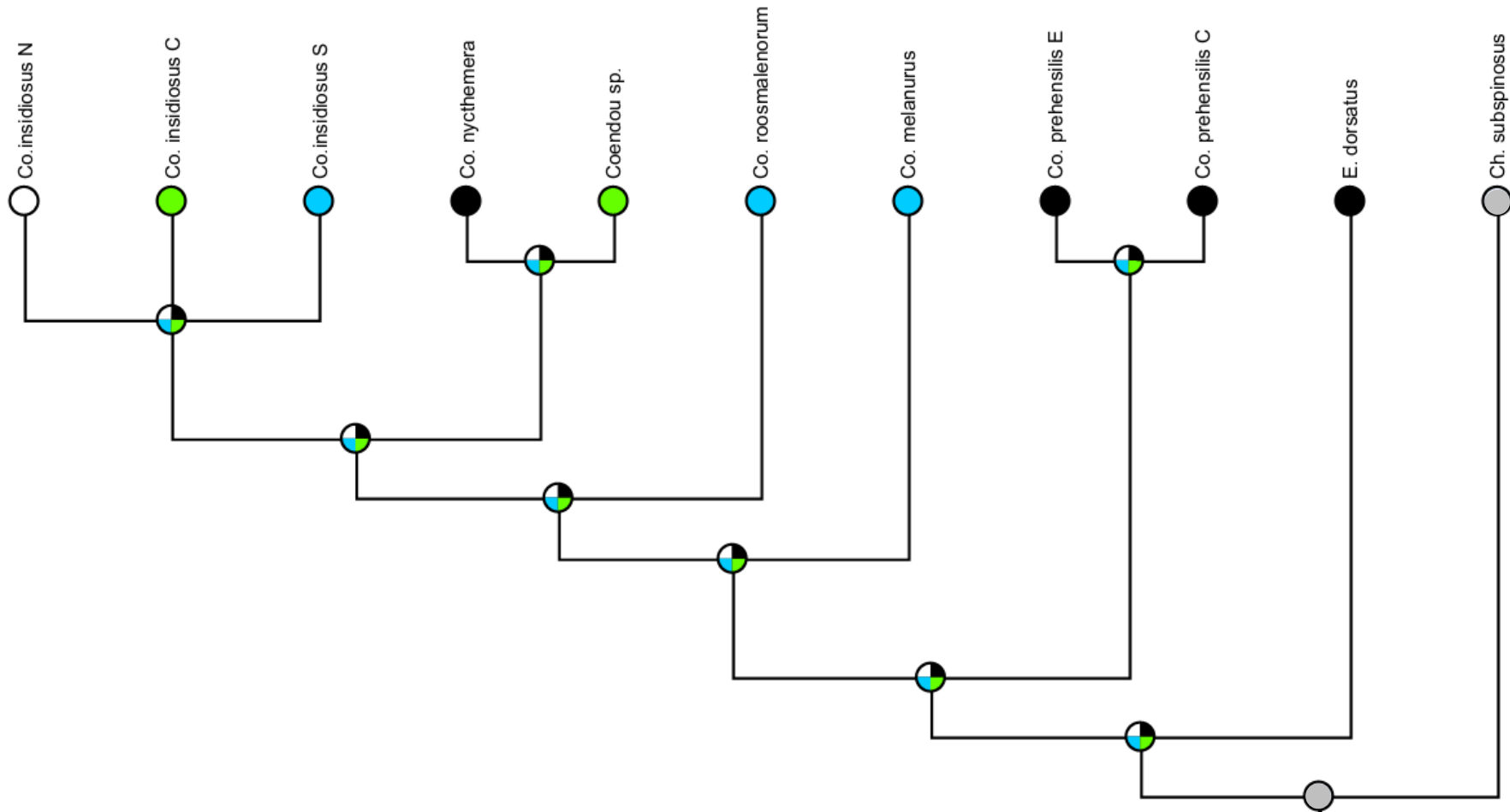


Figura 7. Mapeamento da cor da ponta dos pelos sobre o dorso. Preto = castanho-claro (C-claro); branco = bege; azul = amarelo; verde = laranja; cinza = estado de caráter indefinido. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

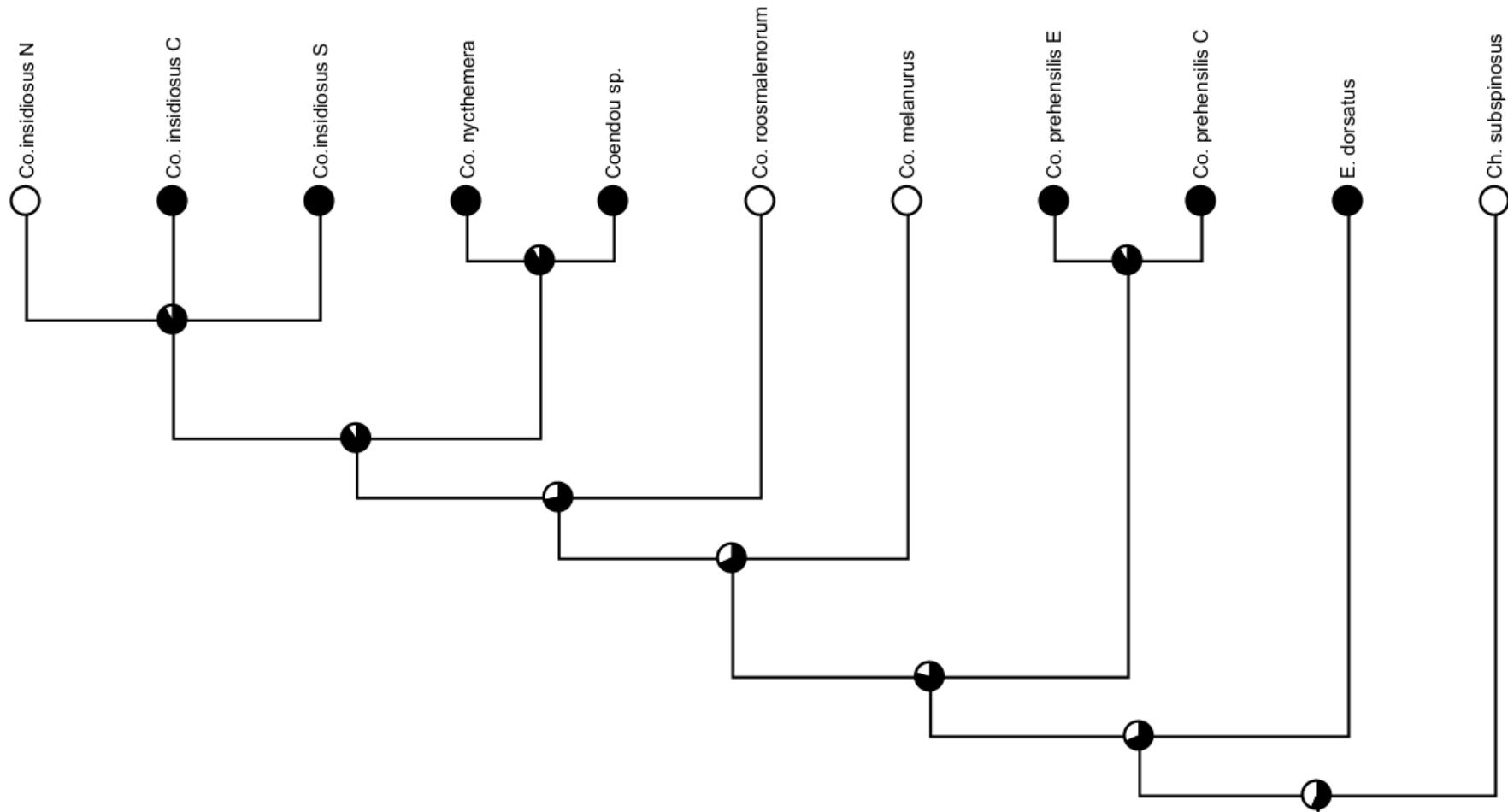


Figura 8. Mapeamento da presença (branco) e ausência (preto) de espinhos tricolores. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

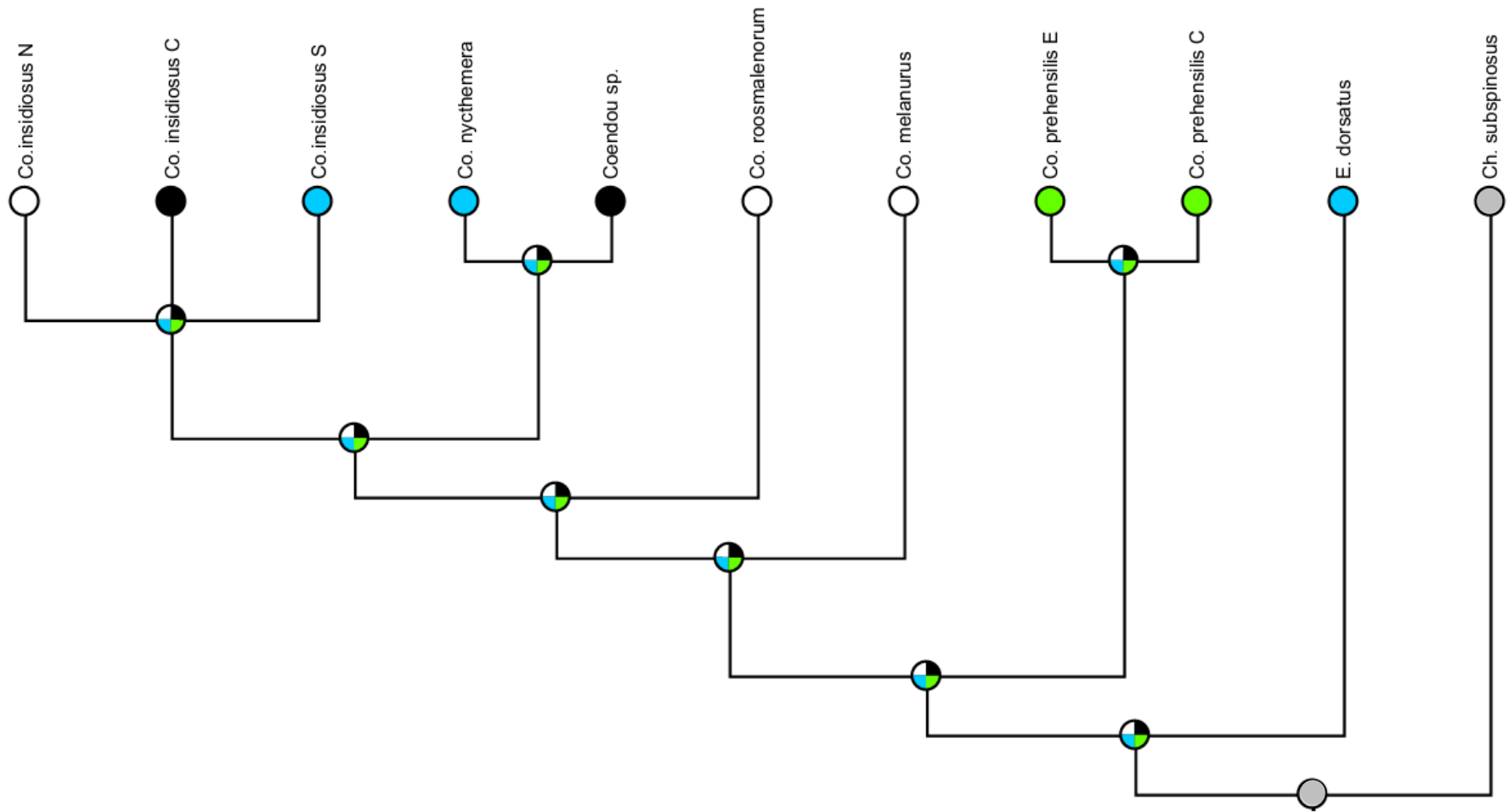


Figura 11. Mapeamento da cor da ponta dos pelos sobre o dorso. Preto = preta; azul = amarelo; verde = branco; branco = laranja; cinza = estado de caráter indefinido. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

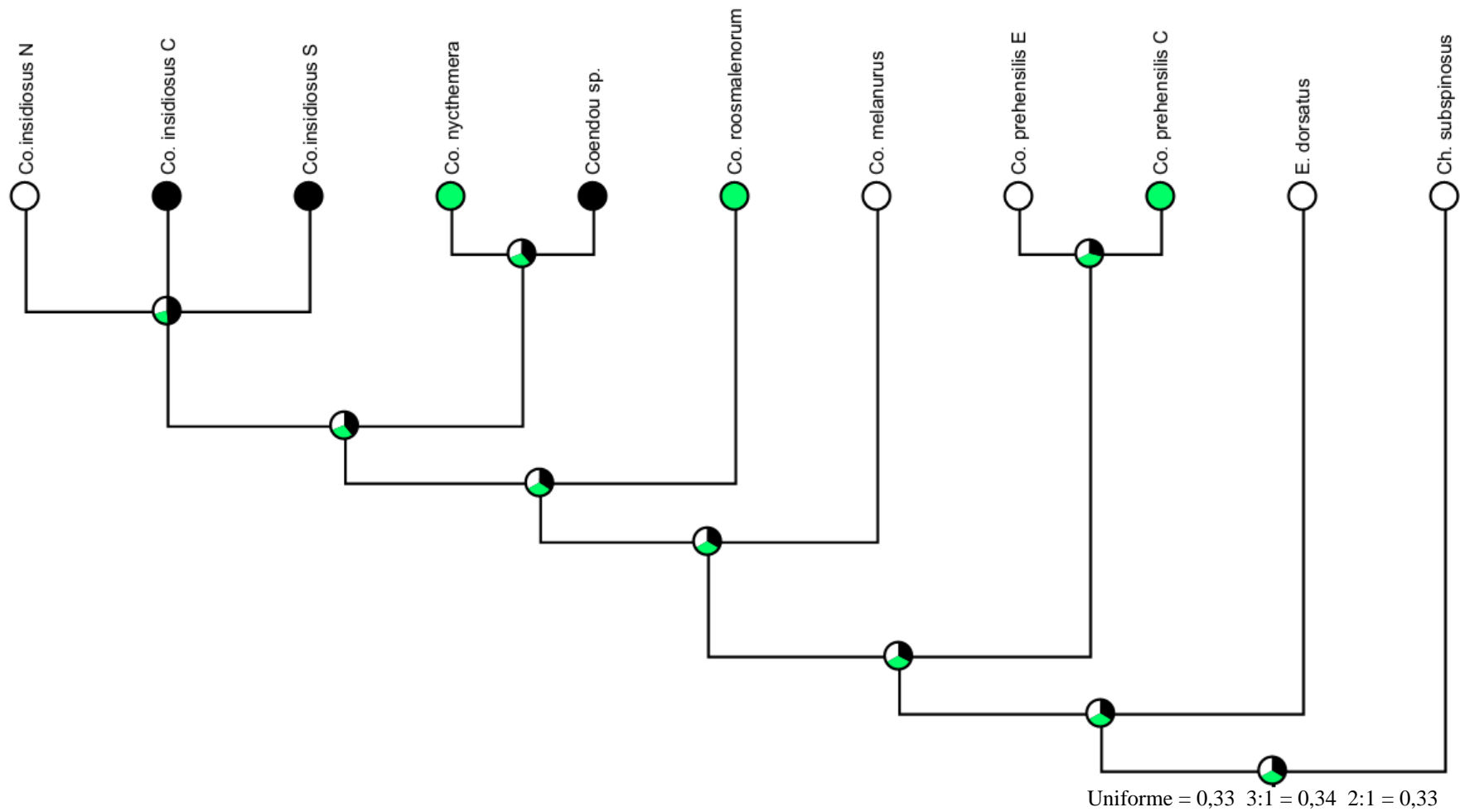


Figura 12. Mapeamento da proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda. Preto = duas partes para cor da base para uma para a cor da ponta (2:1); verde = três partes para cor da base para uma para a cor da ponta (3:1); branco = coloração uniforme. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

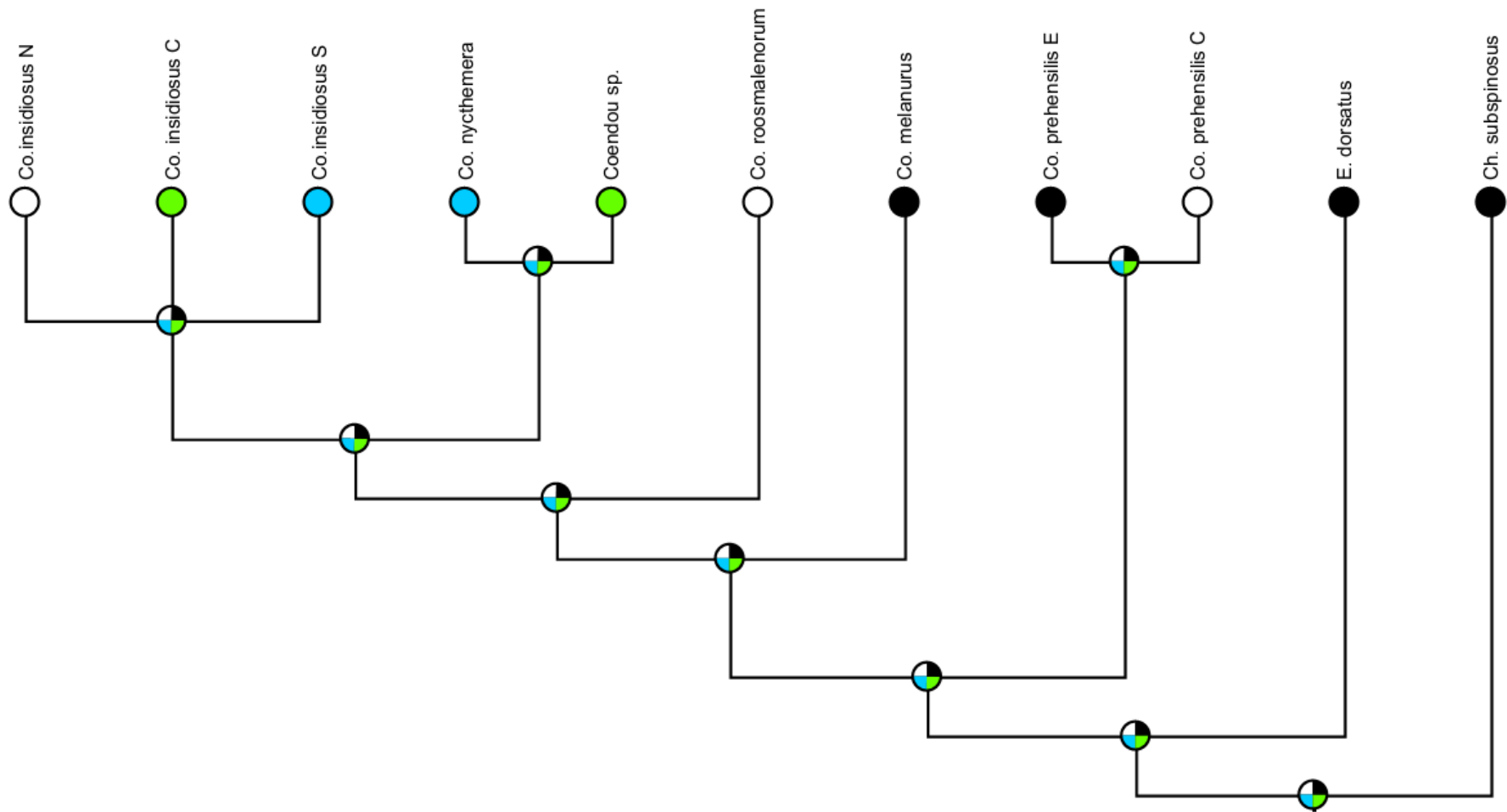


Figura 13. Mapeamento das espículas na região ventral da base da cauda. Preto = laranja; azul = castanho-escuro (C-escuro); verde = amarelo; branco = bege. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.

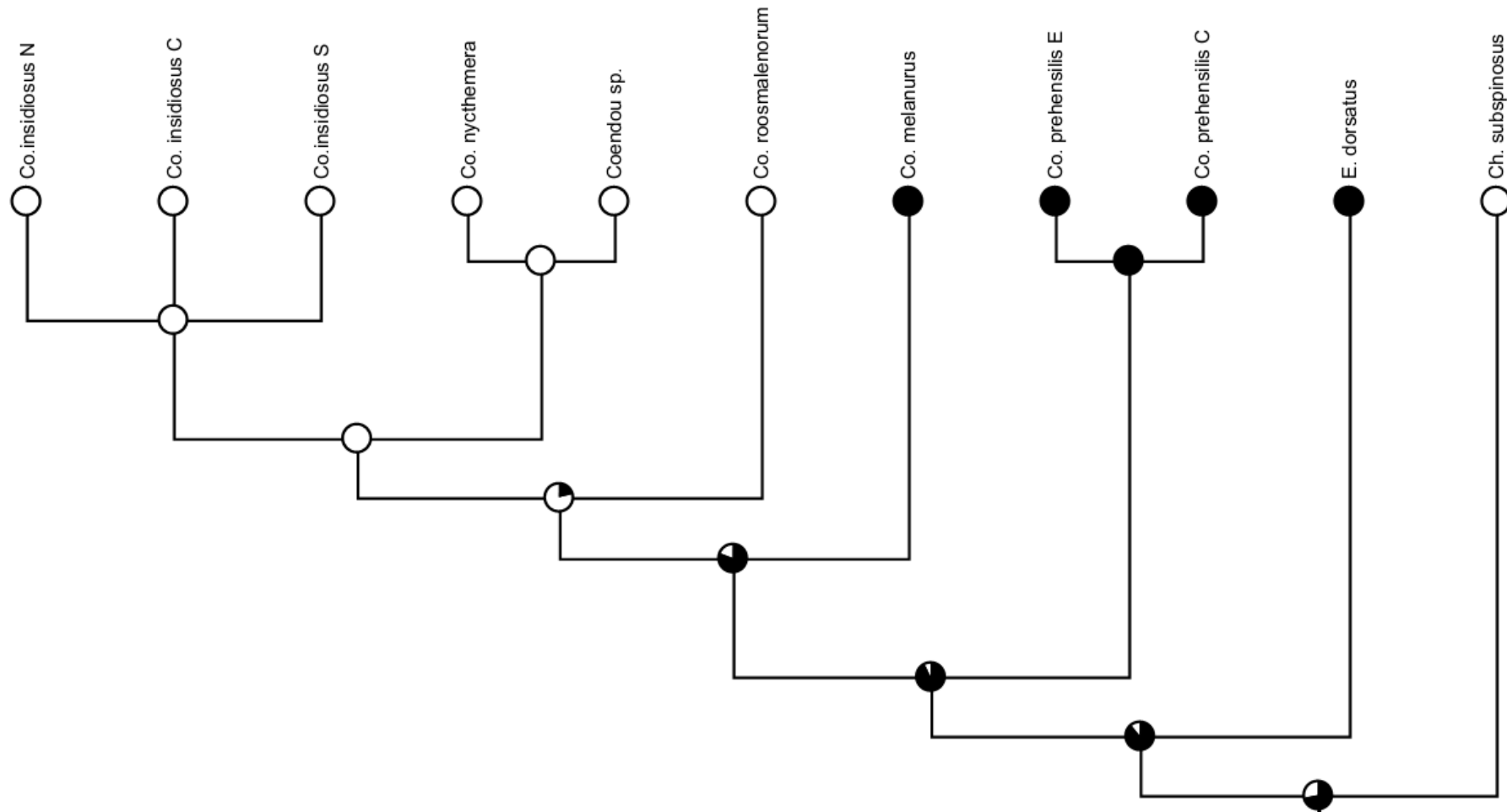
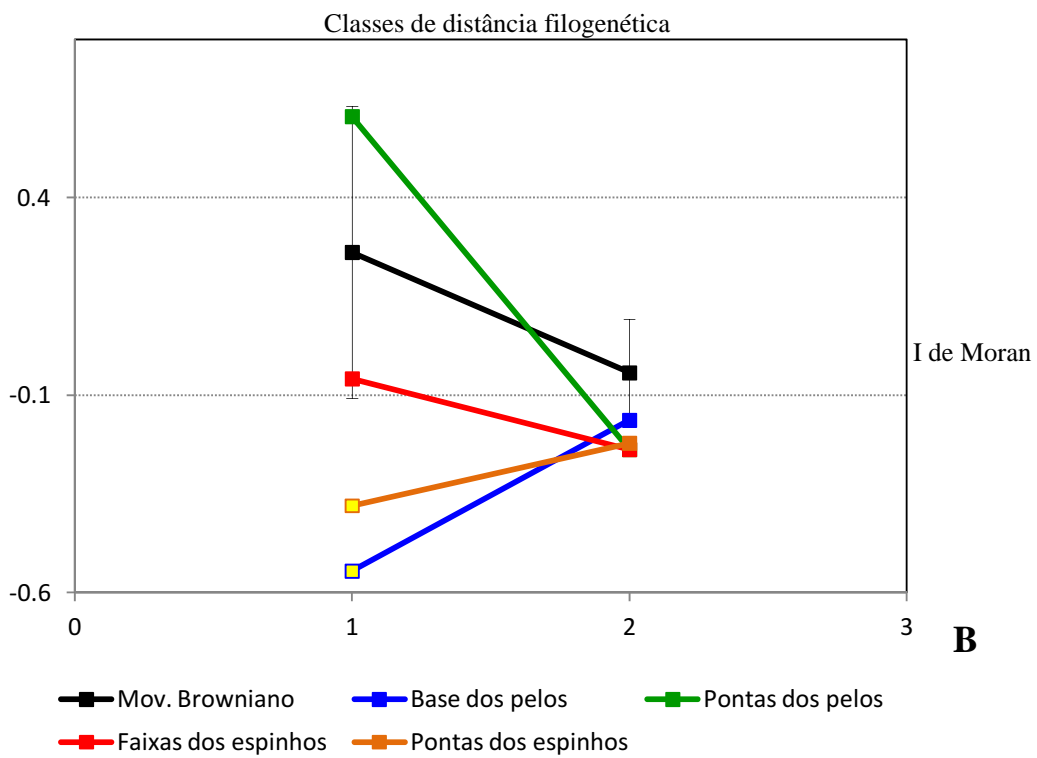
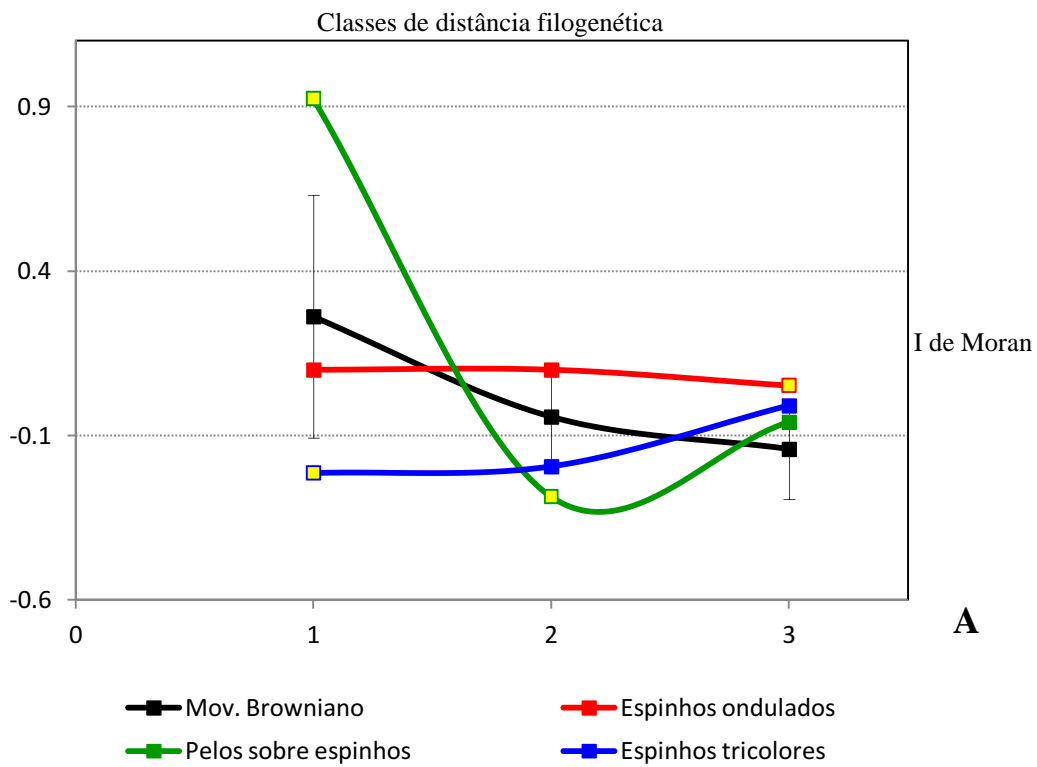


Figura 16. Mapeamento do comprimento da série maxilar. Branco = curta; preto = longa. Probabilidades de cada estado como possível estado ancestral (PEA) representadas em cada nó.



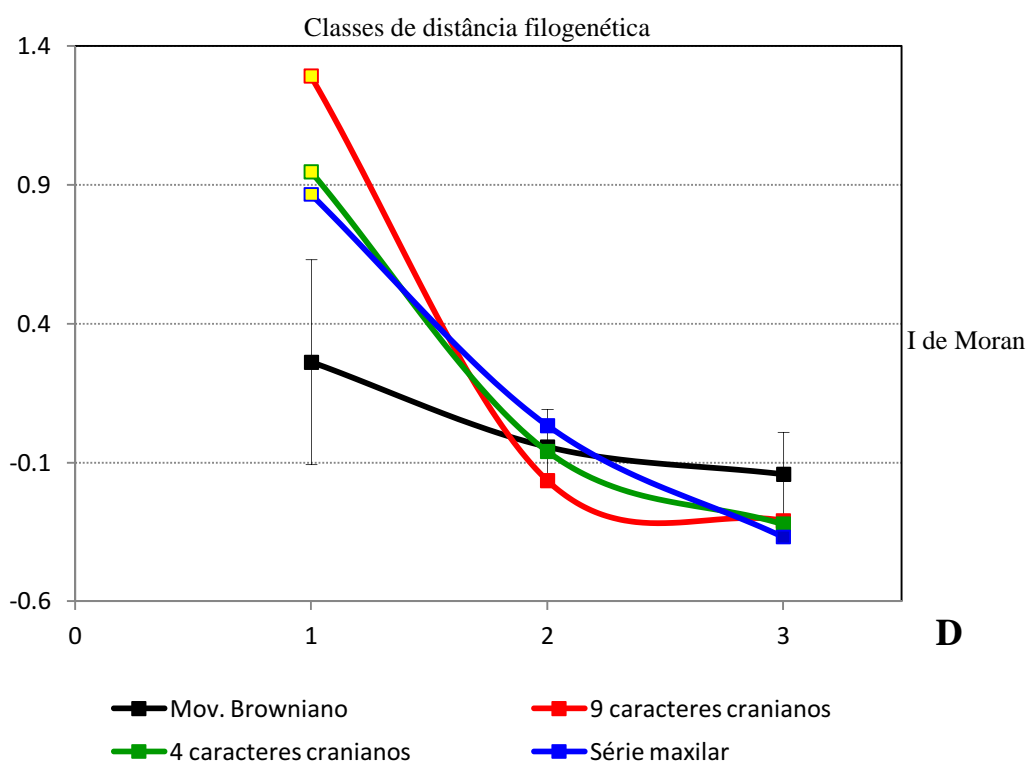
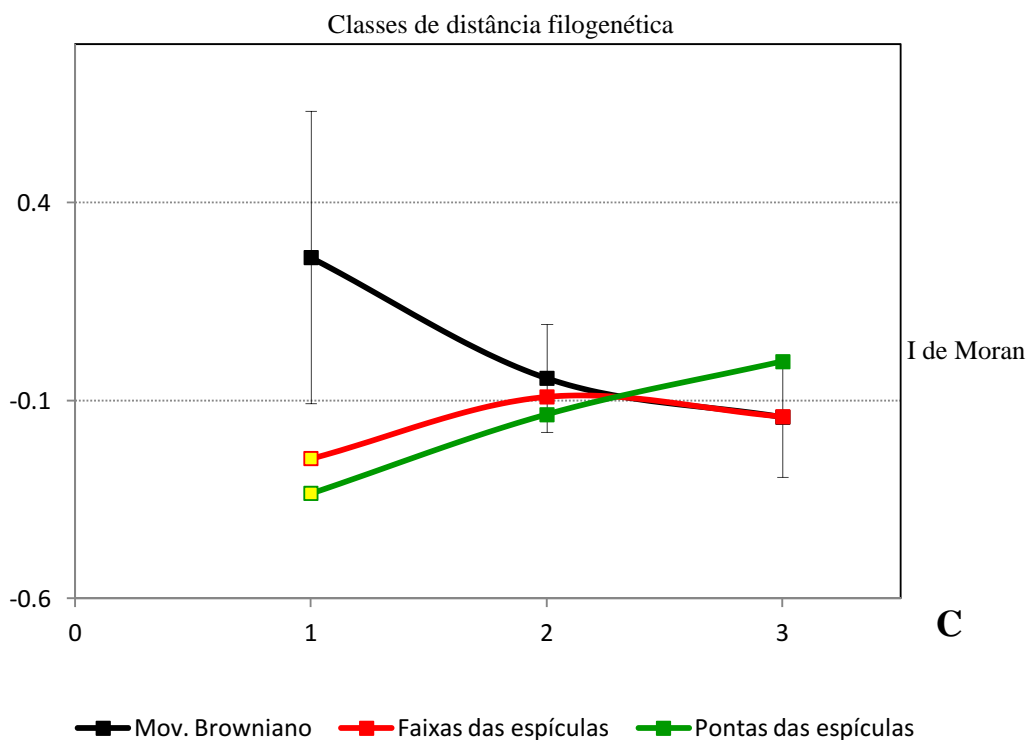


Figura 17. Dipersão dos coeficientes de autocorrelação em cada classe de distância filogenética para as simulações e para cada uma das variáveis analisadas em Erethizontidae. Barras verticais indicam os desvios padrão dos coeficientes médios de I de Moran para as simulações de movimento Browniano. Pontos em amarelo significam coeficientes de caracteres significativamente diferentes ($p < 0,05$) dos coeficientes das simulações de movimento Browniano.

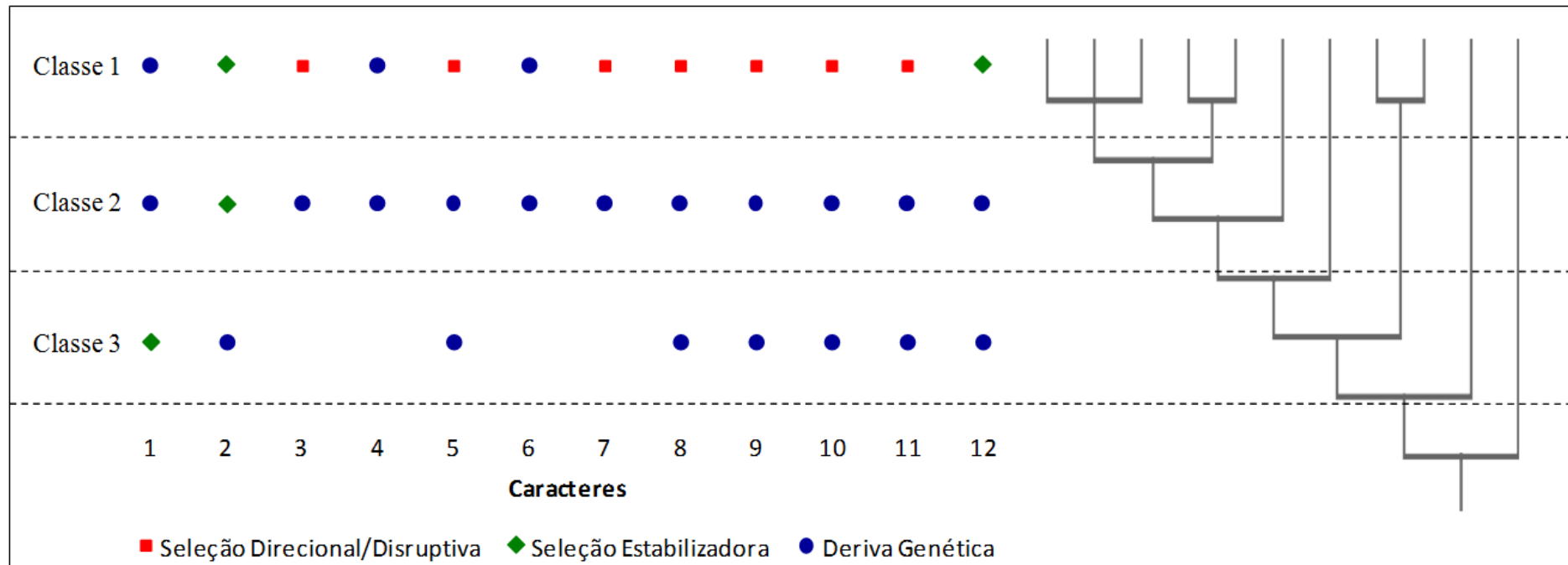


Figura 18. Processos mais importantes para a evolução dos caracteres em cada uma das classes de distância filogenética. Lista de caracteres: 1) presença de espinhos ondulados; 2) presença de pelos recobrimdo espinhos; 3) cor da base dos pelos dorsais; 4) cor das pontas dos pelos dorsais; 5) presença de espinhos tricolores; 6) proporção das faixas de cores dos espinhos; 7) cor da ponta dos espinhos; 8) proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda 9) cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda; 10) formato do crânio, formato da superfície do crânio, formato da abertura nasal, comprimento do diastema, comprimento da bula timpânica, altura do rosto, largura dos incisivos, comprimento do rosto e largura da fossa mesopterigoide; 11) comprimento do crânio, largura do crânio, largura do rosto e largura do nasal; 12) comprimento da série maxilar.

5.10. Tabelas

Tabela 1. Estados registrados para os caracteres analisados nos indivíduos de Erethizontidae. C-claro = castanho-claro, C-escuro = castanho-escuro, C = cabeça, O = ombro, M = mesodorso, A = amarelo, P = preto, T = terceira cor.

Caracteres analisados	Estado 0	Estado 1	Estado 2	Estado 3
Presença de espinhos ondulados	Ausente	Presente	–	–
Presença de pelos recobrimdo espinhos	Presente	Ausente	–	–
Cor da base dos pelos sobre o dorso	Bege	C-claro	C-escuro	–
Cor das pontas dos pelos dorsais	Bege	Amarelo	Laranja	C-claro
Presença de espinhos tricolores	Ausente	Presente	–	–
Posição dos espinhos tricolores	C-O-M	Dorso	–	–
Tamanho das faixas de cores dos espinhos	A>P	A>P=T	A=P>T	A<P>T
Cor da ponta dos espinhos	Preto	Amarelo	Branco	Laranja
Proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda	Uniforme	3:1	2:1	–
Cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda	Bege	C-escuro	Amarela	Laranja
Formato do crânio	Fusifforme	Arredondado	–	–
Formato da superfície do crânio	Achatada	Inflada	–	–
Formato da abertura nasal	Triangular	Arredondada	–	–
Comprimento do crânio	Curto	Longo	–	–
Comprimento do diastema	Curto	Longa	–	–
Comprimento da bula timpânica	Longa	Curta	–	–
Altura do rostro	Alto	Baixo	–	–
Largura dos incisivos	Largo	Estreito	–	–
Comprimento do rosto	Curto	Longo	–	–
Largura da fossa mesopterigoide	Larga	Estreita	–	–
Largura do crânio	Estreito	Largo	–	–
Largura do rostro	Estreito	Largo	–	–
Largura do nasal	Estreito	Largo	–	–
Comprimento da série maxilar	Curta	Longa	–	–

Tabela 2. Estados de caracteres registrados para as espécies analisadas. Nomenclatura dos estados de caracteres segue a Tabela 1. Co.insN = *Co. insidiosus* do grupo Norte; Co.insC = *Co. insidiosus* do grupo Centro; Co.insS = *Co. insidiosus* do grupo Sul; Co.nyc = *Co. nycthemera*; Co.sp. = *Coendou* sp; Co.roo = *Co. roosmalenorum*; Co.mel = *Co. melanurus*; Co.preC = *Co. prehensilis* do padrão claro; Co.preE = *Co. prehensilis* do padrão escuro; E.dors = *E. dorsatum*; Ch.sub = *Ch. subspinus*.

Caracteres analisados	Co.insN	Co.insC	Co.insS	Co.nyc	Co.sp.	Co.roo	Co.mel	Co.preC	Co.preE	E.dors	Ch.sub
Presença de espinhos ondulados	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Presença de pelos recobrimdo espinhos	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1
Cor da base dos pelos sobre o dorso	0	2	2	2	2	1	1	2	2	2	–
Cor das pontas dos pelos dorsais	0	2	1	3	2	1	1	3	3	3	–
Presença de espinhos tricolores	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0
Posição dos espinhos tricolores	–	0	1	0	1	–	–	1	1	1	–
Proporção das faixas de cores dos espinhos	0	1	2	2	1	0	0	2	2	1	–
Cor da ponta dos espinhos	0	3	1	1	3	0	0	2	2	1	–
Cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda	0	2	1	1	2	0	3	0	3	3	3
Proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda	0	2	2	1	2	1	0	1	0	0	0
Formato do crânio	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Formato da superfície do crânio	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Formato da abertura nasal	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Comprimento do crânio	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Comprimento do diastema	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Comprimento da bula timpânica	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Altura do rosto	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Largura dos incisivos	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Comprimento do rosto	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Largura da fossa mesopterigoide	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Largura do crânio	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Largura do rosto	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Largura do nasal	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Comprimento da série maxilar	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0

Tabela 3. Correlação entre as matrizes de distância dos estados de caracteres e a matriz de distância filogenética total e de cada classe filogenética. Valores em negrito representam correlações significativas. Classe 1 = espécies; Classe 2 = gêneros e grupos de espécie espécies próximas; Classe 3 = subfamílias.

Caracteres	Total	classe 1	classe 2	classe 3
Presença de espinhos ondulados	0.85	0.14	0.40	1.00
Presença de pelos recobrimdo espinhos	0.04	0.31	0.35	0.05
Cor da base dos pelos sobre o dorso	-0.12	-0.14	-0.16	–
Cor das pontas dos pelos dorsais	0.05	0.09	0.00	–
Presença de espinhos tricolores	0.13	0.01	-0.02	0.18
Tamanho das faixas de cores dos espinhos	-0.08	0.00	-0.12	–
Cor da ponta dos espinhos	-0.19	-0.05	-0.23	–
Proporção da faixas de cores das espículas da região ventral da base da cauda	-0.06	-0.10	-0.17	-0.06
Cor das pontas das espículas na região ventral da base da cauda	0.08	-0.07	0.05	0.00
9 caracteres cranianos	-0.07	0.19	0.12	-0.13
4 caracteres cranianos	0.14	0.25	0.31	-0.13
Comprimento da série maxilar	0.17	0.29	0.27	-0.10

9 caracteres cranianos = formato do crânio, formato da superfície do crânio, formato da abertura nasal, comprimento do diastema, comprimento da bula timpânica, altura do rostró, largura dos incisivos, comprimento do rostró e largura da fossa mesoptérgoide.

4 caracteres cranianos = comprimento do crânio, largura do crânio, largura do rostró e largura do nasal.

6. Conclusão

Este trabalho contribuiu para a compreensão das relações filogenéticas e sistemática de Erethizontidae. Pela primeira vez, foram utilizadas sequências do éxon 28 do gene nuclear que codifica o fator von Willebrand (vWF), tanto em separado quanto concatenadas a sequências do gene mitocondrial citocromo b (Cit b), para inferência filogenética. As análises filogenéticas combinadas às análises morfológicas e morfométricas confirmaram a distinção das subfamílias Chaetomyinae e Erethizontinae e dos gêneros *Chaetomys*, *Erethizon* e *Coendou*. Além disto, também permitiu a distinção de *Co. prehensilis* do clado com as espécies menores de *Coendou*, utilizando principalmente caracteres cranianos e diferenças em suas medidas, mas não é adequado associar este clado ao epíteto genérico *Sphiggurus*. As espécies do clado *Coendou* menores são claramente distinguível por seus caracteres da pelagem e por algumas variáveis morfométricas. Os resultados também reforçam a designação da nova espécie que está sendo descrita em outro trabalho. Diferentemente do proposto por muito autores, os presentes resultados demonstram que *Co. spinosus* é sinônimo de *Co. insidiosus*, pois esses grupos não são reciprocamente monofiléticos, exibem grande sobreposição em seus estados de caracteres cranianos e da pelagem e constituem um grupo coeso segundo as análises morfométricas.

Neste trabalho foi demonstrado que os espécimes jovens de Erethizontinae exibem estados de caracteres cranianos muito similares aos das espécies menores de ouriços-cacheiros de pequeno porte, nas quais o crânio pouco se altera durante o crescimento, mas as espécies de maior porte mudam drasticamente. Tal como apresentado em outros trabalhos, o grande crescimento integrado dos módulos cranianos pode ser o responsável pelas modificações cranianas dos ouriços-cacheiros de maior porte. No entanto, os estados de caracteres da pelagem dorsal dos jovens sofrem grandes modificações durante o desenvolvimento na maioria das às espécies analisadas.

O presente estudo abordou o mapeamento de um grande número de caracteres fenotípicos e o estudo de seus processos evolutivos. O mapeamento apontou os estados ancestrais mais prováveis de muitos caracteres da pelagem variaram ao longo da filogenia, mas não foi conclusivo para os caracteres mais variáveis. No entanto, para a maioria dos caracteres cranianos, os estados de presentes nos jovens e nas espécies de ouriços-cacheiros menores são os estados ancestrais mais prováveis em todos os níveis da filogenia.

Este é o primeiro trabalho onde se buscou compreender os padrões de evolução dos caracteres fenotípicos em Erethizontidae. De forma geral, processo mais influente na evolução dos ouriços-cacheiros foi a deriva genética, mas é possível afirmar que a seleção natural (principalmente a direcional ou disruptiva) foi o processo mais influente na diversificação das espécies, enquanto a deriva genética contribuiu mais fortemente na origem dos táxons superiores (grupos de espécies, gêneros e subfamílias).

Apesar das contribuições do presente trabalho, conclusões complementares sobre a filogenia, sistemática e evolução de Erethizontidae podem ser obtidas amostrando-se as espécies não incluídas nestas análises. Além disto, a inclusão de outros genes pode refinar os agrupamentos e aumentar o suporte dos clados encontrados. Também é possível que outras metodologias para o estudo da evolução fenotípica possam contribuir para a compreensão da história evolutiva dos ouriços-cacheiros.