



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Tese de Doutorado

*Macroevolutionary patterns in a global radiation:  
convergence and diversification of Ctenohystrica rodents*

LUIZA FLORES GASPARETTO

Porto Alegre, agosto de 2023

*Macroevolutionary patterns in a global radiation:  
convergence and diversification of Ctenohystrica rodents*

**Luiza Flores Gasparetto**

Tese de Doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Dr. Thales Renato Ochotorena de Freitas

Coorientador: Dr. Renan Maestri

Colaborador: Dr. Bruce D. Patterson

Comissão examinadora

Dra. Maria João Ramos Pereira (UFRGS)

Dra. Rafaela Velloso Missagia (FMNH)

Dr. Yuri Luiz Reis Leite (UFES)

Porto Alegre, agosto de 2023

## CIP - Catalogação na Publicação

Gasparetto, Luiza Flores  
Macroevo­lutionary patterns in a global radiation:  
convergence and diversification of Ctenohystrica  
rodents / Luiza Flores Gasparetto. -- 2023.  
214 f.  
Orientador: Thales Renato Ochotorena de Freitas.

Coorientador: Renan Maestri.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2023.

1. adaptação. 2. diversificação. 3. evolução  
convergente. 4. macroevolução. 5. métodos  
filogenéticos comparativos. I. Freitas, Thales Renato  
Ochotorena de, orient. II. Maestri, Renan, coorient.  
III. Título.

**ATA AUTENTICADA**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
Instituto de Biociências

Programa de Pós-Graduação em Ecologia  
ECOLOGIA - Doutorado  
Ata de defesa de Tese

Aluno: Luiza Flores Gasparetto, com ingresso em 06/03/2018

**Título:** Macroevolutionary patterns in a global radiation: convergence and diversification of Ctenohystrica rodents

Data: 18/08/2023

Horário: 14:00

Banca Examinadora	Conceito	Origem
Maria Joao Veloso da Costa Ramos Pereira	A	UFRGS
Rafaela Velloso Missagia	A	FMNH
Yuri Luiz Reis Leite	A	UFES

Conceito Geral da Banca: A

Data da homologação:

Porto Alegre, 13 de outubro de 2023

Programa de Pós-Graduação em Ecologia  
Av. Bento Gonçalves, 9500 Prédio 43422 - Bairro Agronomia - Telefone 33087623  
Porto Alegre - RS

Documento gerado sob autenticação nº FPA.572.938.NNS  
Pode ser autenticado, na Internet, pela URL <http://www.ufrgs.br/autenticacao>,  
tendo validade sem carimbo e assinatura.

*Para os meus sobrinhos,  
Maya, Antônia, Aurora, Amélia e Theo,  
pelo estímulo diário de me tornar a minha melhor versão.*

## AGRADECIMENTOS

Escrever uma tese de doutorado foi um imenso desafio. Essa tese foi resultado de um intenso processo de construção e desconstrução de ideias, e não somente sobre ciência, mas sobre a vida como um todo. Me custou muito suor e muitas lágrimas, mas também muitos e muitos sorrisos. Graças a esse processo conheci pessoas incríveis que caminharam ao meu lado em diferentes etapas durante esse percurso. E a essas pessoas fica registrado aqui minha gratidão.

Agradeço aos meus pais, **Neiva Maria Flores Gasparetto** e **Angelo Moacir Gasparetto**, pelo amor e apoio de sempre.

Ao meu companheiro, **Carlos Henrique Spigolon**, meu maior fã e incentivador. Obrigada por todo o amor, por compartilhar a vida comigo, e por toda vida que está por vir!

Aos meus amores felinos, à **Diaba**, que fez parte de toda minha jornada acadêmica desde a graduação na UFSM até hoje, e ao **Paca**, que se juntou à família durante o mestrado. Agradeço pelas brincadeiras diárias, pelos 'ron-rons' carinhosos, e pela companhia durante os dias e noites da escrita da tese.

Agradeço também a todos os professores que fizeram parte da minha formação, desde os anos iniciais do ensino básico ao doutorado. Em especial, ao meu orientador **Thales de Freitas**, que abriu as portas do 'Lab Tucão', me apresentou o mundo dos roedores e tem me orientado desde o início do meu mestrado na UFRGS. Agradeço também ao **Renan Maestri**, que de colega passou a coorientador, e tem me iluminado no mundo da macroevolução. Agradeço de coração ao **Bruce Patterson** por me receber com tanto carinho no Field Museum of Natural History durante o período de doutorado sanduíche, tornando Chicago e o museu minha segunda casa nesse mundo. A esses três gigantes, agradeço pelo aprendizado, pela constante motivação, pela liberdade e confiança, e é claro, pela amizade!

Sou muito grata a todos os colegas e amigos do **Laboratório de Citogenética e Evolução e Laboratório Ecomorfologia e Macroevolução da UFRGS** pelos anos de parceria, troca de ideias e amizade. Em especial, agradeço à **Bruna Szynwelski**, minha irmã de coração, dividimos um laboratório, uma casa, e agora seguimos compartilhando dessa amizade que levarei para vida toda! E à **Thamara Santos de Almeida**, que compartilhou comigo o amor pela divulgação científica e pelos tuco-tucos, transformando comigo uma ideia em realidade!

À minha família de Chicago, **João Capurucho, Natália Cortes Delgado, Antônio Rossano, Maureen Turcatel, Rodrigo Laux, Noe De La Sancha e Stefania Briones** por toda ajuda, incentivo e amizade durante minha estadia em Chicago. Com vocês descobri que o sangue latino é o mais resiliente e caloroso do mundo!

Agradeço de coração à equipe de divulgação científica do Projeto Tuco-tuco, **Thamara Santos de Almeida, Bruno Grassi, Luísa Fabrício, Lenara Gazieiro, Mariana Almeida, Gabriela Ribeiro**, por todo aprendizado, colaboração, e esforço em levar a ciência para fora dos muros da universidade.

Aos meus antigos 'padawans', **Bruno Grassi, Isabela Bahima, Juliana Maurer e Eduardo Fonteles**, por toda a ajuda, pelo brilho no olho, confiança e carinho!

Agradeço aos amigos de longa data, **Fabiane Schultz e Guilherme Flach**, que caminham comigo desde a infância. Aos meus amigos da Bio UFSM, **Alana Zafanelli Machado, Livia Bataioli, Camila de Moura e Geovani Tolfo Raganin**, por todas as conversas, viagens, cervejas e risadas! Aos meus amigos da UFRGS, **Crisla Pott, Giuliano Muller Brusco e Pedro Thomas**, por compartilharem comigo os desafios e as alegrias da pós-graduação.

Agradeço à minha família Flores e à minha família Gasparetto, em especial a minha **nona Chica Lovatto**, que com seus 95 aninhos terá sua primeira neta doutora.

Agradeço à minha família Spigolon, em especial aos meus sobrinhos de coração **Maya, Antônia, Aurora, Amélia e Theo**, aos quais dediquei essa tese, que me acolherem como dinda, e com os quais eu redescubro as delícias da infância.

Agradeço de coração ao **Luiz Adriano Salles Souto**, por todas as nossas conversas sobre a vida, o universo e tudo mais.

Aos curadores e técnicos das coleções científicas que visitei durante o período de coleta de dados da tese, sempre atenciosos e dispostos a me ajudar: **Adam Ferguson, John Phelps, Lauren Johnson, Bill Simpson (FMNH); Robert Voss (AMNH); João de Oliveira (MNUFRJ); Juliana Gualda (MZUSP); Victor Pacheco e Mercedes Molina (MUSM); Enrico Gonzalez (MNHN), Márcia Jardim (FZB); e Carla Fontana (PUCRS)**.

Agradeço ao **Luciano Silva** e à **Lucinha Nunes**, pelo apoio e ajuda em várias tarefas burocráticas, mas também por todos os mates, cucas, conversas e risadas nesses anos de pós-graduação.

Agradeço à **Carla Maria Dal Sasso Freitas** e ao **Eliezer Bernart** pelo apoio logístico durante as análises dos dados da tese.

Agradeço à **Karen Calvo** pela ajuda e por ser a profissional incrível que és!

Agradeço à banca examinadora, **Maria João Ramos Pereira, Rafaela Velloso Missagia e Yuri Luiz Reis Leite**, pelas suas valiosas contribuições para a versão final desta tese. Agradeço também à **Jamile de Moura Bubadué, Rodrigo Fornel e William Corrêa Tavares**, pelas valiosas contribuições ao capítulo apresentado na minha banca de qualificação.

Finalmente, agradeço ao programa de **Pós-graduação em Ecologia da UFRGS** pela oportunidade de crescimento e formação, e à **CAPES** pela bolsa de doutorado e sanduíche.

Viva a ciência brasileira!



## SUMÁRIO

<b>RESUMO .....</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>12</b>
<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>14</b>
Evolução convergente .....	14
O estudo da adaptação .....	16
Os roedores Ctenohystrica .....	17
Objetivos e estrutura da tese .....	18
Referências .....	20
<b>CAPÍTULO 1 - Convergent evolution within a major rodent radiation .....</b>	<b>24</b>
Abstract .....	25
Introduction .....	26
Methods .....	28
Results .....	33
Discussion .....	39
Acknowledgements .....	44
Literature Cited .....	45
Supporting Information .....	52
<b>CAPÍTULO 2 - Locomotion leads to convergence in a major rodent radiation .....</b>	<b>89</b>
Abstract .....	90
Introduction .....	91
Materials and Methods .....	94
Results .....	100
Discussion .....	107
Acknowledgements .....	114

Literature Cited .....	115
Supporting Information .....	125
<b>CAPÍTULO 3 - Diversity and disparity are decoupled in the most ecomorphologically diverse rodent radiation .....</b>	<b>140</b>
Abstract .....	141
Introduction .....	142
Materials and Methods .....	145
Results .....	149
Discussion .....	155
Acknowledgements .....	162
Literature Cited .....	163
Supporting Information .....	177
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>212</b>

## RESUMO

A evolução independente de morfologias semelhantes é um dos padrões mais incríveis ao longo da evolução dos seres vivos. Linhagens que evoluíram para se tornar mais semelhantes entre si do que com os seus ancestrais são definidas como convergentes. Convergência entre linhagens pode resultar de pressões seletivas associadas a funções ecológicas semelhantes. Desta forma, investigar a convergência pode ajudar a revelar os fatores ecológicos que catalisam ou limitam a diversificação fenotípica em uma radiação. Nesta tese, foram investigados os padrões de convergência, diversificação de linhagens e evolução morfológica dos roedores Ctenohystrica, durante sua radiação por diversos continentes. Nos primeiros dois capítulos, foi investigado o papel da evolução convergente em moldar os fenótipos refletidos no crânio e pós-crânio dos roedores Ctenohystrica, permitindo determinar o papel da adaptação na evolução morfológica das espécies. E no terceiro capítulo, foi investigado se os padrões de diversificação de linhagens e disparidade fenotípica estão associados ao longo da radiação do grupo. Para isso, foi quantificada a morfologia de mais de três mil indivíduos para o crânio e mandíbula, e de mais de seiscentos indivíduos para o pós-crânio (escápula e pélvis), e foram investigadas as variações morfo-funcionais a nível interespecífico. Além de utilizar o maior conjunto de dados morfológicos já compilado para este clado, essa tese também utilizou uma abordagem integrativa, mesclando metodologias de morfometria geométrica e os mais recentes métodos filogenéticos comparativos para investigar os padrões de convergência e diversificação das linhagens. As contribuições originais desta tese foram: (i) revelar que a radiação evolutiva dos roedores Ctenohystrica foi guiada em grande parte pela evolução convergente; (ii) demonstrar que o hábito locomotor é um catalisador da disparidade fenotípica entre as linhagens; (iii) apontar que os roedores de hábitos subterrâneo, semiaquático, e arbóricola e apresentaram os sinais mais evidentes de convergência refletido tanto no crânio como no pós-crânio, revelando uma grande pressão de seleção; (iv) relevar que a taxa de acumulação de espécies não está

associada a taxa de acumulação de variação fenotípica; e (v) apontar que roedores de hábito subterrâneo apresentaram taxas mais altas de especiação e disparidade. De modo geral, foram obtidas contribuições relevantes para conhecer as causas da diversificação e variação morfológica dos roedores Ctenohystrica. Essas descobertas não apenas contribuem para a nossa compreensão do papel da adaptação na evolução fenotípica em uma escala macroevolutiva, mas também se somam às evidências crescentes de que a evolução convergente foi prevalente na radiação dos mamíferos.

**Palavras-chave:** adaptação, diversificação, evolução convergente, evolução morfológica, macroevolução, métodos filogenéticos comparativos, morfometria geométrica, radiações evolutivas, roedores, seleção natural.

## ABSTRACT

The independent evolution of similar morphologies is one of the most remarkable patterns in the Tree of Life. Lineages that have evolved to become more similar to each other than to their ancestors are defined as convergent. Convergence among lineages can result from selective pressures associated with similar ecological functions. Thus, investigating convergence can help reveal the ecological factors that catalyze or constrain phenotypic diversification within a radiation. In this thesis, we investigated patterns of convergence, lineage diversification, and morphological evolution in the Ctenohystrica rodents across multiple continents during their radiation. The first two chapters examined the role of convergent evolution in shaping cranial and postcranial phenotypes in Ctenohystrica rodents, elucidating the role of adaptation in morphological evolution within species. In the third chapter, we investigated whether the patterns of lineage diversification and phenotypic disparity in Ctenohystrica are coupled with each other. To achieve this, we quantified the morphology of over three thousand individuals for the skull and mandible and over six hundred individuals for the postcranial elements (scapula and pelvis), investigating interspecific morphofunctional variations. In addition to utilizing the largest compiled dataset of morphological data for this clade, this thesis employed an integrative approach, combining geometric morphometrics and state-of-the-art comparative phylogenetic methods to investigate convergence and lineage diversification patterns. The original contributions of this dissertation were: (i) revealing that the evolutionary radiation of Ctenohystrica rodents was largely driven by convergent evolution; (ii) demonstrating that locomotor habit is a catalyst for phenotypic disparity among lineages; (iii) identifying that subterranean, semiaquatic, and arboreal rodents exhibited the most evident signs of convergence in both the cranial and postcranial regions, indicating intense selective pressure; (iv) revealing that the accumulation of species diversity is overall decoupled from the accumulation of morphological disparity; and (v) demonstrating that rates of speciation and

rates of skull and mandible shape evolution were faster in subterranean and fossorial species compared to other lifestyles. Overall, this dissertation contributes to understanding the causes of diversification and morphological variation in Ctenohystrica rodents. These findings also contribute to our understanding of the role of adaptation in phenotypic evolution on a macroevolutionary scale and adds to the growing evidence that convergent evolution was prevalent in mammalian radiations.

**Keywords:** adaptation, diversification, convergent evolution, evolutionary radiation, geometric morphometrics, macroevolution, morphological evolution, natural selection, phylogenetic comparative methods, rodents.

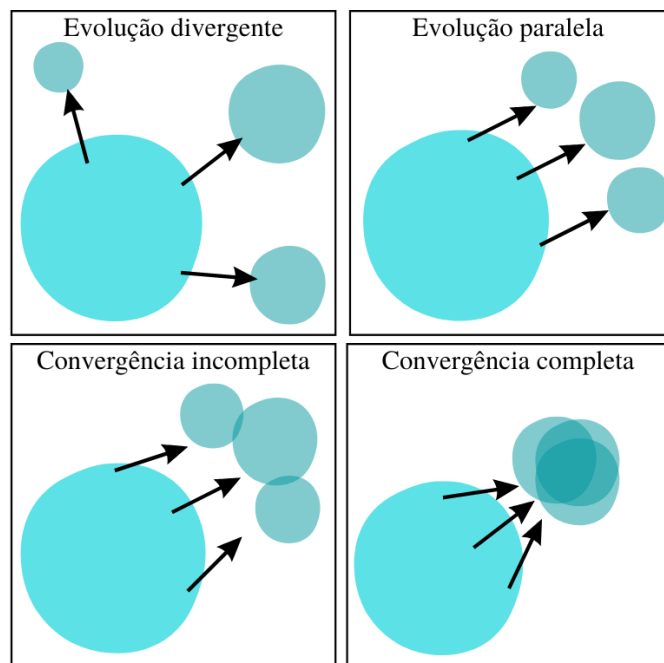
## INTRODUÇÃO

Durante meu doutorado, investiguei a evolução morfológica de uma subordem de roedores (Rodentia, Ctenohystrica) que está amplamente distribuída pelo planeta. O grupo surgiu há cerca de 50 milhões de anos e sofreu uma extensa radiação, colonizando diversos continentes, incluindo Ásia, África e Américas, o que resultou no surgimento de aproximadamente 300 espécies e 17 famílias. Esses roedores apresentam uma impressionante variação ecomorfológica, o que os torna um grupo interessante para o estudo da adaptação em uma escala intercontinental. Os capítulos desta tese buscaram compreender os fatores históricos e ecológicos envolvidos durante o processo de diversificação e evolução morfológica do grupo, dentro do escopo teórico da evolução convergente e radiações evolutivas. Acredito que a tese avança o conhecimento nesses tópicos, fornecendo informações inéditas para o estudo da adaptação de forma geral e, especialmente sobre a história evolutiva e ecológica dos roedores Ctenohystrica, e ajudando a compreender os fatores responsáveis pela diversificação e evolução fenotípica do grupo. Uma breve revisão desses tópicos compõem a próxima parte da introdução e, na sequência, são apresentados a estrutura e os objetivos da tese, e os capítulos que a compõem.

### **Evolução convergente**

A evolução independente de morfologias similares em linhagens evolutivas distantes é um dos padrões mais notáveis ao longo da evolução dos seres vivos. A convergência fenotípica é frequentemente definida como linhagens que evoluem para se tornarem mais similares umas às outras do que de seus ancestrais (Losos, 2011; Stayton, 2015; Mahler et al., 2017). Embora a convergência seja comumente associada à evolução adaptativa (Darwin, 1859; Losos, 2011), ela também pode resultar de mudanças evolutivas estocásticas (Stayton, 2008, 2015), evolução paralela devido a restrições genéticas ou de desenvolvimento compartilhadas (Simpson, 1961;

Schluter et al., 2004; Arendt and Reznick, 2008; Bolnick et al., 2018) e evolução reversa (Wake et al., 2011). Evidências de que a convergência fenotípica resulta de adaptação requerem demonstrar que os fenótipos convergentes estão relacionados a papéis ecológicos ou funcionais similares, além de demonstrar que a magnitude da convergência é maior do que o esperado por acaso (Grossinickle et al., 2020).



**Figura 1:** Esquema ilustrativo dos padrões evolutivos no espaço de forma (adaptado de Grossinickle et al., 2020).

Convergências podem ser classificadas de acordo com o grau de similaridade entre táxons (Fig.1). "Convergência completa" reflete uma considerável sobreposição dos táxons no espaço morfológico, indicando um alto grau de similaridade morfológica. Em contraste, a "convergência incompleta" pode resultar em táxons estando mais próximos no espaço de forma do que seus ancestrais, enquanto permanecem em áreas distantes do espaço morfológico (Losos, 2011; Herrel et al., 2004; Stayton, 2006, 2015). Esses diferentes padrões de convergência destacam como morfologias similares evoluem por meio de diferentes vias e em diferentes taxas, além de demonstrar a complexidade da investigação dos padrões e processos de



convergência. Desta forma, investigar a convergência pode ajudar a revelar os fatores ecológicos que catalisaram ou limitaram a diversificação fenotípica em uma radiação.

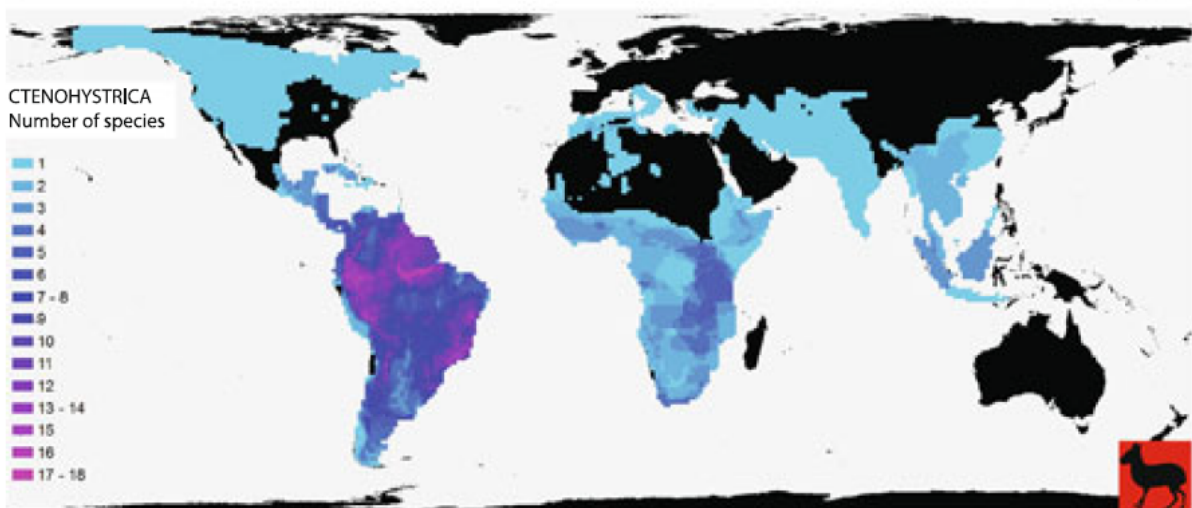
### **O estudo da adaptação**

Os clados variam ao longo do tempo em duas dimensões principais: diversidade de espécies e disparidade fenotípica (Simpson, 1953; Gould, 1991). Uma das principais questões na biologia evolutiva é entender se a diversificação de espécies e a variação morfológica estão associadas entre si (Harmon et al., 2003; Jablonksi, 2007, 2008).

Radiações evolutivas são eventos nos quais um grande número de espécies surge em um período relativamente curto de tempo (Schluter, 2000). Essas radiações rápidas podem ser adaptativas, resultado de oportunidade ecológica, ou não-adaptativas, resultado de múltiplos eventos de alopatria sem um papel predominante do ambiente na especiação (Gittenberger, 1991). Em uma radiação adaptativa, as taxas de diversificação e variação fenotípica geralmente coincidem entre si e são encontradas no início da história evolutiva do clado, quando a oportunidade ecológica é maior (Schluter, 2000; Harmon et al., 2003). Enquanto em radiações não-adaptativas ou crípticas, as espécies se diversificam sem uma associação clara entre a morfologia e fatores ecológicos (Gittenberger, 1991; Rundell and Price, 2009), ou quando eventos de especiação não são acompanhados pela variação morfológica (Czekanski-Moir and Rundell, 2019; Cerca et al., 2020). Dessa forma, quantificar o grau de adaptação de uma radiação nos permite inferir o quanto de seleção natural divergente esteve envolvida durante o processo de diversificação de espécies e diversificação fenotípica em uma linhagem que sofreu radiação.

## Os roedores Ctenohystrica

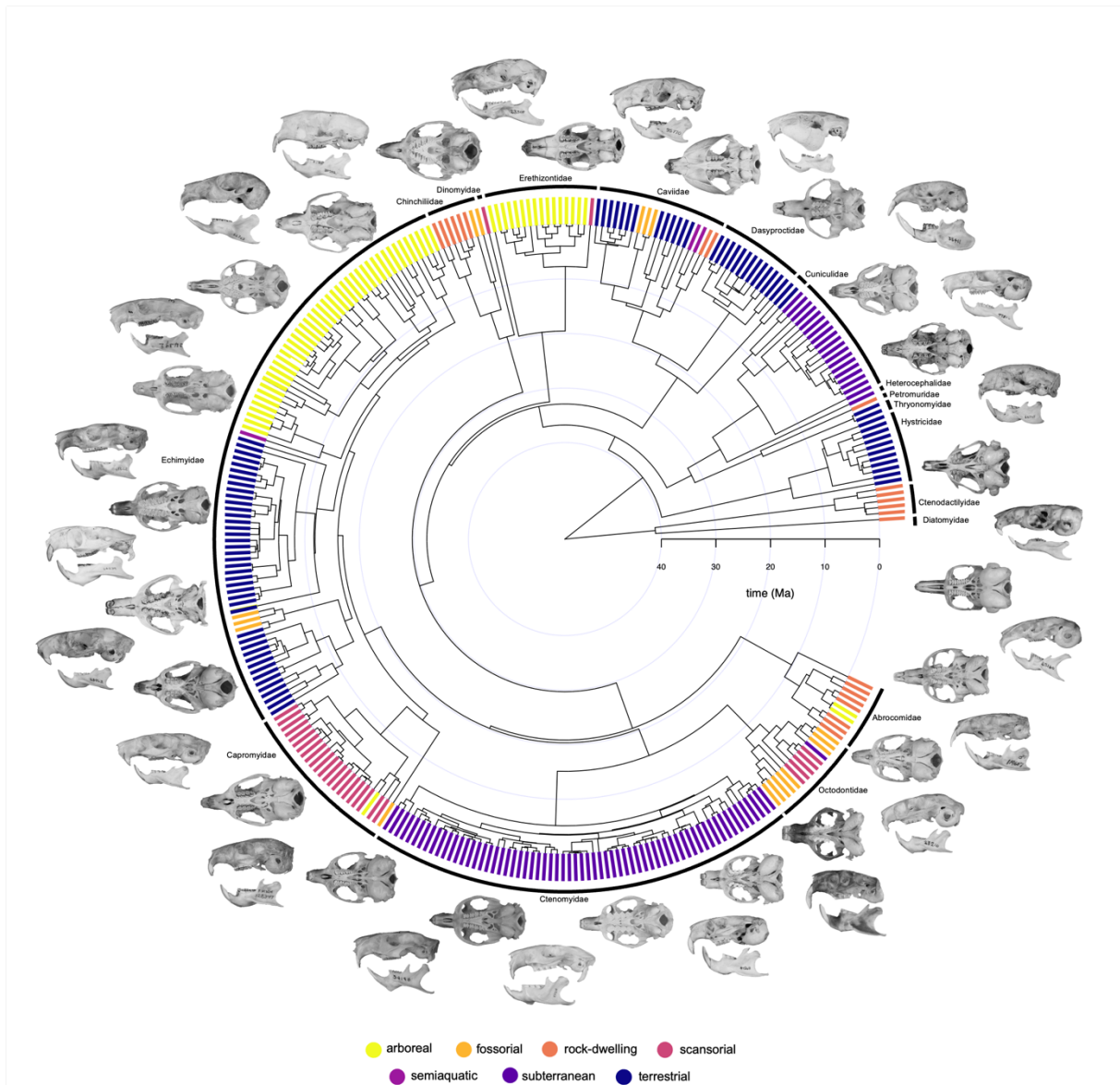
Os roedores (Ordem Rodentia, Classe Mammalia) são o grupo mais bem-sucedido entre os mamíferos, correspondendo a aproximadamente 42% (2277 espécies) de todas as espécies de mamíferos atuais (Mammal Diversity Database, 2022). A subordem Ctenohystrica o clado mais diversos entre os roedores (Huchon and Douzery, 2001; Fabre et al., 2012). Ctenohystrica corresponde a 17 das 33 famílias de roedores atuais, e é dividida em duas infraordens: Ctenodactylomorphi e Hystricognathi. A infraordem Hystricognathi é dividida, por sua vez, em: Hystricidae, Phiomorpha e Caviomorpha (Fabre et al., 2012; Upham and Patterson, 2012).



**Figura 2:** Mapa de distribuição das espécies de Ctenohystrica (Fabre et al, 2012).

Membros de Phiomorpha e Caviomorpha compartilham um ancestral comum datado há aproximadamente 44.9 milhões de anos, provavelmente originário da África (Upham and Patterson 2012). Esses dois grupos divergiram durante o Eoceno ~42 milhões de anos atrás, a partir da migração e posterior diferenciação de roedores ancestrais de Caviomorpha através do Oceano Atlântico, colonizando a América do Sul ~42 a 36 milhões de anos atrás (Poux et al., 2006; Campbell et al., 2021). A partir dessa separação, o grupo sofreu radiações independentes em diferentes continentes, dando origem a 70 gêneros e 304 espécies distribuídas pelo globo (Patton

et al. 2015, Wilson et al., 2016). Espécies de Phiomorpha ocupam hoje as regiões Etiópica, Palearctica e Oriental, enquanto as espécies de Caviomorpha habitam as regiões Neártica e Neotropical (Fig. 2) (Fabre et al. 2012; Upham and Patterson 2012).



**Figura 3:** Filogenia contendo todas as espécies viventes dos roedores Ctenohystrica. Cores indicam os diferentes hábitos de vida (veja legenda). Uma amostra de crânios e mandíbulas estão posicionadas próximas ao seu ramo para demonstrar a impressionante diversidade desse grupo de roedores.

Roedores Ctenohystrica ocupam uma grande variedade de micro-habitats: desde florestas até desertos, e desde o nível do mar até elevadas altitudes, como nos Andes (Patton et al., 2015). Além disso, esses roedores se diversificaram numa ampla variedade de nichos

alimentares (Ojeda et al., 2013), e apresentam distintas morfologias e distintos modos de vida, na qual incluem-se espécies semiaquáticas, fossoriais, subterrâneas, arbóreas e terrestres (Patton et al., 2015). Nenhum outro grupo de roedores apresenta a diversidade de tamanhos exibida pelos roedores Ctenohystrica, que vão desde espécies de ratos com 100g até capivaras com mais de 60kg (Patton et al., 2015), sem mencionar a megafauna extinta. Devido à sua grande diversidade de espécies, diversidade ecológica e grande disparidade morfológica, Ctenohystrica é um grupo interessante para investigar padrões de radiação em escalas intercontinentais, a extensão das convergências ecológicas, e o papel das restrições filogenéticas em moldar a forma dos organismos.

### **Objetivos e Estrutura da tese**

O objetivo principal da tese foi investigar a diversificação e a evolução morfológica dos roedores Ctenohystrica ao longo da sua radiação por diferentes continentes. Responder a essa questão exigiu conhecer os padrões de variação morfológica do grupo, entender se a variação está associada à ecologia ou a relações de parentesco entre as espécies, além de verificar o quão rápido se deu esse processo de variação. A partir daí, foi possível inferir os processos potencialmente responsáveis pela diversidade e disparidade morfológica dos roedores Ctenohystrica.

No **capítulo 1**, investiguei a extensão da evolução convergente sobre a variação morfológica do crânio de 189 espécies de roedores Ctenohystrica. Para isso, utilizei dados de mais de três mil espécimes provenientes de amostras de coleções científicas nacionais e internacionais, além de uma filogenia e dados ecológicos coletados a partir da literatura. No **capítulo 2**, investiguei a influência da evolução convergente na variação morfológica do pós-crânio de 109 espécies de roedores Ctenohystrica, relacionando o estilo de vida com a forma da escápula e pélvis. Para isso, utilizei dados de mais de 600 espécimes provenientes de amostras

de coleções científicas nacionais e internacionais, além de uma filogenia e dados ecológicos coletados a partir da literatura. O objetivo dos dois primeiros capítulos foi investigar o quanto de convergência morfofuncional está refletido no fenótipo das espécies, o que permitiu inferir o quão adaptativa foi a radiação desses roedores. E, finalmente, no **capítulo 3**, investiguei os padrões de diversificação de linhagens e disparidade fenotípica em Ctenohystrica. Para isso, utilizei uma filogenia completa para o grupo e dados de tamanho corporal provenientes da literatura, além dos dados morfológicos gerados a partir do primeiro capítulo da tese. O objetivo deste último capítulo foi entender se as taxas de diversificação e evolução morfológica estão associadas entre si, e sob quais circunstâncias ecológicas.

## Referências

- Arendt, J., and Reznick, D. 2008. Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution*. 23: 26–32
- Bolnick, D.I., Barrett, R.D., Oke, K.B., Rennison, D.J., and Stuart, Y.E. 2018. (Non) parallel evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 49: 303–330
- Campbell, K. E., O’Sullivan, P. B., Fleagle, J. G., Vries, D., and Seiffert, E. R. 2021. An Early Oligocene age for the oldest known monkeys and rodents of South America. *PNAS*. 18(37): 1–8
- Cerca, J., Meyer, C., Stateczny, D., Siemon, D., Wegbrod, J., Purschke, G., Dimitrov, D., & Struck, T. H. 2020. Deceleration of morphological evolution in a cryptic species complex and its link to paleontological stasis. *Evolution*. 74(1): 116–131
- Czekanski-Moir, J. E., and Rundell, R. J. 2019. The Ecology of Nonecological Speciation and Nonadaptive Radiations. *Trends in Ecology & Evolution*. 34(5): 400–415
- Darwin, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Bantam Books, New York

- Fabre, P.H., Hautier, L., Dimitrov, D., and Douzery, E.J.P. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*. 12: 12–88
- Gittenberger, E. 1991. What about non-adaptive radiation? *Biological Journal of the Linnean Society*. 43(4): 263–272
- Gould, S.J. 1991. The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: Why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology*. 17: 411–423
- Grossnickle D.M., Chen M., Wauer J.G.A., Pevsner S.K., Weaver L.N., Meng Q.J., Liu D., Zhang Y.G., and Luo Z.X. 2020. Incomplete convergence of gliding mammal skeletons. *Evolution*. 74: 2662–2680
- Harmon, L., Schulte, J., Larson, A., and Losos, J., 2003. Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. *Science*. 301: 961–964
- Herrel, A., Vanhooydonck, B., and Van Damme, R. 2004. Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint? *Journal of Evolutionary Biology*. 17: 974–984
- Huchon, D. and Douzery, E. J. 2001. From the Old World to the New World: A Molecular Chronicle of the Phylogeny and Biogeography of Hystricognath Rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 20(2): 238–51
- Jablonski, D. 2007. Scale and hierarchy in macroevolution. *Palaeontology*. 50: 87–109
- Jablonski, D. 2008. Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution*. 62: 715–739
- Losos, J.B. 2011. Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution*. 65: 1827–1840
- Mahler, D.L., Weber, M.G., Wagner, C.E., and Ingram, T. 2017. Pattern and process in the comparative study of convergent evolution. *The American Naturalist*. 190: 13–28
- Mammal Diversity Database. 2022. Mammal Diversity Database (Version 1.9.1) [Data set]. Zenodo. <http://doi.org/10.5281/zenodo.4139818>

- Ojeda, A. A., Novillo, A., Ojeda, R. A., and Roig-Juñent, S. 2013. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology*. 289: 285–293
- Patton, J.L., Pardinas, U.F.J., and D’Elia, G. 2015. Mammals of South America, Vol. 2. Rodents. University of Chicago Press, Chicago, IL
- Poux, C., Chevret, P., Huchon, D., Jong, W. W., and Douzery, E. J. 2006. Arrival and Diversification of Caviomorph Rodents and Platyrrhine Primates in South America. *Systematic Biology*. 55(2): 228–244
- Rundell, R. J., and Price, T. D. 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution*. 24(7): 394–399
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, New York.
- Schluter, D., Clifford, E.A., Nemethy, M., and McKinnon, J.S. 2004. Parallel evolution and inheritance of quantitative traits. *The American Naturalist*. 163: 809–822
- Simpson, G.G. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Stayton, C.T. 2006. Testing hypotheses of convergence with multivariate data: morphological and functional convergence among herbivorous lizards. *Evolution*. 60: 824–841
- Stayton, C.T. 2008. Is convergence surprising? An examination of the frequency of convergence in simulated datasets. *Journal of Theoretical Biology*. 252: 1–14
- Stayton, C.T. 2015. The definition, recognition, and interpretation of convergent evolution, and two new measures for quantifying and assessing the significance of convergence. *Evolution*. 69: 2140–2153
- Upham, N.S., and Patterson, B.D. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 63: 417–429

- Wake, D. B., Wake, M. H., and Specht, C. D. 2011. Homoplasy: From Detecting Pattern to Determining Process and Mechanism of Evolution. *Science*. 331: 1032–1035
- Wilson, D. E., Lacher, T. E., and Mittermeier, R. A. eds. 2016. The Handbook of Mammals of the World. Vol 6. Logomorphs and Rodents I. Lynx Edicion, Barcelona.



## CAPÍTULO 1

### **Convergent evolution within a major rodent radiation\*\***

Luiza Flores Gasparetto<sup>1,2</sup>, Renan Maestri<sup>3</sup>, Bruce D. Patterson<sup>2</sup> and Thales Renato Ochotorena de Freitas<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>2</sup>*Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 S. DuSable Lake Shore Dr, 60605-2496, Chicago – IL, USA*

<sup>3</sup>*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>4</sup>*Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

\*\* Artigo submetido ao periódico *Systematic Biology*

## ABSTRACT

Convergence is one of the most remarkable patterns of the Tree of Life. Convergent morphologies are commonly associated with adaptive evolution, however it might evolve through multiple evolutionary pathways. Ctenohystrica represents one of the major rodent radiations and represents an outstanding opportunity to investigate the extent of convergent evolution in shaping similar phenotypes in response to similar ecological pressures on different continents. Despite its impressive ecomorphological disparity, the contribution of convergent evolution in shaping ctenohystrican phenotypes has never been assessed. Here we quantify the degree of morphofunctional convergence of the skull of Ctenohystrica rodents using a combination of geometric morphometrics and comparative phylogenetic methods. For this, we measured the largest morphological dataset to date for this clade, comprising 3,102 individuals from 189 species, covering the major diversity of the group. We found that 44.44% of species have converged in the shape of the ventral view of the skull, 57.14% in the shape of the lateral view of the skull, and 43.39% in mandible shape more than would be expected by chance alone. Nevertheless, we describe as cases of incomplete convergence. Our results add to the evidence that incomplete convergence is prevalent in many mammal clades and highlight the importance of examining form-function relationships considering convergence.

**KEYWORDS:** adaptive evolution, *Ct* measures, ecomorphology, geometric morphometrics, incomplete convergence, macroevolution, phylogenetic comparative methods

## CAPÍTULO 2

### **Locomotion leads to convergence in a major rodent radiation\*\***

Luiza Flores Gasparetto<sup>1,2</sup>, Renan Maestri<sup>3</sup>, Bruce D. Patterson<sup>2</sup> and Thales Renato Ochotorena de Freitas<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>2</sup>*Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 S. DuSable Lake Shore Dr, 60605-2496, Chicago – IL, USA*

<sup>3</sup>*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>4</sup>*Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

\*\* Artigo em preparação para submissão ao periódico *Evolution*

**ABSTRACT**

Locomotion is a fundamental skill in mammals, and species facing similar ecological pressures might carry signals of natural selection in their morphology. Ctenohystrica, one of the major lineages of rodents, offers an outstanding opportunity to investigate the extent of convergent evolution in shaping similar phenotypes on multiple continents. Here we quantify the degree of morphofunctional convergence of the scapula and pelvis shape of Ctenohystrica in response to six different locomotory styles, using a combination of geometric morphometrics and phylogenetic comparative methods. For this, we measured 626 museum specimens from 109 species, covering the major diversity of the group. Overall, we found that 46.7% of the species have converged in scapula shape and 62.5% in pelvis shape more than would be expected by chance alone. Scapula morphology convergently evolved in climbing and tooth-digging species, while pelvic morphology in running, tooth-digging and swimming species. Our results highlight a pattern of functional convergent evolution within the Ctenohystrica diversification and add to the growing evidence that convergence is prevalent in mammal radiations. Our study also enlightens the complexity of the relationship between form and function and offers insights into the role of adaptation in phenotypic evolution at a macroevolutionary scale.

**KEYWORDS:** convergent evolution, Ctenohystrica rodents, ecomorphology, macroevolution, phylogenetic comparative methods

### CAPÍTULO 3

#### **Diversity and disparity are decoupled in the most ecomorphologically diverse rodent radiation\*\***

Luiza Flores Gasparetto<sup>1,2</sup>, Nathan Upham<sup>3</sup>, Bruce D. Patterson<sup>2</sup>, Thales Renato Ochotorena de Freitas<sup>4</sup>, and Renan Maestri<sup>5</sup>

<sup>1</sup>*Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>2</sup>*Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 S. Lake Shore Dr, 60605-2496, Chicago – IL, USA*

<sup>3</sup>*School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe - AZ, USA*

<sup>4</sup>*Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

<sup>5</sup>*Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre - RS, Brasil*

\*\* Artigo em preparação para submissão ao periódico *Evolution*

**ABSTRACT**

One of the major questions of evolutionary biology is what mechanisms drive the outstanding species diversity and morphological disparity across the Tree of Life. Using a speciose and ecomorphological diverse lineage of widespread rodents, Ctenohystrica, we (i) estimated lineage diversification and morphological evolutionary rates, and (ii) tested whether there is an association between them. We found support for an overall decoupled dynamic between diversification and morphological rates. However, our results reveal one rapid burst within the Ctenomyidae radiation, with coupled diversification and morphological evolution rates that may be associated with low extinction rates and allopatric speciation. In addition, the lack of correspondence in skull shape and body size evolution rates suggest that phenotypic evolutionary rates under a single morphological metric may not capture the evolutionary diversity of a clade. Hence, although the macroevolutionary dynamics of Ctenohystrica were complex and heterogeneous, our results add to the evidence of biogeographically mediated modes of lineage diversification and ecologically mediated modes of phenotypic evolution, which may explain the decoupling between them. The addition of the extensive fossil record of Ctenohystrica in future investigations will further elucidate patterns of ecomorphological diversification within this unique clade.

**KEYWORDS:** adaptive radiation, macroevolution, morphology, Rodentia, shape, size

## CONCLUSÕES

Em um grupo tão diverso como os roedores, fica evidente que para entendermos os padrões de variação morfológica, precisamos também entender como as forças seletivas e as restrições filogenéticas afetaram a história evolutiva do grupo. Os roedores Ctenohystrica representaram uma oportunidade interessante para estudar padrões macroevolutivos de diversificação e variação morfológica em uma escala global.

O primeiro e segundo capítulos desta tese revelaram que a evolução convergente teve um papel importante na radiação dos roedores Ctenohystrica. As similaridades morfofuncionais encontradas na forma do crânio e pós-crânio foram influenciadas em grande parte pelos estilos de vida compartilhados pelas espécies. Os roedores de hábitos subterrâneos, arborícolas e semiaquáticos apresentaram os maiores sinais de convergência, indicando que esses hábitos exercem uma maior pressão de seleção na morfologia desse grupo de roedores. Esses resultados adicionam evidências de que a convergência pode ser um fenômeno comum ao longo da evolução dos mamíferos.

O terceiro capítulo da tese revelou uma dinâmica macroevolutiva complexa na radiação dos roedores Ctenohystrica. Os resultados revelaram que o acúmulo de diversidade de espécies, em geral, não está associado ao acúmulo de variação morfológica. Entretanto, uma grande aceleração nas taxas evolutivas foi encontrada para os subterrâneos da família Ctenomyidae, indicando que sua diversificação está alinhada com sua variação morfológica. De forma geral, os resultados desse capítulo demonstraram que os roedores de hábitos subterrâneos e fossoriais apresentam taxas de diversificação e variação morfológica mais rápidas que os demais estilos de vida, fato que pode estar associado a baixas taxas de extinção ou à especiação alopátrica. A história evolutiva dos roedores Ctenohystrica parece ter sido influenciada tanto por fatores biogeográficos quanto ecológicos, o que poderia explicar essa dissociação encontrada entre diversidade e disparidade fenotípica. Esses resultados adicionam evidências de que em

radiações em escalas continentais, efeitos biogeográficos parecem ser mais relevantes para os processos de diversificação das linhagens.

Como uma das maiores explorações sobre padrões macroevolutivos para esse grupo de roedores até o momento, nossos resultados destacaram a complexidade da relação entre forma e função e contribuíram para a investigação do papel da adaptação na evolução fenotípica. Neste contexto, os estudos que redigi nessa tese foram delineados para acrescentar mais informações sobre padrões macroevolutivos dos roedores Ctenohystrica, entretanto minha expectativa é de que esses estudos contribuam ainda mais para o debate sobre as radiações evolutivas em escalas globais e o papel da evolução convergente na diferenciação morfológica das espécies.