



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

PAULO DE SOUZA JUNIOR

**OSTEOLOGIA, MIOLOGIA E INERVAÇÃO DO MEMBRO TORÁCICO DO**  
***Lycalopex gymnocercus* (G. Fisher, 1814)**

UBERLÂNDIA – MG  
2017

PAULO DE SOUZA JUNIOR

**OSTEOLOGIA, MIOLOGIA E INERVAÇÃO DO MEMBRO TORÁCICO DO**  
***Lycalopex gymnocercus* (G. Fisher, 1814)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Doutorado, da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito parcial para a obtenção do título de doutor em Ciências Veterinárias.

Área de Concentração: Saúde Animal  
(Morfologia)

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos

UBERLÂNDIA – MG

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

S729o  
2017 Souza Junior, Paulo de, 1977  
Osteologia, miologia e inervação do membro torácico do *Lycalopex  
gymnocercus* (G. Fisher, 1814) / Paulo de Souza Junior. - 2017.  
156 p. : il.

Orientador: André Luiz Quagliatto Santos.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa  
de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias.  
Inclui bibliografia.

1. Veterinária - Teses. 2. Anatomia veterinária - Teses. 3. Canídeo -  
Teses. 4. Sistema musculoesquelético animal - Teses. I. Santos, André  
Luiz Quagliatto. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de  
Pós-Graduação em Ciências Veterinárias. III. Título.

CDU: 619

---

PAULO DE SOUZA JUNIOR

**OSTEOLOGIA, MIOLOGIA E INERVAÇÃO DO MEMBRO TORÁCICO DO**  
***Lycalopex gymnocercus* (G. Fisher, 1814)**

Tese apresentada no Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Doutorado, da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito parcial para a obtenção do título de doutor em Ciências Veterinárias.

Área de Concentração: Saúde Animal  
(Morfologia)

Uberlândia, 07 de janeiro 2017

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos  
Orientador - UFU/MG

---

Prof.Dr<sup>a</sup>. Daniela Cristina de Oliveira Silva  
Examinadora – UFU/MG

---

Prof. Dr<sup>a</sup>. Lucélia Gonçalves Vieira  
Examinadora – UFU/MG

---

Prof.Dr. Kleber Fernando Pereira  
Examinador – UFG/GO

---

Prof. Dr<sup>a</sup>. Líria Queiroz Luz Hirano  
Examinadora – UNITRI/MG

À minha amada esposa Carmela e,  
ao ainda pequeno, Luis Paulo.

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. André Luiz Quagliatto Santos pelos valerosos ensinamentos, orientação segura, generosidade e exemplo de docente. Foi um grande privilégio ser seu orientado.

Aos meus contemporâneos de pós-graduação e equipe do LAPAS, Flavio Machado, Liliane Rangel, Evandro Canelo, Flavio Menezes, Marcus Vinicius, Rogerio Barroso e Lucélia Vieira pela receptividade e convivência amistosa.

Ao Prof. Dr. Frederico Ozanam Carneiro e Silva pela colaboração nos processos de ingresso e qualificação. À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ricarda Maria dos Santos pela confiança e ajuda. À servidora Celia Regina Macedo pelo auxílio na tramitação de documentos.

À Fundação Universidade Federal do Pampa pelo investimento institucional no meu aperfeiçoamento científico. Agradeço aos Profs. Bruno dos Anjos, Irina Lubeck, João Cleber Theodoro de Andrade, Amarilis Carvalho, Debora Pellegrini, Carlos Benhur e Cristiano Correa por, de diferentes maneiras, colaborarem com o êxito desta jornada.

Aos (ex-) alunos do Laboratório de Anatomia Animal da UNIPAMPA, Natan Carvalho, Karine de Mattos, Lucas Mucci e Wilson Viotto para os quais “missão dada sempre foi missão cumprida”. Obrigado pelo comprometimento e aprendizado conjunto.

Ao Prof. Dr. Marcelo Abidu-Figueiredo pela amizade e cooperação científica.

Aos meus pais, Paulo de Souza (*in memorian*) e Janete Francisca de Souza por me garantirem o seguro caminho do estudo.

*"I am not accustomed to saying  
anything with certainty after only one  
or two observations".*

*(Andreas Vesalius)*

## SUMÁRIO

<b>Capítulo 1</b>	
<b>Considerações Gerais .....</b>	<b>7</b>

<b>Capítulo 2</b>	
<b>Osteologia do membro torácico do <i>Lycalopex gymnocercus</i>: abordagens comparada, radiográfica e osteométrica .....</b>	<b>17</b>

<b>Capítulo 3</b>	
<b>Functional Myology of the Thoracic Limb in Pampas Fox (<i>Lycalopex gymnocercus</i>): a Descriptive and Comparative Analysis of the Current Knowledge on Carnivorans .....</b>	<b>72</b>

<b>Capítulo 4</b>	
<b>Brachial Plexus in the Pampas Fox (<i>Lycalopex gymnocercus</i>): a Descriptive and Comparative Analysis .....</b>	<b>140</b>

<b>ANEXO A - Instruções aos autores do periódico “<i>Pesquisa Veterinária Brasileira</i>”, referente ao artigo do Capítulo 2. ....</b>	<b>152</b>
--	------------

<b>ANEXO B - Instruções aos autores do periódico “<i>The Anatomical Record</i>”, referente ao artigo do Capítulo 3. ....</b>	<b>153</b>
--	------------

## Capítulo 1

### Considerações Gerais

A ordem Carnivora é composta por 16 famílias, quase 300 espécies (EIZIRIK et al., 2010; HUNTER, 2011), e tem uma história evolutiva bem-sucedida diante de uma grande variação de pressões ecológicas (ANDERSSON, 2004; NOWAK, 2005; SAMUELS et al., 2013; MARTÍN-SERRA et al., 2014). Segundo a filogenia mais atual (EIZIRIK et al., 2010), as famílias da ordem Carnivora estão organizadas em pelo menos dois grandes clados: a subordem Feliformia, representada na América do Sul apenas pelos felídeos; e a subordem Caniformia, formada por canídeos, mustelídeos, procionídeos, mefitídeos e otarídeos no continente sul americano (CHEIDA et al., 2006). O grupo dos Caniformia apresenta pelo menos quatro clados evolutivos importantes: Canidae, que forma um grupo irmão de Arctoidea; Ursidae, como um grupo basal; Pinipedia, com hábitos marinhos; e Mustelida, que inclui Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae e Ailuridae (EIZIRIK et al., 2010). Estas relações evolutivas são importantes para o entendimento de tendências e limitações impostas pela história filogenética dos Carnivora.

O gênero *Lycalopex* inclui ao menos quatro espécies de raposas, as quais evoluíram e divergiram na América do Sul (TCHAIKA et al., 2016). Especificamente o *L. gymnocercus*, conhecido como graxaim-do-campo ou raposa-dos-pampas, é um canídeo que mede cerca de 1 m de comprimento total, cauda entre 32 a 45 cm e massa corporal entre 3 a 8 kg (LUCHERINI; LUENGOS VIDAL, 2008; TRIGO et al., 2013). Possui focinho afilado e comprido e orelhas longas. Sua pelagem é cinza-amarelada, com uma eventual linha escura no dorso, ponta da cauda invariavelmente negra e membros amarelados (TRIGO et al., 2013). Trata-se de uma espécie cuja ecologia ainda é muito pouco entendida (LUCHERINI, 2016).

Sua distribuição geográfica abrange os Pampas do Brasil, Argentina e Uruguai, Chaco do Paraguai e o leste da Bolívia (LUCHERINI; LUENGOS VIDAL, 2008; TRIGO et al., 2013). Prefere habitats com planícies abertas e evita áreas densamente florestadas (LUENGOS VIDAL et al., 2012; TRIGO et

al., 2013). Com hábito onívoro, preda pequenos vertebrados e consome frutas (QUEIROLO et al., 2013). Vivem até 14 anos em cativeiro, embora apenas poucos anos em vida livre (CRESPO, 1971). Seu estado de conservação é considerado pouco preocupante, embora sofra pressão por atropelamentos e pela caça injustificada para prevenção da predação de ovinos e comércio da pele (LUCHERINI, 2016).



Figura 1. Espécime de *Lycalopex gymnocercus* em vida livre.

Estudos minuciosos da anatomia do *L. gymnocercus* são recentes e escassos, limitando-se a descrições sobre a sua vascularização encefálica (DEPEDRINI; CAMPOS, 2003, 2007), topografia da intumescência lombar e cone medular (SOUZA JUNIOR et al., 2014) e formação dos plexos lombossacral (LORENZÃO et al., 2016) e braquial (SOUZA JUNIOR et al., 2016).

Os Carnivora exibem uma grande variedade de formas e funções, expressas como adaptações a uma grande variedade de habitats, que vão desde desertos e florestas equatoriais até montanhas em zonas temperadas e ambientes marinhos polares (EIZIRIK et al., 2010). De acordo com SAMUELS et al. (2013), espécies desta ordem podem ter seus hábitos de locomoção categorizados em: terrestre, pois raramente nadam, escalam ou escavam; cursoriais especializados, que têm locomoção rápida caracterizada por momentos sem apoio no solo; escansoriais, capazes de escalar árvores durante situações de fuga; arbóreos, que ficam a maior parte do tempo nas árvores para se alimentar; semifossoriais, que escavam para construir tocas

como abrigo ou procurar alimento; e semiaquáticos, que nadam regularmente para migrar, buscar alimento ou fugir.

Os membros torácicos refletem adaptações para essa variedade de condições ecológicas devido a versatilidade funcional: atuam tanto na locomoção cursorial quanto em movimentos mais específicos necessários para a escalada, nado, escavação, captura da presa, manipulação do alimento e acasalamento (EWER, 1973). Além disso, suportam a maior parte da massa corporal do indivíduo. Portanto, a morfologia do membro torácico é capaz de prever variáveis ecológicas como o tamanho e tipo de presa, preferências por habitat e habilidade para determinados movimentos (EWER, 1973; MEACHEN-SAMUELS; VALKENBURGH, VAN, 2009; MELORO et al., 2013; FABRE et al., 2013, 2015; MELORO; LOUYS, 2015). O conhecimento da anatomia do membro torácico pode, inclusive, auxiliar na extrapolação sobre o comportamento de predação de espécies extintas (IWANIUK et al., 1999; ANDERSSON; WERDELIN, 2003; MELORO; LOUYS, 2015).

A despeito da grande relevância para o entendimento do hábito de vida das espécies, existe uma série de lacunas a serem preenchidas no conhecimento anatômico do membro torácico na ordem Carnivora. Por exemplo, estudos com esqueletos pós-cranianos de canídeos sul-americanos ainda são escassos desde as análises de HILDEBRAND (1954) e dificilmente apresentam uma abordagem multimodal.

Descrições anatômicas sobre a miologia do membro torácico estão disponíveis para várias espécies da ordem Carnivora (WINDLE; PARSONS, 1897; BARONE, 1967; LEACH, 1977; SPOOR; BADOUX, 1986; FEENEY, 1999; FISHER et al., 2009; SANTOS et al., 2010; JULIK et al., 2012; ERCOLI et al., 2014; PEREIRA et al., 2016; VIRANTA et al., 2016), porém desconhecem-se dados sobre a arquitetura muscular de canídeos silvestres que permitam inferências funcionais.

O plexo braquial de nervos é estudado nos Carnivora e demais ordens desde o século XIX (PATERSON, 1887), porém a plena compreensão de seus aspectos evolutivos permanece desafiadora para a anatomia contemporânea (JOHNSON et al., 2010). Embora aspectos morfofuncionais do plexo braquial de carnívoros domésticos estejam amplamente documentados (ALLAM et al.,

1952; AUBERT et al., 2004), o entendimento nas espécies silvestres ainda é limitado.

Se por um lado estudos de osteologia, miologia e inervação do membro torácico contribuem substancialmente para inferências ecológicas e evolutivas, por outro têm o viés de embasar a medicina de animais silvestres (STOSKOPF, 1989; MELO et al., 2007; VIEIRA et al., 2013; VAN STADEN, 2014).

Diante da relevância do membro torácico para as espécies da ordem Carnivora, objetivou-se descrever, interpretar o significado funcional e comparar as características anatômicas dos ossos, músculos e nervos do membro torácico do *L. gymnocercus*.

## REFERÊNCIAS

ALLAM, M. W. et al. The anatomy of the braquial plexus of the dog. **Anatomical Records**, Hoboken, v. 114, n. 2, p. 173–179, 1952.

ANDERSSON, K. I. Elbow-joint morphology as a guide to forearm function and foraging behaviour in mammalian carnivores. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 142, n. 1, p. 91–104, 2004.

ANDERSSON, K.; WERDELIN, L. The evolution of cursorial carnivores in the Tertiary: implications of elbow-joint morphology. **Proceedings of The Royal Society B, Biological Sciences**, London, v. 270, Supl.2, S163-5, 2003.

AUBERT, L. et al. Macro and microanatomical characterization of the cat brachial plexus. **Cells Tissues Organs**, Basel, v. 176, n. 4, p. 205–210, 2004.

BARONE, R. La myologie du leon (*Panthera leo*). **Mammalia**, Paris, v. 31, p. 459–514, 1967.

CHEIDA, C. C.; NAKANO-OLIVEIRA, E.; FUSCO-COSTA, R.; ROCHA-MENDES, F.; QUADROS, J. Ordem Carnivora. In: N. R. Reis; A. L. Perachi; W. A. Pedro; I. P. Lima (Eds.); **Mamíferos do Brasil**. 1. ed. Londrina: Nelio R. dos Reis, 2006, p.231–276.

CRESPO, J. A. Ecología del zorro gris *Dusicyon gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la provincia de La Pampa. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales**, Buenos Aires, v. 5, p. 147–205, 1971.

DEPEDRINI, J. S.; CAMPOS, R. A systematic study of the brain base arteries in the pampas fox (*Dusicyon gymnocercus*). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, São Paulo, v. 20, n.3, p. 181–188, 2003.

DEPEDRINI, J. S.; CAMPOS, R. Systematization, distribution and territory of

the caudal cerebral artery on the surface of the brain in pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 24, p. 126–136, 2007.

EIZIRIK, E. et al. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 56, n. 1, p. 49–63, 2010.

ERCOLI, M. D. et al. Muscular Anatomy of the Forelimbs of the Lesser Grison (*Galictis cuja*), and a Functional and Phylogenetic Overview of Mustelidae and Other Caniformia. **Journal of Mammalian Evolution**, New York, v. 22, n. 1, p. 57–91, 2014.

EWER, F. G. **The Carnivores**. Ithaca: Cornell University Press, 1973.

FABRE, A. C. et al. Do constraints associated with the locomotor habitat drive the evolution of forelimb shape? A case study in musteloid carnivorans. **Journal of Anatomy**, London, v. 226, n. 6, p. 596–610, 2015.

FABRE, A. C. et al. Getting a grip on the evolution of grasping in musteloid carnivorans: a three-dimensional analysis of forelimb shape. **Journal of evolutionary biology**, Basel, v. 26, n. 7, p. 1521–35, 2013.

FEENEY, S. **Comparative Osteology, Myology and Locomotor Specializations of the Fore and Hind Limbs of the North American Foxes *Vulpes vulpes* and *Urocyon cinereoargenteus***, 1999. 267p. Tese de Doutorado, Department of Biology, University of Massachusetts Amherst.

FISHER, R. E. et al. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): Evidence from the forelimb. **Journal of Anatomy**, Basel, v. 215, n. 6, p. 611–635, 2009.

HILDEBRAND, M. Comparative Morphology of the Body Skeleton in Recent Canidae. **University of California Publications in Zoology**, Berkeley, v. 52, n.

5, p. 399–470, 1954.

HUNTER, L. **Carnivores of the world**. 1st ed. Princeton: Princeton University Press, 2011.

IWANIUK, A. N.; PELLIS, S. M.; WHISHAW, I. Q. The relationship between forelimb morphology and behaviour in North American carnivores (Carnivora). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 77, n. 7, p. 1064–1074, 1999.

JOHNSON, E. O. et al. Neuroanatomy of the brachial plexus: normal and variant anatomy of its formation. **Surgical and Radiological Anatomy**, Paris, v. 32, v. 3, p. 291–297, 2010.

JULIK, E. et al. Functional Anatomy of the Forelimb Muscles of the Ocelot (*Leopardus pardalis*). **Journal of Mammalian Evolution**, New York, v. 19, n. 4, p. 277–304, 2012.

LEACH, D. The forelimb musculature of marten (*Martes americana* Turton) and fishes (*Martes pennanti* Erxleben). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 55, n. 1, p. 31–41, 1977.

LORENZÃO, C. J.; ZIMPEL, A. V.; NOVAKOSKI, E.; SILVA, A. A.; MARTINEZ-PEREIRA, M. A. Comparison of the lumbosacral nerves formation in Pampas Fox (*Pseudalopex gymnocercus*) and Crab-eating-fox (*Cerdocyon thous*) in Relationship to Plexus Models in Dogs. **Anatomical Record**, Hoboken, v. 299, p. 361–369, 2016.

LUCHERINI, M. *Lycalopex gymnocercus*, Pampas Fox. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6928A85371194. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T6928A85371194.en>>. Acesso em: 7/12/2016.

LUCHERINI, M.; LUENGOS VIDAL, E. M. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). **Mammalian Species**, New York, v. 820, p. 1–9, 2008.

LUENGOS VIDAL, E. M. et al. Spatial organization of the Pampas fox in a grassland relict of central Argentina: a flexible system. **Journal of Zoology**, London, v. 287, n. 2, p. 133–141, 2012.

MARTÍN-SERRA, A.; FIGUEIRIDO, B.; PALMQVIST, P. A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. **PloS one**, San Francisco, v. 9, n. 1, p. e85574, 2014.

MEACHEN-SAMUELS, J.; VALKENBURGH, B. VAN. Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. **Journal of Morphology**, New York, v. 270, n. 6, p. 729–44, 2009.

MELO, S. R. et al. Sex-related macrostructural organization of the Deer's brachial plexus. **Anatomia Histologia Embryologia**, Berlin, v. 36, n. 4, p. 295–299, 2007.

MELORO, C. et al. Cats in the forest: predicting habitat adaptations from humerus morphometry in extant and fossil Felidae (Carnivora). **Paleobiology**, Jacksonville, v. 39, n. 3, p. 323–344, 2013.

MELORO, C.; LOUYS, J. Ecomorphology of radii in Canidae: Application to fragmentary fossils from Plio- Pleistocene hominin assemblages. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 60, n. 4, p. 795–806, 2015.

NOWAK, R. M. **Walker's carnivores of the world**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005.

PATERSON, A. M. The limb plexuses of mammals. **Journal of Anatomy and Physiology**, London, v. 21, p. 611–634, 1887.

PEREIRA, S. G. et al. Anatomia óssea e muscular da escápula e braço do *Chrysocyon brachyurus* (CARNIVORA, CANIDAE). **Ciência Animal Brasileira**, Goiânia, v. 17, n. 4, p. 622–632, 2016.

QUEIROLO, D.; KASPER, C. B.; BEISIEGEL, B. M. Avaliação do risco de extinção do Graxaim-do-campo *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, Rondonópolis, v. 3, n. 1, p. 172–178, 2013.

SAMUELS, J. X.; MEACHEN, J. A.; SAKAI, S. A. Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. **Journal of Morphology**, New York, v. 274, n. 2, p. 121–146, 2013.

SANTOS, A. C. et al. Morfologia dos músculos do ombro, braço e antebraço do quati (*Nasua nasua* Linnaeus, 1758). **Biotemas**, Florianópolis, v. 23, n. 3, p. 167–173, 2010.

SOUZA JUNIOR, P. et al. Brachial Plexus in the Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): a Descriptive and Comparative Analysis. **The Anatomical Record**, Hoboken, 2016. No prelo. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/ar.23509>>. Acesso em: 15/11/2016.

SOUZA JUNIOR, P. et al. Topografia da intumescência lombar e do cone medular em *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814). **Revista Brasileira de Ciência Veterinária**, Niterói, v. 21, n. 3, p. 173–177, 2014.

SPOOR, C. F.; BADOUX, D. M. Descriptive and functional myology of the neck and forelimb of the striped hyaena (*Hyaena hyaena*, L. 1758). **Anatomischer Anzeiger**, Deerfield Beach, v. 161, n. 5, p. 375–387, 1986.

STOSKOPF, M. K. Clinical imaging in zoological medicine: a review. **Journal of Zoo and Wildlife Medicine**, Lawrence, v. 20, p. 396–412, 1989.

TCHAICKA, L. et al. Molecular assessment of the phylogeny and biogeography of a recently diversified endemic group of South American canids (Mammalia: Carnivora: Canidae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 39, n. 3, p. 442–451, 2016.

TRIGO, T. C.; RODRIGUES, M. L. F.; KASPER, C. B. Carnívoros Continentais. In: M. M. Weber; C. Roman; N. C. Cáceres (Eds.); **Mamíferos do Rio Grande do Sul**. 1. ed., p.343–405, 2013. Santa Maria: Editora UFSM.

VAN STADEN, S. L. Thoracic Limb of the Suricate (*Suricata suricatta*): Osteology, Radiologic Anatomy, and Functional Morphologic Changes. **Journal of Zoo and Wildlife Medicine**, Lawrence, v.45, n.3, p. 476–486, 2014.

VIEIRA, L. G. et al. Origens e ramificações do plexo braquial do veado catingueiro *Mazama gouazoubira* (Artiodactyla: Cervidae). **Biotemas**, Florianópolis, v. 26, n. 1, p. 137–146, 2013.

VIRANTA, S. et al. Musculoskeletal anatomy of the Eurasian lynx, *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) forelimb: Adaptations to capture large prey? **Journal of Morphology**, New York, v. 277, n. 6, p. 753–765, 2016.

WINDLE, B.; PARSONS, F. On the myology of the terrestrial Carnivora. Part I: muscles of the head, neck, and fore-limb. **Proceedings of the Zoological Society of London**, London, v. 65, p. 370–409, 1897.

## Capítulo 2

### Osteologia do membro torácico do *Lycalopex gymnocercus*: abordagens comparada, radiográfica e osteométrica<sup>1</sup>

Paulo de Souza Junior<sup>2,5\*</sup>, Lucas M. P. R. Santos<sup>2</sup>, Erick C. Souza<sup>2</sup>, Wilson V. Souza<sup>2</sup>, Natan C. Carvalho<sup>2</sup>, Bruno L. Anjos<sup>3</sup>, Cristiano C. Ferreira<sup>4</sup> e André L. Q. Santos<sup>5</sup>

**ABSTRACT.-** Souza Junior P., Santos L.M.P.R., Souza E.C., Souza W.V., Carvalho N.C., Anjos B.L., Mendes D.R., Ferreira C.C. & Santos A.L.Q. 2016. **[Osteology of Thoracic Limb of Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): comparative, radiographic and osteometric approaches.]** Osteologia do membro torácico do graxaim-do-campo (*Lycalopex gymnocercus*): abordagens comparada, radiográfica e osteométrica. *Pesquisa Veterinária Brasileira*. 00(0):00-00. Laboratório de Anatomia Animal da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA), campus Uruguaiana, Rodovia BR 472, Km 592, Caixa Postal 118, Uruguaiana, RS, 97508-000, Brazil. \*Email: paulosouza@unipampa.edu.br

The forelimb is the part of the post-cranial skeleton that provides more information about locomotion and life habits of a species. The objective of this study was to perform a detailed macroscopic, comparative, radiographic and osteometric investigation of the thoracic limb of *Lycalopex gymnocercus*. Twenty-four adult specimens collected dead from roadkill were studied. Analysis included macroscopic and comparative descriptions to other canids, radiographic images for recognition of trabeculation patterns and topographical arrangement of bones, linear and three-dimensional measurements, and histological evaluation of the clavicles. The forelimb skeleton of *L. gymnocercus* presented morphological and functional adaptations in every segment for a specialized cursorial locomotion and some ability to pronation and supination for capture of small vertebrates. There was a tendency for the bones to be longer in males, especially in the distal end of humerus, presumably to fixation of stronger antebrachial muscles. The vestigial clavicle bone was found in all the specimens, had a predominantly cartilaginous nature and was significantly larger in males. The basic conformation of the forelimb skeleton was similar to that of domestic and wild canids described in the literature, although peculiar characteristics of *L. gymnocercus* have been found.

INDEX TERMS: cursorial locomotion, osteology, Pampa's fox, wild carnivorans.

**RESUMO.-** O membro torácico é a parte do esqueleto pós-craniano que mais informações oferece sobre a locomoção e hábitos de vida de uma espécie. Objetivou-se realizar uma descrição macroscópica, comparativa, radiográfica e osteométrica do esqueleto do membro torácico do *Lycalopex gymnocercus*. Para tal foram analisados ossos de 24 espécimes adultos coletados mortos em rodovias. Foram realizadas descrições macroscópicas e comparadas com as de outros canídeos, imagens radiográficas para reconhecimento dos padrões de trabeculação e topografia óssea, mensurações lineares e tridimensionais e avaliações histológicas das clavículas. O esqueleto do membro torácico do *L. gymnocercus* apresentou adaptações morfofuncionais em todos os segmentos para a locomoção cursorial especializada e alguma capacidade de pronação e supinação para captura de presas de porte menor. Houve uma tendência de os ossos serem maiores nos machos, especialmente na região distal do úmero, presumivelmente para a fixação de músculos antebraquiais mais fortes. A clavícula vestigial foi encontrada em todos os espécimes, teve natureza

<sup>1</sup> Recebido em.....

Aceito para publicação em.....

<sup>2</sup> Laboratório de Anatomia Animal da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA), campus Uruguaiana, Rodovia BR 472, Km 592, Caixa Postal 118, Uruguaiana, RS, 97508-000, Brasil. \*Autor para correspondência: [paulosouza@unipampa.edu.br](mailto:paulosouza@unipampa.edu.br)

<sup>3</sup> Laboratório de Patologia Veterinária da UNIPAMPA, Rodovia BR 472, Km 592, Caixa Postal 118, Uruguaiana, RS, 97508-000, Brasil.

<sup>4</sup> Núcleo do Desenho Técnico da UNIPAMPA, Av. Maria Anunciação Gomes Godoy, 1650, Bagé, RS, 96413-172, Brasil

<sup>5</sup> Laboratório de Ensino e Pesquisa em Animais Silvestres (LAPAS), Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Rua Piauí, Bloco 4S, Jardim Umuarama, Uberlândia, MG 38400-902, Brasil

predominantemente cartilaginosa e foi significativamente maior nos machos. A conformação básica do esqueleto do membro torácico foi semelhante à dos canídeos domésticos e silvestres descritos na literatura, ainda que particularidades do *L. gymnocercus* sejam encontradas.

**TERMOS DE INDEXAÇÃO:** carnívoros silvestres, locomoção cursorial, osteologia, raposa-dos-pampas.

## INTRODUÇÃO

O *Lycalopex gymnocercus* (G. Fisher, 1814) é um canídeo de médio porte, conhecido vulgarmente como graxaim-do-campo, raposa-dos-pampas, zorro-de-Azara, zorro-pampiano entre outras designações (Jiménez et al. 2008). Ocorre no leste da Bolívia, oeste e centro do Paraguai, Uruguai, norte e centro da Argentina e sul do Brasil (Queirolo et al. 2013). Alcança apenas poucos anos em vida livre, ainda que possa atingir até 14 anos em cativeiro. De hábitos onívoros, alimenta-se de lebres, pequenos roedores, aves, frutas nativas e exóticas, insetos, carniça ou ainda de presas de maior porte como tatus, gambás, lagartos e peixes. Têm preferência por áreas abertas e planas com clima subúmido a seco (Lucherini & Luengos Vidal 2008). Digitígrados, nas áreas de sobreposição de dieta com *Cerdocyon thous* no Brasil, são os mais carnívoros (Vieira & Port 2007).

As adaptações morfofuncionais no esqueleto pós-craniano são indicadores confiáveis sobre a locomoção e exploração do habitat pelas espécies e permitem, inclusive, inferir conclusões sobre grupos extintos (Salesa et al. 2010, Meloro et al. 2013, Samuels et al. 2013). Entretanto, estudos sobre esqueletos pós-cranianos de canídeos sul-americanos são escassos desde as análises de Hildebrand (1954). Além disso, pouco se conhece sobre a anatomia de espécies silvestres para procedimentos de diagnóstico e tratamento em zoológicos (Stoskopf 1989).

Entre os elementos pós-cranianos, os ossos dos membros torácicos são funcionalmente mais informativos quando comparados aos dos membros pélvicos. Isto explica-se pois suportam a maior parte da massa corporal do animal, além de serem melhores indicadores da ecologia da locomoção e de outros comportamentos como forrageamento, acasalamento e captura da presa (Ewer 1973, Fabre et al. 2014, Martín-Serra et al. 2014, Fabre et al. 2015). Por exemplo, membros torácicos alongados, com metacarpianos compridos, côndilos umerais reduzidos, úmero alongado e ossatura leve são características expressas em carnívoros cursoriais especializados (Samuels et al. 2013). Em contrapartida, nos canídeos semi-fossoriais, como o *Speothos venaticus*, são esperados membros relativamente robustos, úmero curto, epicôndilos umerais desenvolvidos, olecranos alongados e falanges distais compridas (Samuels et al. 2013).

Os métodos utilizados para detalhar características morfofuncionais dos ossos de carnívoros incluem desde a descrição macroscópica comum (Evans & DeDeLahunta 2013) e comparativa (Hildebrand 1954, Feeney 1999), exploração de anatomia radiográfica (Schebitz & Wilkens 1987, Meachen-Samuels 2010, van Staden 2014), medidas lineares de distâncias entre pontos de referências (Von-den-Driesch 1976) acrescidas de índices comparativos (Samuels et al. 2013, Janis & Figueirido 2014) até modelos de morfometria geométrica bi ou tridimensional (Andersson 2004, Meloro et al. 2013, Martín-Serra et al. 2014).

Diante da escassez de conhecimentos sobre esqueleto pós-craniano de canídeos sul-americanos e da relevância funcional dos membros torácicos, realizou-se um detalhamento da osteologia do membro torácico do *L. gymnocercus*. A partir das adaptações reconhecidas no esqueleto, objetivou-se apontar características anatômicas comparadas e inferir hábitos em vida livre.

## MATERIAL E MÉTODOS

**Amostra.** Para este estudo foram disponibilizados 24 espécimes de *L. gymnocercus*, quinze machos e nove fêmeas (Quadro 1), adultos, coletados mortos em rodovias da mesorregião sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil (autorização IBAMA/SISBIO nº. 33667). Apenas espécimes em condições ideais para cada análise foram selecionados; portanto, nem todos os espécimes foram aproveitados em todas as etapas em virtude das condições de integridade dos elementos a serem analisados.

**Descrição macroscópica.** Para descrição macroscópica e osteometria com paquímetro os ossos de 16 espécimes foram inicialmente preparados com raspagem dos tecidos moles, cuidando-se para preservar os ossos sesamoides, submetidos à fervura por cerca de 30 minutos, seguida de nova raspagem e finalmente clareamento em peróxido de hidrogênio a 130 vol. por 30 minutos. Cada osso foi examinado para identificação dos acidentes anatômicos (projeções e depressões), seguida de descrição comparativa com os ossos de dois espécimes de *Cerdocyon thous* (um macho e

uma fêmea) e dois de *Canis lupus familiaris* (um macho e uma fêmea) disponíveis no acervo do Laboratório de Anatomia Animal da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA). As observações também foram confrontadas com as descrições e ilustrações de Hildebrand (1954) para canídeos em geral, de Feeney (1999) para os canídeos silvestres *Canis latrans*, *Urocyon cinereoargenteus* e *Vulpes vulpes* e não-canídeos *Martes pennanti* e *Procyon lotor* e de van Staden (2014) para o *Suricata suricatta*. A nomenclatura adotada está em conformidade com o ICVGAN (2012), ainda que alguns acidentes relevantes que não constavam na *Nomina Anatomica Veterinaria* tenham sido denominados conforme apareceram no trabalho de Hildebrand (1954).

**Osteometria com paquímetro.** A osteometria foi realizada com paquímetro digital de precisão (resolução 0,01 mm, exatidão  $\pm 0,02$  mm, ZAAS Precision, Amatoools®), por dois examinadores em duplicata, conforme o roteiro de medidas internacionalmente preconizadas por Von-den-Driesch (1976) (Quadro 2). Também foram incluídas as medidas designadas por Samuels et al. (2013) para o cálculo de índices morfológicos com significado funcional (Quadro 3). Por fim, algumas medidas nos ossos carpianos e sesamoides foram elaboradas para o presente estudo. Todos os ossos foram mensurados em 16 espécimes de *L. gymnocercus* (sete fêmeas e nove machos), a exceção dos sesamoides que foram medidos em seis espécimes (três machos e três fêmeas). Um espécime fêmea de *C. thous* teve os ossos mensurados para obtenção dos índices morfológicos estabelecidos por Samuels et al. (2013). O software BioEstat 5.3® foi utilizado para: cálculo da estatística descritiva (média aritmética e desvio padrão) das medidas; teste t para comparação das médias das medidas dos ossos entre os sexos; e análise de variância (ANOVA: um critério) complementada pelo teste de Tukey para comparação do comprimento total dos dedos, diâmetro das falanges médias e do comprimento das falanges distais. Tais testes foram considerados significativos quando  $p < 0,05$ .

**Osteometria tridimensional.** Análises tridimensionais foram realizadas com o esqueleto do membro torácico do espécime 8576 (fêmea). Os ossos foram submetidos ao processo de digitalização em scanner 3D, Multiscan®, para obtenção de um modelo tridimensional computadorizado com o software VXEelements®. Este modelo foi convertido para um formato compatível com softwares do tipo CAD (“computer aided design”), neste caso o SolidWorks®, para mensurações tridimensionais. Assim puderam ser calculadas com precisão as áreas das superfícies articulares da escápula, úmero, rádio e ulna, bem como estabelecidos os posicionamentos tridimensionais das principais projeções ósseas em sistemas de coordenadas x, y e z a partir de um marco pré-estabelecido.

Na escápula (Fig. 1), o ponto “zero” do sistema de coordenadas foi definido como o ponto de interseção entre a espinha da escápula e a margem dorsal do osso, onde o eixo “X” era o látero-medial, o “Y” crânio-caudal e o “Z” dorso-ventral. No úmero (Fig. 2), traçou-se um eixo látero-medial “X” ligando as extremidades dos epicôndilos lateral e medial; a partir do ponto médio deste eixo, projetou-se o eixo “Z” na direção proximal emergindo no tubérculo maior e o eixo “Y” perpendicularmente aos demais na direção crânio-caudal. No segmento contendo rádio, ulna e ossos da mão (Fig. 3), traçou-se um eixo “X” entre as extremidades lateral e medial da epífise distal do rádio e ulna no sentido látero-medial; a partir do ponto médio deste eixo, projetou-se um eixo “Z” na direção proximal emergindo na tuberosidade do olecrano; e o eixo “Y” perpendicular aos outros dois, na direção crânio-caudal. Estes sistemas de eixos foram baseados naqueles traçados por Shahar & Milgram (2005) no cão doméstico. Detalhes desta metodologia de osteometria tridimensional foram publicados por Ferreira et al. (2016).

**Radiografias.** Obtiveram-se imagens das regiões escapular, braquial, antebraquial e da mão em projeções usadas rotineiramente para investigações clínicas de dois espécimes (um macho e outro fêmea). Foram escolhidos adultos jovens para que os discos epifisários cartilagíneos pudessem ser visualizados. Com base na denteição completa e permanência de alguns discos epifisários cartilagíneos e dos tempos de fechamento epifisário conhecidos para cão doméstico (Evans & De Lahunta 2013), presumiu-se que os cadáveres eram de animais entre sete e dez meses de idade, empregando-se o conhecimento em cães domésticos.

Posteriormente radiografaram-se os ossos escápula, úmero, rádio e ulna isolados e limpos de três espécimes (dois machos e uma fêmea) em quatro projeções (crânio-caudal, caudo-cranial, látero-medial e médio-lateral) para evidenciar o contorno e padrões trabeculares livres de sobreposição de tecidos moles ou outros ossos.

As imagens foram obtidas no setor de diagnóstico por imagem do Hospital Veterinário da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA), respeitando-se as diretrizes básicas de proteção radiológica (CNEN 2011). Empregou-se a técnica de chassi sobre a mesa. As radiografias foram obtidas com o aparelho marca Phillips®, modelo Aquilla Plus 300, utilizando 40 KV e 200mAs para

os cadáveres inteiros e 40 mAs para os ossos isolados. As exposições foram realizadas em sistema de cassete computadorizado da marca Kodak® Direct View e salvas no formato DICOM. Após visualização em software Radiant Dicom Viewer® versão 3.0.2, os arquivos foram exportados para formato JPEG. As representações esquemáticas interpretativas a partir dos contornos das imagens radiográficas dos membros torácicos inteiros foram elaboradas com auxílio do software Photoscape® versão 3.6.3.

**Clavículas.** As clavículas de onze espécimes (sete machos e quatro fêmeas) de cadáveres de *L. gymnocercus* fixados e conservados em solução de formaldeído a 10% foram removidas e identificadas após dissecação da região profunda à intersecção tendinosa do m. braquiocefálico. As clavículas tiveram seu formato registrado e o seu maior eixo mensurado com paquímetro digital de precisão (resolução 0,01 mm, exatidão  $\pm 0,02$  mm, ZAAS Precision, Amatools®), por examinador único em duplicata e, posteriormente encaminhadas para a avaliação histológica. As clavículas foram clivadas sagitalmente, embebidas em parafina e as seções histológicas com 4  $\mu$ m submetidas à coloração por hematoxilina e eosina. As lâminas com cortes histológicos foram examinadas em microscópio óptico de luz quanto às características constitutivas das clavículas. Finalmente fotomicrografias digitais foram realizadas com câmera Olympus® DP26 associada ao software cellSens 1.7®. As clavículas de 20 espécimes de *C. thous* (sete machos e treze fêmeas) pertencentes ao acervo do Laboratório foram analisadas da mesma forma para fins de comparação. As medidas foram tabuladas em planilhas do software BioEstat 5.3® e realizados os cálculos de estatística descritiva (média aritmética e desvio padrão) e teste t (amostras independentes) de comparação entre as médias dos comprimentos das clavículas entre espécies e entre sexos, adotando-se  $p < 0,05$  como significativo. Doze clavículas de cada espécie foram escolhidas aleatoriamente para radiografias com o objetivo de verificar a presença e o grau de radiopacidade.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Constituição geral

O esqueleto do membro torácico do *L. gymnocercus* foi composto por uma clavícula rudimentar, uma escápula, um úmero, um rádio, uma ulna, sete ossos carpianos, cinco ossos metacarpianos, 14 falanges, um osso sesamoide do m. supinador, um osso sesamoide do m. abdutor longo do dedo I, nove ossos sesamoides proximais, quatro ossos sesamoides dorsais, totalizando 46 ossos invariavelmente presentes. Um número inconstante de ossos sesamoides distais e nas articulações interfalangianas com diferentes graus de mineralização foi encontrado.

O comprimento longitudinal total do membro torácico, estimado com base na soma das médias dos comprimentos da escápula, úmero, rádio, carpo intermédio-radial, carpiano terceiro, metacarpiano terceiro e falanges do terceiro dedo, foi  $430,18 \pm 12,82$  mm, sendo  $423,39 \pm 13,74$  mm nas fêmeas e  $435,27 \pm 10,06$  mm nos machos. Embora a média da soma dos comprimentos nos machos fosse 12 mm maior, não houve diferença significativa ( $p = 0,09$ ). Percentualmente, pode-se constatar que o úmero (estilopódio) foi o osso que mais contribuiu (28%) para o comprimento do membro (Fig. 4). Ainda que a ulna tenha sido o osso mais longo, não foi computada para fins de comprimento funcional do membro pois o seu olecrano sobrepõe-se proximalmente a partir da articulação úmero-radio-ulnar e, portanto, foi considerado apenas o comprimento do rádio como representante do segmento antebraquial (zeugopódio).

### Clavículas

As clavículas, ainda que rudimentares, foram encontradas bilateralmente em todos os espécimes dissecados de *L. gymnocercus* (sete machos e quatro fêmeas) e de *C. thous* (sete machos e treze fêmeas), ainda que Ewer (1973) e Nickel et al. (1986) tenham mencionado que frequentemente estão ausentes em canídeos. Localizava-se profundamente ao músculo braquiocefálico, ao nível da intersecção tendinosa que separa o músculo em cleidocefálico e cleidobraquial (Fig. 5). Esta disposição é diferente da relatada por Nickel et al. (1986) e Sisson (1986) para o cão doméstico, em que a clavícula ficaria encaixada no m. braquiocefálico. O formato das clavículas mostrou variação intra-específica, assim como relatado por Nickel et al. (1986) para o cão doméstico. Contudo, predominou um formato triangular irregular com as formas ovaladas ou de “ferradura” aparecendo ocasionalmente. Segundo Černý & Čížinauskas (1995) o formato predominante em cães domésticos é o ovalado. Estes autores especularam que variações nos formatos das clavículas em cães possa advir das modificações e reduções que a mesma sofre durante a ontogenia. Assim, concluíram que a clavícula seria uma estrutura que passa por regressão em diferentes níveis em um processo individualizado. A clavícula de cães permanece ossificada durante o período fetal, diferente dos ruminantes em que a redução ocorre ainda durante a

gestação (Evans & DeLahunta 2013). McCarthy & Wood (1988) investigaram clavículas de cinquenta cães domésticos e relataram um cão sem evidência de clavículas bilateralmente e outros dois em que faltava uma das duas clavículas.

A parte rígida (óssea) da clavícula mantinha-se ligada por uma banda espessa de tecido conjuntivo que se prolongava craniolateralmente na direção da intersecção claviclar e medialmente em direção à fáscia do m. subescapular, conforme descrito por Baum & Zietzschmann (1936) e Černý & Čižinauskas (1995) para cães domésticos. Da mesma forma, a conexão com a intersecção tendinosa foi mais firme do que com a fáscia muscular (Evans & DeLahunta 2013). McCarthy & Wood (1988) também descreveram uma faixa fibrosa mais espessa em cães domésticos, embora acrescentem outros fascículos fibrosos menores em direção ao manúbrio, à fáscia do m. grande dorsal e do m. peitoral superficial. Estes pequenos fascículos não foram claramente individualizados nos canídeos silvestres do presente estudo, assim como Černý & Čižinauskas (1995) também não os identificaram em cães recém-nascidos. As clavículas do *L. gymnocercus* e do *C. thous* não estabeleceram articulação com nenhum outro osso, assim como observado por Sisson (1986) e Evans & DeLahunta (2013).

As clavículas do *L. gymnocercus* mediram  $7,0 \pm 1,4$  mm no seu maior eixo, sendo  $7,7 \pm 1,2$  mm nos machos e  $5,9 \pm 0,9$  mm nas fêmeas, existindo diferença significativa ( $p = 0,02$ ) entre os sexos. As clavículas de *C. thous* mediram  $9,6 \pm 1,4$  mm, sendo  $10,1 \pm 1,4$  mm nos machos e  $9,0 \pm 1,3$  mm nas fêmeas, sem diferença entre sexos ( $p = 0,13$ ). O comprimento da clavícula do *C. thous* foi significativamente maior que o do *L. gymnocercus* ( $p < 0,0001$ ). Em canídeos silvestres os relatos sobre as dimensões das clavículas são escassos. Contudo, é citada como medindo 15 mm no *Lycaon pictus* (Pagenstretcher 1870), 10 mm no *Vulpes fulva* (Klatt 1928) e 11 mm no *Canis lupus* (Hildebrand 1954). No cão doméstico mediu entre 6 e 12 mm e cerca de 13 mm na raça Dinamarquês (McCarthy & Wood 1988) e entre 1 a 2mm em cães recém nascidos (Černý & Čižinauskas 1995).

Na exploração radiográfica em projeção látero-medial do membro torácico de dois cadáveres de *L. gymnocercus*, recém-descongelados e previamente à fixação em formaldeído, não foi possível visualizar as clavículas. No entanto, após fixação em formol e dissecação destes dois espécimes, confirmou-se a existência bilateral das mesmas. Também é relatada como imperceptível em radiografias látero-mediais de cães domésticos, ainda que possa aparecer em projeções ventro-dorsais do pescoço ou tórax (Evans & DeLahunta 2013).

Quando as clavículas de *L. gymnocercus* foram radiografadas após removidas dos cadáveres, praticamente não foi possível identificar radiopacidade característica de tecido ósseo. Entretanto, ao contrário, todas as clavículas de *C. thous* evidenciaram nítida radiopacidade capaz de revelar inclusive o formato do osso (Fig. 6). Esta radiopacidade foi compatível com o revelado por (McCarthy & Wood, 1988) para cães de raças Terriers e Dinamarquês. No cão doméstico, sinais radiodensos compatíveis com ossificação da clavícula são encontrados mesmo em neonatos (Černý & Čižinauskas 1995, Evans & DeLahunta 2013).

A análise histológica esclareceu que todas as clavículas dos onze espécimes de *L. gymnocercus* eram constituídas predominantemente por matriz condroide e apenas uma pequena parte por matriz osteoide (Fig. 7). Em contrapartida, as clavículas dos vinte espécimes de *C. thous* eram formadas integralmente por tecido ósseo com raros condrócitos (Fig. 8). A avaliação histológica elucidou o contraste observado entre as clavículas das duas espécies na inspeção macroscópica, na rigidez palpável durante a dissecação da amostra e de radiopacidade nos exames radiográficos.

Segundo Donat (1971) a clavícula está presente em praticamente todos os gêneros de mamíferos e a importância funcional sobrepõe-se a questões filogenéticas. Este autor argumentou que a permanência de uma clavícula rudimentar com suas estruturas anexas manteria a parte proximal do membro mais fixa e liberaria a parte distal para mover-se livremente. Quando confrontados o tamanho e grau de ossificação, a clavícula do *L. gymnocercus* foi ainda menos desenvolvida (mais rudimentar) que a do *C. thous* e cão doméstico. Embora estas três espécies apresentem clavículas vestigiais, isto pode sugerir que a clavícula mais reduzida e menos ossificada do *L. gymnocercus* reflita uma tendência evolutiva ou adaptação para a locomoção ainda mais rápida.

Samuels et al. (2013) estabeleceram uma classificação das espécies carnívoras quanto ao tipo de locomoção. Naquele trabalho, o *L. gymnocercus* foi enquadrado na categoria cursorial especializado, ou seja, uma espécie que regularmente apresenta locomoção rápida com um saltitar caracterizado por intervalos sem apoio no solo. Já o *C. thous* foi classificado como terrestre generalista, isto é, que permanece no solo, porém muito eventualmente pode nadar, escalar ou

escavar. Esta correlação entre clavícula menos desenvolvida com maior velocidade e mais desenvolvida com movimentos mais variados do membro torácico é feita em carnívoros (Ewer 1973) e outras ordens de mamíferos (Rocha-Barbosa et al. 2002, Senter & Moch 2015). A redução da clavícula em várias linhagens de mamíferos permite à escápula mover-se mais livremente no plano sagital e, conseqüentemente, contribui para uma passada maior (Martín-Serra et al. 2015).

McCarthy & Wood (1988) acrescentaram que a clavícula de cães facilitaria o movimento durante a protração, retração e discreta abdução do ombro, protegeria estruturas adjacentes como o plexo braquial, artéria, veia e nervo axilares do contato com o m. subescapular e escápula; e manteria o m. braquiocefálico na posição adequada, conferindo proteção para crista do tubérculo maior. De acordo com Senter & Moch (2015), entre carnívoros, apenas canídeos e felídeos retêm uma clavícula vestigial com uma pequena parte ossificada, a qual representa um resquício degenerado de uma clavícula ancestral. Estes autores determinaram que a distribuição filogenética da clavícula indica que a mesma foi perdida no ancestral comum dos hienídeos e no dos ursídeos, mustelídeos e procionídeos. Corrobora esta inferência a sua ausência no *Suricata suricatta* (van Staden 2014).

Ainda que diferenças constitutivas sejam observadas entre as clavículas do *L. gymnocercus*, *C. thous* e cão doméstico, cabe salientar que é improvável que este osso tenha características de valor taxonômico devido às variações, tamanho reduzido e por raramente ser preservada em esqueletos preparados para estudo (Hildebrand 1954).

### Escápula (Zonoesqueleto)

A escápula mostrou-se plana e larga e composta por duas faces (lateral e medial), três margens (cranial, caudal e dorsal) e três ângulos (cranial, caudal e ventral). Sua parte mais dorsal, o ângulo cranial, coincidiu com o nível da extremidade dorsal do processo espinhoso da segunda vértebra torácica (Fig. 9). O ângulo caudal ficou ao nível ventral do processo espinhoso da quarta vértebra torácica. Seu ângulo cranial esteve dorsal em relação ao caudal. Seu extremo cranial dispunha-se no plano transversal do manúbrio e seu extremo caudal no plano da quarta vértebra torácica.

As escápulas do *L. gymnocercus* e do *C. thous* podem ser consideradas finas e compridas quando comparadas ao que é ilustrado para carnívoros em geral por Ewer (1973). Segundo Martín-Serra et al. (2014), após análises alométricas e de morfometria geométrica, escápulas com o formato mais estreito e alongado ocorrem em carnívoros menores, os quais necessitam reduzir o gasto energético da locomoção. Para os canídeos, isto seria favorável para alcançar maiores distâncias diárias de deslocamento, por exemplo. Aquelas com formato mais robusto pertenceriam às espécies de maior tamanho corporal, que capturam presas maiores, escavam ou nadam. Estes não são movimentos frequentes no *L. gymnocercus* que tem o esqueleto apendicular mais delgado, inclusive, que outros canídeos (Hildebrand 1954).<sup>6</sup>

De fato, a escápula é o osso do membro torácico que menos varia entre espécies de uma mesma família de carnívoros (Martín-Serra et al. 2014). Isto explica-se por se tratar de um osso do cinturão peitoral e que tem uma origem e história evolutiva diferente dos ossos longos do membro, os quais estão mais expostos a variação de robustez (Martín-Serra et al. 2014).

A face lateral (*facies lateralis*) foi dividida em duas fossas (*supraspinata* e *infraspinata*) pela espinha da escápula (*spina scapulae*) (Fig. 10). A osteometria tridimensional permitiu apurar que a fossa supra-espinhal do *L. gymnocercus* compôs 52% e a infra-espinhal 48% da área da face lateral do osso, o que confirmou o equilíbrio entre ambas relatado em carnívoros por Nickel et al. (1986). As fossas supra-espinhais do *L. gymnocercus* e do *C. thous* foram mais amplas no terço ventral do que no cão. Talvez isto repercuta em um m. supra-espinhoso proporcionalmente mais forte nos canídeos silvestres. A fossa infra-espinhal foi triangular tanto no *L. gymnocercus* como no *C. thous*, assim como no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013). Ela serviu de origem para o m. infra-espinhoso.

A espinha da escápula era uma elevação não-articular, proeminente na face lateral do osso. Dorsalmente foi mais discreta e elevava-se na direção ventral. No nível do ângulo ventral terminou

<sup>6</sup> Hildebrand (1954) mencionava o atual *Lycalopex gymnocercus* como *Dusicyon gymnocercus* e usava o gênero *Lycalopex* apenas para a espécie *L. vetulus*. Quando Hildebrand (1954) mencionara o gênero *Dusicyon*, entende-se atualmente como *Lycalopex*. Portanto, diferença será encontrada no emprego do gênero em relação ao texto original do referido autor.

em um acrômio (*acromion*) contendo dois processos: hamato e supra-hamato. Foi reconhecido no terço dorsal uma aspereza discreta, a tuberosidade da espinha da escápula (*tuberosita spina scapulae*) para inserção do m. trapézio, embora Nickel et al. (1986) tenham afirmado que tal tuberosidade inexistia nos carnívoros domésticos. Tanto o *L. gymnocercus*, como também o *C. thous*, apresentaram a margem livre da espinha da escápula retilínea, diferente do descrito para cães de grande porte onde tal margem se voltaria caudalmente (Evans & DeLahunta 2013). Ainda que estas diferenças sejam apontadas, segundo Hildebrand (1954) o formato da espinha da escápula não tem valor na diferenciação entre os gêneros de canídeos.

O processo hamato do cão doméstico é arredondado à semelhança do ilustrado por Feeney (1999) para o *Vulpes vulpes* e *Canis latrans*; no *C. thous* é levemente pontiagudo direcionado ventralmente, assim como descrito no *Urocyon cinereoargenteus* (Hildebrand 1954, Feeney 1999). Na *Martes pennanti* e no *Procyon lotor* é ainda mais pontiagudo também na direção ventral (Feeney 1999). No *L. gymnocercus* mostrou-se pontiagudo e bem distinto, conforme descrito por Hildebrand (1954), porém direcionado mais cranioventralmente, uma configuração não mencionada para outros canídeos.

O processo supra-hamato foi mais desenvolvido no *L. gymnocercus* do que no *C. thous*. Feeney (1999) e Martín-Serra et al. (2014) denominaram-no como processo metacromial. Feeney (1999) correlacionou sua formação como reflexo do desenvolvimento do m. omotransverso, o que favoreceria a protração do membro, especialmente no *U. cinereoargenteus*. Martín-Serra et al. (2014) afirmaram esta ser uma característica mais proeminente nos felídeos e que poderia estar associada a uma parte acromial do m. deltoide mais desenvolvida e necessária para contrapor as forças de reação do solo durante a locomoção. Entre carnívoros, o processo supra-hamato não é reconhecido nos cães domésticos (ICVGAN 2012), no gênero *Speothos* (Hildebrand 1954), considerado pouco desenvolvido no *V. vulpes*, *C. latrans* (Feeney 1999), *Chrysocyon brachyurus* e *Lycaon pictus* (Hildebrand 1954) e considerado como bem desenvolvido nos felinos (ICVGAN 2012, Martín-Serra et al. 2014), no *U. cinereoargenteus* (Hildebrand 1954, Feeney 1999), *M. pennanti*, *P. lotor* (Feeney 1999) e *S. suricatta* (van Staden 2014).

Nos espécimes de *L. gymnocercus* sempre foi visualizado um forame nutrício (principal) na face medial ao nível da incisura da escápula, ainda que alguns forames vasculares menores e inconstantes ocorressem na face lateral, próximo à junção ventral da espinha com a escápula propriamente. Esta última localização foi descrita para o forame nutrício no cão (Evans & DeLahunta 2013). No *C. thous*, o forame nutrício, mais largo, foi encontrado na mesma localização descrita para o cão, ainda que um forame de calibre destacado também fosse visualizado medialmente, conforme no *L. gymnocercus*. É possível que os forames lateral e medial formem um canal para a passagem de um ramo da artéria subescapular.

A face medial (*facies medialis* ou *costalis*) voltou-se opostamente à face lateral das primeiras quatro costelas no *L. gymnocercus*. Nela encontraram-se dois acidentes principais: a face serrátil (*facies serrata*) e a fossa subescapular (*fossa subscapularis*). A face serrátil era áspera, dorsocranialmente na face medial, e servia de inserção para o m. serrátil ventral. O limite caudal da face serrátil esteve ao nível ligeiramente caudal à espinha, tanto no *L. gymnocercus* quanto no *C. thous*. No cão doméstico, termina mais caudalmente que em ambos (Evans & DeLahunta 2013). No *L. pictus* este limite caudal da face serrátil é tão caudal quanto o ângulo caudal da escápula (Hildebrand 1954). A fossa subescapular apresentou três linhas musculares que convergiram na direção do ângulo ventral e a parte mais profunda da fossa esteve central e opostamente à espinha.

A margem cranial (*margo cranialis*) era fina, quase retilínea, e distalmente possuía uma incisura escapular (*incisura scapulae*) a qual definiu uma região mais estreita no sentido crânio-caudal do osso: o colo da escápula (*collum scapulae*). Em cães domésticos, Evans & DeLahunta (2013) relataram que a margem cranial assume a forma de um arco nas raças de trabalho e Hildebrand (1954) referiu este contorno para o *C. brachyurus*. Um contorno mais retilíneo e suave foi descrito para as raças de cães mais longilíneas (Evans & DeLahunta 2013) e para os canídeos cursoriais especializados *V. vulpes*, *V. lagopus* e *C. latrans* (Hildebrand 1954). No *L. gymnocercus* e *C. thous* o padrão assemelhou-se ao último. Segundo Hildebrand (1954), no *L. gymnocercus* também haveria também uma elevação no centro da margem cranial, assim como no *Otocyon* e *Urocyon*. Ainda descreveu que no *C. thous* esta elevação ocorreria no terço ventral, porém tais observações não se repetiram nos espécimes avaliados no presente trabalho.

A margem dorsal (*margo dorsalis* ou *margo vertebralis*) foi recoberta por uma fina camada de cartilagem escapular (*cartilago scapulae*). Em um espécime fêmea de *L. gymnocercus* a cartilagem mediou 1,93 mm de espessura dorso-ventral. No *L. gymnocercus* a margem dorsal teve o contorno

mais arqueado/convexo do que no *C. thous* e cães domésticos (mais achatado). No gênero *Speothos* foi descrita como reta (Hildebrand 1954).

A margem caudal das escápulas do *L. gymnocercus* e *C. thous* foram retas e espessas, assim como descrito para o cão doméstico (Sisson 1986) e também apresenta um espessamento proximal à cavidade glenoide, o tubérculo infraglenoide (*tuberculum infraglenoidale*) (Nickel et al. 1986). Tanto no *L. gymnocercus* como no *C. thous* este tubérculo pareceu menos robusto que no cão.

O ângulo caudal (*angulus caudalis*) da escápula do *L. gymnocercus* foi mais pontiagudo que do *C. thous* e em ambas mais afiladas que no cão doméstico. Distalmente ao ângulo há uma superfície para a origem do m. redondo maior. Segundo Hildebrand (1954), como regra esta superfície é sempre retorcida, sendo sua parte dorsal melhor visualizada pela face lateral e a parte ventral pela medial. Entretanto, nos gêneros *Chrysocyon* e *Cuon* apareceria inteiramente na face lateral do osso, enquanto no *L. gymnocercus*, *C. thous* e *Vulpes macrotis* dificilmente esta área seria vista pela face lateral (Hildebrand 1954). No gênero *Speothos* esta superfície seria discreta (Hildebrand 1954). Ainda acrescentou que esta superfície para origem do m. redondo maior constituía-se na principal característica para diferenciar os gêneros de canídeos pela escápula. Esta afirmação não encontrou apoio nas observações das escápulas dos espécimes do presente estudo, em que a área de origem para o m. redondo maior era visualizada pela face lateral do osso, especialmente no *L. gymnocercus*. O ângulo cranial (*angulus cranialis*) tinha contorno arredondado e não sediou fixação muscular.

O ângulo ventral (*angulus ventralis*) conteve a superfície articular para a cabeça do úmero, denominada cavidade glenoide (*cavitas glenoidalis*). A cavidade tinha discreta concavidade e foi delimitada cranialmente pelo tubérculo supraglenoide. A margem caudomedial da cavidade foi arredondada, enquanto a margem lateral era mais retilínea, conforme o cão. Na osteometria tridimensional foi possível estimar que a área total da escápula era de 8714,27mm<sup>2</sup> e a sua cavidade glenoide ocupava 129,61 mm<sup>2</sup> (1,4% da área total do osso). A posição dos principais acidentes anatômicos em um eixo de coordenadas X, Y e Z encontra-se no Quadro 4.

O tubérculo supraglenoide (*tuberculum supraglenoidale*) projetou-se cranialmente. A partir dele, medialmente, formou-se um pequeno processo coracoide (*processus coracoideus*). Tal processo corresponde ao osso coracoide das aves e répteis. Os monotremados são os únicos mamíferos a conservarem um osso coracoide distinto (Evans & DeLahunta 2013, Liem et al. 2013).

Segundo Hildebrand (1954) o conjunto formado pela cavidade glenoide, tubérculo supraglenoide (tuberosidade escapular) e processo coracoide é muito uniforme entre os canídeos para ser adotado como critério de distinção entre gêneros. Entretanto, o processo coracoide nas escápulas dos espécimes de *C. thous* do presente estudo mostraram-se mais salientes e o tubérculo supraglenoide maior que os do *L. gymnocercus* e cão doméstico.

Todas as escápulas utilizadas nesta análise apresentavam o tubérculo supraglenoide ossificado. Caso o tempo de ossificação seja equivalente ao do cão, pode-se especular com base nas escápulas que tratavam-se de indivíduos com idade superior a seis meses (Sisson 1986).

No tocante à osteometria escapular, os machos apresentaram medidas em média superiores às das fêmeas (Quadro 5). Isto apoia-se na constatação de que os machos de *L. gymnocercus* têm porte maior do que as fêmeas (Queirolo et al. 2013).

A avaliação radiográfica da escápula isolada de um espécime macho de *L. gymnocercus* revelou o padrão trabecular concentrado no ângulo ventral do osso e sugeriu a formação de um canal vascular ao nível do colo (Fig. 11). Áreas de radiopacidade aumentada predominaram nos contornos das margens e na extremidade lateral da espinha da escápula. A densidade óssea esteve claramente reduzida ao nível das fossas supra-infraespinhal e infra-espinhal e na espinha da escápula. Um espessamento radiodenso no extremo dorsal da espinha da escápula confirmou a formação de uma tuberosidade da espinha da escápula.

### Úmero (Estilopódio)

O úmero, osso da região braquial, era composto por duas epífises e uma diáfise. A epífise proximal articulou-se com a escápula, formando a articulação escápulo-umeral (gleno-umeral); a distal com o rádio e a ulna, originando a articulação úmero-rádio-ulnar.

A cabeça do úmero (*caput humeri*) era ovalada com seu maior eixo no sentido crânio-caudal e mais pontiaguda cranialmente (Fig. 12). Estendia-se craniodistalmente por alguns milímetros para formar o sulco intertubercular (*sulcus intertubercularis*), o qual separou os tubérculos umerais. A cabeça do úmero no *L. gymnocercus* e cão doméstico demonstraram a extremidade caudal mais arredondada, enquanto no *C. thous* era sutilmente mais estreita (afilada).

Hildebrand (1954) verificou diferenças no contorno do topo da cabeça do úmero entre

canídeos, sendo mais esféricas nos gêneros *Chrysocyon* e *Lycalopex*, mais achatadas no *Canis*, *Otocyon*, *Vulpes*, *Alopex* e *Fennecus* e variável nos demais. Segundo Feeney (1999) foi mais esférica no *U. cinereoargenteus* e achatada no *C. latrans* e *V. vulpes*. Nos espécimes de *L. gymnocercus* do presente estudo a cabeça do úmero mostrou-se achatada e não esférica, como sugerido por Hildebrand (1954), à semelhança do encontrado no *C. thous* e cães domésticos examinados. Feeney (1999) considerou que o formato da cabeça do úmero conferia mais informações sobre o movimento do ombro do que a cavidade glenoide: quanto mais achatada, mais restrito é o movimento ao plano sagital (típico de cursoriais mais especializados); quanto mais esférica, maior a capacidade de adução e abdução.

O tubérculo maior (*tuberculum majus*) foi a maior elevação proximal e cranial do osso nos espécimes de *L. gymnocercus* examinados. Isto foi uma característica também identificada por Feeney (1999) em outros três canídeos: *C. latrans*, *V. vulpes* e *U. cinereoargenteus*, porém neste último o tubérculo estende-se ainda mais cranialmente. A altura atingida por este arco do tubérculo maior variou discretamente entre indivíduos de *C. thous*. Em cães domésticos pode não ser o ponto mais proximal do osso, dependendo da raça (Evans & DeLahunta 2013). Teve seu contorno proximal invariavelmente na forma de arco, dividido em uma parte cranial (maior) e outra caudal (menor) por um sulco raso, assim como relatado por Nickel et al. (1986) para cães.

O m. supra-espinhal tem a função de estender a articulação gleno-umeral e, assim, atua como um sinergista na protração do úmero durante o galope. Portanto, quando o tubérculo maior tem localização mais proximal, como nos canídeos, ocorre um favorecimento mecânico para a ação do m. supra-espinhal. Isto é desejável para os cursoriais durante o deslocamento em maior velocidade (galope). Em contrapartida, em carnívoros que dificilmente galopam (ursídeos, procionídeos) o tubérculo maior não é tão proximal e o músculo atua principalmente na estabilização do ombro (Martín-Serra et al. 2014). Janis & Figueirido (2014) acrescentaram que o tubérculo maior seria mais desenvolvido nos carnívoros que perseguem suas presas e menos naqueles que ficam à espreita.

Foram verificados vários pequenos forames entre o tubérculo maior e a superfície articular da cabeça do úmero; usualmente dois forames principais no *L. gymnocercus* e entre quatro a seis no *C. thous*. Na face lateral do tubérculo maior, próximo ao seu limite caudal, verificou-se a faceta para inserção do m. infra-espinhal. Esta foi mais destacada no *C. thous*, com formato claramente arredondado e menos nítida e mais alongada no *L. gymnocercus*. Na face cranial, o tubérculo prolonga-se distalmente formando a crista do tubérculo maior (*crista tuberculi majoris*), a qual mostrou-se mais discreta no *L. gymnocercus* e cão doméstico em comparação com o *C. thous*.

O tubérculo menor (*tuberculum minus*) foi visualizado na face medial, com aspecto nodular. Segundo Hildebrand (1954) o tubérculo menor do *C. thous* é o mais bem desenvolvido entre canídeos. De fato, seu tubérculo menor ultrapassou a altura da cabeça do úmero no *C. thous* e cão doméstico, mas no *L. gymnocercus* permaneceu praticamente no mesmo nível. A crista do tubérculo menor (*crista tuberculi minoris*) projeta-se distalmente a partir da face caudal do tubérculo e é bem desenvolvida no cão doméstico, especialmente nas raças grandes (Nickel et al., 1986), mas também o foi no *L. gymnocercus* e *C. thous*.

O sulco intertubercular do *L. gymnocercus*, *C. thous* e cão doméstico dispuseram-se orientados cranialmente, conforme notado por Feeney (1999) para os também canídeos *C. latrans*, *V. vulpes* e *U. cinereoargenteus*. Visto que este sulco é deslizado pelo tendão do m. bíceps braquial, sua orientação cranial restringe o direcionamento do músculo no plano sagital, limitando-o a realizar flexão do cotovelo. Esta adaptação seria típica de cursoriais especializados (Liem et al. 2013). Em espécies como a *M. pennanti* e o *P. lotor*, o sulco está posicionado medialmente em relação ao eixo longitudinal do membro, o que determina uma disposição para o m. bíceps braquial capaz de atuar tanto na flexão do cotovelo como na supinação.

O colo do úmero (*collum humeri*) margeou distalmente a cabeça do úmero, comunicando as faces caudais dos tubérculos maior e menor. Sua superfície pode ser dividida na face caudal da diáfise por uma crista sagital mais evidente no *L. gymnocercus* e no *C. thous* e quase inaparente no cão doméstico. Nesta região originou-se a cabeça acessória do m. tríceps braquial e tal relevo foi descrito como menos evidente nos gêneros *Nyctereutes* e *Speothos* (Hildebrand 1954).

A diáfise (*corpus humeri*) umeral mostrou-se comprimida látero-medialmente na sua metade proximal e crânio-caudalmente na metade distal, conferindo aspecto levemente espiralado ao osso, como no cão doméstico (Nickel et al. 1986). Apresentou quatro faces: lateral, medial, cranial e caudal.

Na face lateral (*facies lateralis*) encontrava-se a linha tricipital (*linea m. tricipitis*) a qual iniciava-se na junção entre a cabeça umeral com a extremidade caudal do tubérculo maior. Esta

linha estendeu-se distalmente, em forma de arco convexo cranialmente, até o terço médio da diáfise e terminou na tuberosidade deltoide (*tuberositas deltoides*), conforme verificado nos canídeos *V. vulpes*, *C. latrans* e *U. cinereoargenteus*, no mustelídeo *M. pennanti*, no procionídeo *P. lotor* (Feeney 1999) e no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013). No *M. pennanti* e *P. lotor* estendeu-se a um nível mais distal na diáfise do úmero do que nos canídeos (Feeney 1999). Na sua parte mais proximal observou-se uma área rugosa para a inserção do m. redondo menor e o restante da linha servia para a origem da cabeça lateral do m. tríceps braquial. No cão doméstico e *C. thous*, a linha foi contínua até se encerrar na tuberosidade deltoide. No *L. gymnocercus* havia uma interrupção no terço médio da linha, o que a tornava inconspícua. O sulco para o m. braquial (*sulcus m. brachialis*) ocupou a maior parte da face lateral da diáfise e conferiu aspecto retorcido ao osso.

A tuberosidade deltoide foi a projeção mais saliente da face lateral e serviu de inserção para as partes acromial e escapular do m. deltoide. De acordo com Nickel et al. (1986), nos cães de pequeno porte e gatos seria apenas uma área rugosa no terço proximal da diáfise, enquanto nos indivíduos de maior porte seria uma crista que se emenda com a linha tricitoral. Esta última descrição pareceu a mais compatível com o encontrado no *L. gymnocercus* e *C. thous*. A parte rugosa (áspera) da tuberosidade fica voltada cranialmente em ambas espécies, assim como descrito para os também canídeos *V. vulpes*, *C. latrans* e *U. cinereoargenteus* (Feeney 1999).

Um dos poucos sinais de dimorfismo sexual relatado no esqueleto apendicular de canídeos refere-se à tuberosidade deltoide mais desenvolvida nos machos. Ruscillo (2002) especulou que o comportamento mais agressivo dos canídeos selvagens e domésticos machos, especialmente nas disputas pelo acasalamento, demandaria que os músculos que conectam o membro torácico ao pescoço e à cabeça sejam mais desenvolvidos. Alegou que na tuberosidade deltoide se fixaria a parte cleidobraquial do m. braquiocefálico, o que cumpriria essa premissa. Entretanto, no *L. gymnocercus* o m. cleidobraquial se inseriu distalmente à tuberosidade deltoide. Visualmente a comparação entre os úmeros de espécimes machos e fêmeas de *L. gymnocercus* e *C. thous* não permitiu a observação de diferenças na forma ou tamanho da tuberosidade deltoide. Entretanto, o “teste da mesa”<sup>7</sup> proposto por Ruscillo (2002), quando realizado em sete úmeros de *L. gymnocercus* mostrou apenas 57% (4/7) de concordância quanto ao sexo.

Na face medial (*facies medialis*) da diáfise verificou-se que a crista do tubérculo menor. Tal crista se prolongou distalmente e terminou caudalmente a um espessamento rugoso ao nível do terço proximal da diáfise, denominado tuberosidade redonda maior (*tuberositas teres major*). Enquanto no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013) e no *C. thous*, esta tuberosidade encontrava-se no mesmo nível transversal da tuberosidade deltoide da face oposta, no *L. gymnocercus* posicionava-se um pouco mais proximal.

A face cranial (*facies cranialis*) continha proximalmente a crista do tubérculo maior, a qual se estendia distalmente até delimitar cranialmente o sulco para o m. braquial. A face caudal (*facies caudalis*) se prolongava desde o colo do úmero até a crista supracondilar lateral (*crista supracondylaris lateralis*). Tanto no cão doméstico como nos espécimes de *L. gymnocercus* e *C. thous* o forame nutrício foi localizado na extremidade proximal da crista supracondilar lateral ao nível do terço médio da face caudal. Esta posição do forame nutrício também foi ilustrada no *V. vulpes* (Feeney 1999).

A epífise distal conteve a superfície articular para o rádio e a ulna, além de servir para a origem de treze músculos do antebraço. A superfície articular distal do úmero corresponde a um côndilo (*condylus humeri*) o qual foi dividido em duas partes: a lateral, menor, denominada capítulo (*capitulum humeri*) que estabeleceu articulação com o rádio; a medial, maior, designada tróclea (*trochlea humeri*, pelo formato em “polia”) em que predominou a articulação com a ulna. A tróclea umeral do *L. gymnocercus* era discretamente mais profunda do que a do *C. thous*, o que pode privilegiar movimentos no plano sagital, ideais para um cursorial especializado. A tróclea é citada como profunda nos gêneros cursoriais especializados *Canis*, *Lycaon* e *Cuon* e ampla no *Speothos* (Hildebrand 1954).

A depressão profunda encontrada na face caudal da epífise distal formou a fossa do olécrano (*fossa olecrani*), enquanto a depressão na face cranial originou a fossa radial (*fossa radialis*). Ambas

<sup>7</sup> O “teste da mesa” descrito por Ruscillo (2002) consiste em posicionar a face cranial do úmero sobre uma mesa plana e soltá-lo. Se o osso se mantiver com a face cranial apoiada na mesa, provavelmente trata-se de um osso do sexo masculino; se o osso tombar para a face medial, o úmero seria de um espécime feminino. O autor menciona que o teste tem probabilidade de acerto em 85% dos machos de cães domésticos e 70% das fêmeas e 78% em machos de *V. vulpes*. Também foi empregado em uma pequena amostragem de *C. lupus* com êxito.

profundas, garantem uma grande amplitude nos movimentos de extensão e flexão, desejável aos canídeos cursoriais. Em carnívoros menos velozes como a *M. pennanti* e no *P. lotor* foram descritas como rasas. O forame supratroclear (*foramen supratrochleare*) comunicou as fossas radial e do olécrano. O formato do forame variou entre diferentes espécimes de *L. gymnocercus*, *C. thous* e cão doméstico, porém no mesmo animal manteve-se com aparência semelhante entre antímeros. De fato, o formato e tamanho da fossa do olécrano e do forame supratroclear não são características que permitem a distinção de espécies (Hildebrand 1954).

Fora do côndilo foram encontradas duas proeminências (epicôndilos): uma lateral (*epicondylus lateralis*) e outra medial (*epicondylus medialis*). À medida que o epicôndilo lateral se estendia proximalmente, afinava-se e tornava-se contínuo com a crista supracondilar lateral. Distalmente ao epicôndilo lateral e articulando-se lateralmente com a cabeça do rádio encontrou-se um osso sesamoide do m. supinador (Fig. 13) em todos os espécimes de *L. gymnocercus* examinados. Mais precisamente, o osso mediu entre 3 e 4 mm e se localizou no curso do tendão a alguns milímetros distal à sua origem. O grau de mineralização deste osso era baixo pois não apareceu nas radiografias da articulação úmero-radio-ulnar e sua identificação só foi possível pela dissecação cuidadosa do tendão de origem do m. supinador. Em cães domésticos sua presença é considerada variável por Evans & DeLahunta (2013).

O epicôndilo medial mostrou-se mais proeminente que o lateral. Hildebrand (1954) referiu que o ponto de origem do m. pronador redondo em relação às facetas para origem dos músculos flexores do carpo e dedos variam entre os canídeos. Segundo este autor, no *Chrysocyon brachyurus* os pontos de origem estariam no mesmo plano transversal, enquanto no *Speothos* a origem do pronador seria imeditamente proximal e no gênero *Canis* estaria em uma posição intermediária. No *L. gymnocercus* e *C. thous* a disposição do ponto de origem do m. pronador redondo em relação aos dos flexores do carpo e dedos assemelhou-se ao do gênero *Canis*.

Ainda que um forame supracondilar (entepicondilar) para a passagem do nervo mediano e da artéria braquial seja descrito para a maioria dos carnívoros (Hildebrand 1954), inclusive felinos domésticos (ICVGAN 2012), não foi encontrado no *L. gymnocercus* nem no *C. thous*. Também não foi observado por Feeney (1999) no *V. vulpes*, *C. latrans* nem *U. cinereoargenteus*. Isto já era esperado pois tal forame costuma estar ausente em canídeos, ursídeos e mustelídeos (Hildebrand 1954), ainda que Feeney (1999) descrevesse-o como presente no mustelídeo *M. pennanti*. De acordo com Wang (1993) o forame supracondilar estava presente na maior parte dos canídeos primitivos e foi perdido nos mais recentes, o que determinou, inclusive, um epicôndilo medial menos desenvolvido. Já Martín-Serra et al. (2014) sugerem que um epicôndilo medial mais desenvolvido seria necessário para uma vantagem mecânica para os músculos pronadores e flexores do carpo e dedos, movimento menos necessário aos canídeos do que a outras famílias. Assim, a presença de um forame supratroclear e a ausência do forame supracondilar distinguiria o úmero dos canídeos atuais dos demais carnívoros (Hildebrand 1954).

Embora diferenças tenham sido encontradas nos acidentes anatômicos e formas do úmero entre *L. gymnocercus*, *C. thous* e cão doméstico, as mesmas são sutis. Pode ser inferido visualmente que o úmero do *L. gymnocercus* é mais delgado e o do *C. thous* mais robusto. De fato, isto foi confirmado pelo índice de robustez umeral (URI) médio do *L. gymnocercus* ser 0,065 e do *C. thous* 0,072 (Quadro 6). Dentre os índices morfológicos propostos por Samuels et al. (2013) foi o único que variou entre as duas espécies. A partir disto pode-se sugerir que o *C. thous* tenha menos velocidade, enquanto o *L. gymnocercus* seja mais ágil, talvez para cumprir uma provável predileção carnívora em comparação com o primeiro (Queirolo et al., 2013). Por outro lado, estas diferenças sutis corroboram Hildebrand (1954) que concluiu que o úmero isoladamente permite a identificação de poucos gêneros de canídeos, a exceção dos úmeros de *C. brachyurus* e *S. venaticus*, os quais têm formatos bem peculiares. O *S. venaticus* inclusive é o canídeo com maior espessura cortical no úmero, talvez decorrente de usar os membros torácicos também para nadar, escavar e capturar presas maiores (Meachen-Samuels 2010).

A largura da epífise distal (Bd) no úmero dos espécimes machos foi significativamente maior ( $p = 0,03$ ) (Quadro 7). Isto decorre de epicôndilos umerais maiores nos machos, o que permitiria a fixação de músculos extensores e flexores do carpo e dedos funcionalmente mais fortes para a captura da presa e aceleração durante o galope.

A partir das análises tridimensionais, estimou-se a área da cabeça do úmero como 341,9mm<sup>2</sup>, enquanto a cavidade glenoide da escápula possuía 129,61mm<sup>2</sup>. Portanto, a superfície articular da cabeça do úmero é mais que o dobro (2,6 vezes) da superfície da cavidade glenoide, o que possibilita maior amplitude de movimentos da articulação escápulo-umeral, ainda que limitados pelos músculos, tendões e ligamentos. Esta constatação está de acordo com o relatado

para o cão, em que a superfície articular da cabeça umeral seria aproximadamente o dobro do tamanho da cavidade glenoide (Evans & DeLahunta 2013). Ainda foi possível determinar que os côndilos umerais possuem área total de 281,19mm<sup>2</sup> e o úmero como um todo 5564,32mm<sup>2</sup>. Portanto, a cabeça do úmero constituiu 6,1% da superfície umeral, enquanto os côndilos 5,1%.

As radiografias do úmero isoladamente (Fig. 14) permitiram visualizar a espessura cortical maior na diáfise e menor nas epífises. A tuberosidade deltoide apareceu nas projeções látero-medial e médio-lateral como uma área radiodensa destacada, decorrente da rigidez necessária nesta área para a inserção das duas partes do m. deltoide. A trabeculação foi mais radiopaca na região distal, proximalmente às fossas radial e do olecrano. Na radiografia da região braquial de um espécime adulto jovem (Fig. 15), ficou nítido o formato de cunha assumido pelo disco epifisário cartilágneo proximal do úmero.

A localização dos principais acidentes anatômicos do úmero em um sistema de coordenadas tridimensional encontra-se no Quadro 8.

### Rádio e Ulna (Zeugopódio)

O rádio foi um osso mais curto que a ulna e bem menos acidentado para a fixação de músculos. Os dois ossos juntos formaram a região antebraquial. O comprimento do rádio contribuiu para 27,0% do comprimento total médio do esqueleto do membro torácico do *L. gymnocercus*. O rádio do *L. gymnocercus* possuiu um achatamento crânio-caudal e uma convexidade cranial conforme descrito para o cão doméstico por Nickel et al. (1986) e Sisson (1986). O rádio articulou-se proximalmente com o úmero (articulação úmero-radial) e ulna (articulação rádio-ulnar) para formar a articulação úmero-rádio-ulnar (cotovelo). A sua região distal conectou-se lateralmente com a ulna (articulação rádio-ulnar) e distalmente com os ossos do carpo (articulação radio-carpiana) como parte da articulação antebraquiocarpiana.

A extremidade proximal apresentou uma cabeça (*caput radii*) e um colo (*collum radii*) (Fig. 16). O contorno caudal da cabeça foi convexo e formou uma circunferência articular (*circumferentia articularis*) que se encaixava na incisura radial da ulna. A superfície articular desta circunferência tinha o comprimento cerca de um terço maior do que a incisura radial com a qual se articulava, deixando margem para uma rotação do rádio sobre a ulna, necessária para os movimentos de pronação e supinação. A superfície articular da cabeça demonstrou uma concavidade, a fôvea articular (*fovea capitis radii*), a qual se articulou com o capítulo umeral e parte lateral da tróclea umeral, suportando a maior parcela do impacto do braço sobre o antebraço durante a fase de apoio da passada.

A largura médio-lateral da cabeça do rádio é uma medida associada com a identificação dos gêneros de canídeos como também com o tipo de habitat que a espécie se distribui (Meloro & Louys 2015). No caso do *L. gymnocercus* mediu 11,49 ± 0,56 mm, sem diferença significativa entre os sexos (Quadro 9).

Apoiando a cabeça do rádio esteve o colo, uma região estreitada. Distal e medialmente ao colo, existia uma tuberosidade radial (*tuberositas radii*) a qual estendia-se desde a margem medial à face caudal da diáfise em posicionamento relativamente constante entre os espécimes de *L. gymnocercus* e *C. thous*. No cão doméstico o posicionamento da tuberosidade radial varia bastante entre raças (Evans & DeLahunta 2013).

O corpo do rádio era achatado crânio-caudalmente, especialmente na região proximal. Na face cranial (*facies cranialis*) encontrava-se uma área áspera para a inserção do m. supinador. Tal inserção do m. supinador se deu em nível ligeiramente mais proximal do que a do m. pronador redondo, tanto no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013) como no *L. gymnocercus*, *C. thous* e *Procyon cancrivorus* (Silva et al. 2015). A face caudal (*facies caudalis*) era côncava e possuía uma linha vertical que alcançava a epífise distal no *L. gymnocercus*, mas não no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013) nem no *C. thous*. Esta linha dividia a face caudal em duas superfícies: uma medial mais larga (2/3) e outra lateral mais curta (1/3). Uma elevação rugosa se localizava no terço proximal da face caudal e se direcionava para a margem lateral do osso. Tal elevação era bem suave no *L. gymnocercus* e mais proeminente no cão doméstico e *C. thous*. Como esta elevação servia para o ligamento interósseo, pode ser que a união entre rádio e ulna no *L. gymnocercus* seja um pouco mais frouxa e permita algum movimento adicional de rotação. No terço proximal da face caudal encontrava-se um forame nutrício, medialmente à esta elevação para o ligamento interósseo. A face caudal do rádio era mais robusta e convexa a medida que se aproximava da tróclea. Esta convexidade era mais pronunciada do *L. gymnocercus* do que no *C. thous* e cão doméstico.

Na margem medial da diáfise localizou-se uma linha para a inserção do m. pronador redondo, a qual fora mais desenvolvida no cão doméstico e menos no *L. gymnocercus* e ainda mais discreta no *C. thous*.

A extremidade distal do rádio, tróclea (*trochlear radii*), possuía uma superfície articular principal para a fileira proximal do carpo (*facies articularis carpea*), especialmente para o osso intermédio-radial. Esta superfície era côncava e delimitada medialmente pelo processo estilóide (*processus styloideus*), com uma tuberosidade proximalmente, e lateralmente pela incisura ulnar (*incisura ulnaris*). O processo estilóide é ligeiramente mais pontiagudo no *L. gymnocercus* e *C. thous* do que no cão doméstico em conformidade com Hildebrand (1954) que afirma ser mais pontiagudo nos gêneros *Lycalopex*, *Cerdocyon*, *Nyctereutes* e *Speothos*, assemelhando-se ao de felinos. A área achatada para origem do ligamento cárpico medial era um pouco mais ampla e sulcada no cão doméstico, sulcada no *C. thous* e praticamente lisa no *L. gymnocercus*. Isto pode sugerir um ligamento mais forte no cão doméstico e que comparativamente o carpo dos canídeos silvestres teria mais mobilidade nesta região.

A face cranial da tróclea radial apresentou três sulcos extensores: o mais lateral para o tendão do m. extensor comum dos dedos; o intermédio (mais profundo) para o tendão do m. extensor radial do carpo; e o mais medial e estreito para o tendão do m. abductor longo do primeiro dedo cruzar obliquamente sobre a face cranial do rádio e se inserir no primeiro metacarpiano. Comparativamente a separação entre os sulcos lateral e médio é mais pronunciada no *L. gymnocercus*. Segundo Meloro & Louys (2015), a profundidade do sulco para o m. extensor radial do carpo é a característica na região distal do rádio que melhor permite diferenciar gêneros de canídeos e está altamente correlacionada com a preferência por *habitat* da espécie. Entretanto estas diferenças não foram visualmente aparentes entre os espécimes disponíveis deste estudo. Talvez esse grau de detalhamento possa ser obtido por análises mais apuradas de morfometria geométrica.

A face caudal da tróclea era repleta de forames e possuía um tubérculo, o qual era mais robusto no *L. gymnocercus* do que no cão doméstico e *C. thous*. Não existia uma crista transversa, diferente do reconhecido para felinos e outros mamíferos (Nickel et al. 1986).

A ulna (Fig. 17) formou a base óssea caudal do antebraço e também foi o osso mais longo do membro torácico do *L. gymnocercus* (Quadro 10). Articulou-se proximalmente com o úmero pela incisura troclear (*incisura trochlearis*) e com o rádio pela incisura radial (*incisura radialis*). Sua extremidade distal (cabeça) articulou-se com a incisura ulnar do rádio e com os ossos carpianos ulnar e acessório.

A extremidade proximal da ulna foi formada predominantemente pelo olecrano (*olecranon*). Este compreendeu a tuberosidade do olecrano (*tuber olecrani*) e o processo ancôneo (*processus anconeus*). No olecrano fixaram-se os músculos extensores do cotovelo, em especial as inserções das cabeças tricipitais. Seu formato era medialmente côncavo e lateralmente convexo, tendo sua extremidade proximal inclinada medialmente quando vista caudalmente. Segundo Hildebrand (1954) essa curvatura é mais proeminente nos canídeos *Nyctereutes* e *Cerdocyon*. Na comparação entre *L. gymnocercus* e *C. thous* não foi possível notar diferença nesta inclinação.

A região caudal da extremidade proximal do olecrano era arredondada, enquanto a parte cranial era sulcada. O sulco era delimitado por elevações medial e lateral. Tanto em espécimes de *L. gymnocercus* como de *C. thous* a elevação medial surgia mais comprida no sentido crânio-caudal e mais alta proximalmente na maioria dos casos, embora em poucos espécimes esta diferença não fosse tão nítida. Não foi possível correlacionar a altura desta elevação com dimorfismo sexual. Tais elevações foram denominadas tubérculos medial e lateral e seriam pouco desenvolvidas no gênero *Speothos* (Hildebrand 1954, Salesa et al. 2010). O tubérculo medial mais elevado é uma característica relatada para canídeos enquanto o lateral mais proeminente ou do mesmo tamanho seria mais frequente em felídeos (a exceção do *Acinonyx jubatus*) (Salesa et al. 2010). Pode-se sugerir que nas espécies que possuem o tubérculo medial mais elevado a cabeça medial do m. tríceps braquial seja mais curta, como no caso do *A. jubatus* e outros felídeos extintos (Salesa et al. 2010).

A incisura troclear era uma superfície articular com o formato de “meia-lua”. Sua concavidade voltava-se cranialmente. Possuía uma crista sagital que permitia o encaixe da tróclea umeral e que restringiria os movimentos ao plano sagital. Proximalmente terminava em uma ponta, denominada processo ancôneo, a qual se projetava na fossa do olecrano do úmero, constituindo uma adaptação importante para a estabilidade do cotovelo. A superfície articular da incisura troclear era mais ampla na face lateral do processo ancôneo, mais nitidamente no *L. gymnocercus* e *C. thous* do que no cão. Talvez isto possibilite um movimento de abdução um pouco mais amplo.

Contudo, Hildebrand (1954) afirmou que o processo ancôneo não possui diferenças importantes entre as espécies de canídeos.

Distalmente à incisura troclear formaram-se dois processos coronóides, um medial e outro lateral. O processo coronóide medial (*processus coronóideus medialis*) era mais largo para suportar a maior parte da tróclea umeral. O processo coronóide lateral (*processus coronóideus lateralis*), mais curto, articulava-se com a parte lateral da tróclea e capitulo. Um processo coronóide medial mais desenvolvido que o lateral é uma característica de carnívoros (Sisson, 1986). Por meio da osteometria tridimensional na ulna de um espécime fêmea de *L. gymnocercus*, pode-se inferir que o processo coronóide medial tinha 50% a mais de superfície articular do que o processo lateral. A extremidade do processo coronóide medial atingiu um nível mais distal do que a do processo lateral. O intervalo entre as extremidades dos processos coronóides formava o limite proximal da incisura radial para se ajustar à circunferência articular do rádio. Na face cranial do osso, dos dois processos surgiram duas cristas que seguiam trajeto distal e convergentes. Juntamente com a incisura radial delimitaram um triângulo, tal qual no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013).

O corpo da ulna (*corpus ulnae*) possuía três faces (*facies lateralis, facies medialis e facies cranialis*) e quatro margens (*margo lateralis, margo medialis, margo caudalis e margo interosseus*). Era mais largo crânio-caudalmente na região proximal e mais fino e arredondado na parte distal. A face cranial possuía uma área rugosa para a fixação do ligamento interósseo, o qual juntava a ulna ao rádio. Esta área foi comparativamente mais larga e curta no cão doméstico e alongada e comprida no *L. gymnocercus* e *C. thous*. Proximalmente a esta área, encontrava-se o forame nutrício nas três espécies. A margem interóssea, característica de carnívoros (ICVGAN 2012), foi mais destacada no cão doméstico do que no *L. gymnocercus* e *C. thous*. Medialmente à esta margem, observou-se um sulco para a artéria interóssea caudal, que se estendia entre os terços médio e distal do corpo da ulna.

A margem caudal tratava-se de uma elevação fina que atingiu sua maior concavidade no terço médio. Era inclinada medialmente e mais robusta à medida que atingia a região proximal na zona de transição com o olecrano. A margem medial iniciou distalmente à ponta do processo coronóide medial e se prolongou até o terço distal do corpo do osso. A margem lateral surgiu distalmente ao processo coronóide lateral e se estendeu até o mesmo nível da medial. Ambas as margens foram suaves no *L. gymnocercus* e *C. thous* se comparadas ao cão doméstico.

A extremidade distal da ulna formou a cabeça da ulna (*caput ulnae*), assim denominada pelo seu formato arredondado. Destacou-se do corpo da ulna por uma incisura localizada proximalmente à uma superfície articular arredondada e levemente voltada proximalmente, a circunferência articular (*circumferentia articularis*). Esta circunferência apôs-se à incisura ulnar do rádio. A projeção mais distal e romba constituiu o processo estiloide (*processus styloideus*). Assim, como no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013), este processo exibia duas facetas para articulação com os ossos carpianos ulnar e acessório.

As radiografias dos ossos rádio e ulna separados ou articulados (Figs. 18 e 19) revelaram que o disco epifisário cartilágneo proximal do rádio teve formato sinuoso que acompanhava, de certa forma, o contorno do côndilo umeral. O disco epifisário distal demonstrou formato transversal. As corticais do rádio eram bem próximas na metade proximal da diáfise, o que tornou a cavidade medular estreita. Esta peculiaridade foi decorrente do achatamento crânio-caudal do osso e pode representar uma dificuldade adicional para a colocação de implantes em osteossínteses.

A ulna apresentou trabeculação mais marcada na região do olecrano, visto que esta área que demanda maior rigidez para suportar as alavancas dos músculos extensores do cotovelo bem como o impacto no cotovelo. A conformação da congruência articular úmero-radio-ulnar (Figs. 20 e 21) foi semelhante à ilustrada por Schebitz & Wilkens (1987) para o cão doméstico. O disco epifisário cartilágneo distal apresentou-se em forma de cunha (Fig. 22).

A osteometria tridimensional permitiu inferir que a região articular proximal do rádio e da ulna era formada pela cabeça do rádio (60,03mm<sup>2</sup>), processo coronóide medial da ulna (12,67mm<sup>2</sup>), processo coronóide lateral (8,18mm<sup>2</sup>) e incisura troclear (101,17mm<sup>2</sup>). Pode-se, assim, quantificar que para a formação da superfície articular para o úmero, o rádio contribuiu em 33% e a ulna em 67%.

Durante a fase de apoio do membro torácico no solo, o úmero exerce carga praticamente sobre os processos coronóides da ulna e cabeça do rádio, as quais são superfícies mais distais em comparação com a incisura troclear. Assim, desconsiderando-se a incisura troclear, pode-se estimar que durante a fase de apoio a cabeça do rádio forneça superfície para suportar cerca 74% da carga umeral, enquanto o processo coronóide medial suportaria 16% e o lateral apenas 10%. A razão

entre as áreas dos côndilos umerais e superfície articular rádio-ulnar foi de 1,5 o que confirma a grande amplitude do movimento do cotovelo no plano sagital.

A tróclea radial apresentou área 82,46 mm<sup>2</sup> enquanto a superfície articular distal da ulna para os ossos carpianos 14,51 mm<sup>2</sup>. A partir destas mensurações, pode-se confirmar que a ulna predominou em relação ao rádio quanto à formação da articulação do cotovelo (67% e 33%, respectivamente). Inversamente, o rádio foi a principal superfície articular para os ossos carpianos proximais (85%) em comparação com a ulna (15%). O conjunto da superfície articular proximal do antebraço para o úmero correspondeu a 3,0% da áreas totais do rádio e ulna somados (5.986,12mm<sup>2</sup>); a superfície articular para a fileira proximal de ossos carpianos ocupou 1,6% da área.

Os principais acidentes anatômicos do rádio e da ulna em um sistema de coordenadas encontram-se representados no Quadro 11. Se observado o eixo próximo-distal ("Z"), pode-se confirmar e aferir o quanto a elevação medial é pouco mais proximal que a lateral.

### Mão (Autopódio)

O esqueleto da mão foi constituído pelos ossos do carpo (basipódio), metacarpo (metapódio), falanges (acropódio) proximal, média e distal dos dedos II a V e falanges proximal e distal do dedo I. Também foram encontrados ossos sesamoídeos (*ossa sesamoidea*) palmares, proximais, distais e do m. abdutor longo do dedo I (*os sesamoideum m. abductor digiti I [pollicis] longus*).

Os ossos do carpo (*ossa carpi*) eram ossos curtos que contribuíram com apenas 3% do comprimento do esqueleto do membro. Estiveram dispostos em duas fileiras: uma proximal (ou antebraquial) e outra distal (ou metacarpiana), totalizando sete ossos carpianos e um osso sesamoídeo do m. abdutor longo do dedo I. Esta disposição é descrita nos carnívoros domésticos (Sisson 1986) e *S. suricatta* (van Staden 2014). Feeney (1999) citou estes mesmos ossos para os carnívoros *Urocyon*, *Vulpes*, *Martes*, *Canis* e *Procyon*, a exceção do sesamoídeo. Na fileira proximal estão os ossos carpianos intermédio-radial (*os carpi intermedioradiale*), ulnar (*os carpi ulnare*) e acessório (*os carpi accessorium*), além do osso sesamoídeo do m. abdutor longo do dedo I. Na fileira distal encontram-se os ossos carpianos primeiro (*os carpale primum*), segundo (*os carpale secundum*), terceiro (*os carpale tertium*) e quarto (*os carpale quartum*), dispostos de medial para lateral respectivamente. O conjunto dos ossos do carpo apresentou um contorno convexo dorsalmente e côncavo palmarmente (Fig. 23).

Feeney (1999) comparou que o carpo de canídeos tem conformação estreitada no sentido mediolateral, decorrente da redução do primeiro dedo, da redução do osso carpiano primeiro e de seu posicionamento palmar em relação ao segundo e da maior proximidade do rádio com a ulna. Estas características, também encontradas no *L. gymnocercus* e *C. thous*, diferenciam a conformação geral do carpo entre canídeos e demais famílias que utilizam as mãos para outros movimentos que não apenas a caminhada ou corrida.

O osso intermédio-radial (*os scapholunatum*) foi o maior dos ossos carpianos com largura média de 13,78 mm (Quadro 12). Ocupou a posição mais medial na fileira proximal e se articulou proximalmente com a tróclea do rádio, lateralmente com o osso carpiano ulnar e distalmente com os ossos carpianos primeiro, segundo e terceiro. Foi formado pela fusão entre os ossos carpiano radial e intermédio (*scaphoid* e *lunar*), o que é uma característica de todos os carnívoros modernos e parece ser uma adaptação para aumentar a estabilidade do carpo e absorver o impacto na locomoção (Ewer 1973).

O osso carpiano ulnar (*os triquetrum*) ocupou uma posição intermediária entre os ossos intermédio-radial e acessório na fileira proximal. Sua profundidade era maior que a largura (9,85 mm e 6,86 mm, respectivamente) e seu maior eixo tinha inclinação palmáreo-distal, conforme reconhecido no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013). Articulava-se na direção proximal com o processo estilóide da ulna, na palmar com o osso carpiano acessório, na medial com o osso intermédio radial e na distal com o osso carpiano quarto.

O osso carpiano acessório (*os pisiforme*) foi o mais palmar e único a permitir a fixação de músculos: da inserção do m. flexor ulnar do carpo e da origem do m. abdutor do dedo V, conforme descrito para o cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013) e *Ailuropoda melanoleuca* (Endo et al. 1996). Esta extremidade palmar assemelhou-se a um tubérculo arredondado, mais perfeitamente redondo no *C. thous* que no *L. gymnocercus*, descrito como típico de canídeos e também de felídeos altamente cursoriais como os existentes *Panthera leo* e *Acinonyx jubatus* e extintos como *Panthera atrox* e *Homotherium latidens* (Salesa et al. 2010). A extremidade elipsoide, achatada próximo-distalmente, seria típica de espécies cursoriais menos especializadas (Salesa et al. 2010).

Corroborando essa observação, este último formato foi ilustrado por (van Staden 2014) para o *S. suricatta*, carnívoro escavador. Estabeleceu conexão dorsal com o osso carpiano ulnar e osso carpiano quarto e proximal com o processo estilóide da ulna.

Os ossos carpianos primeiro (*os trapezium*), segundo (*os trapezoideum*) e terceiro (*os capitatum*) estão na fileira distal e se articularam proximalmente com o osso carpiano intermédio-radial e distalmente com os ossos metacarpianos primeiro, segundo e terceiro, respectivamente. O osso carpiano primeiro era o menor entre os ossos do carpo e o mais medial da fileira distal, sendo posicionado mais palmarmente que dorsalmente. Estas características foram idênticas às relatadas para o *S. suricatta* (van Staden 2014). O osso carpiano segundo articulou-se medialmente com o osso carpiano primeiro e lateralmente com o osso carpiano terceiro. O osso carpiano terceiro articulou-se medialmente com o osso carpiano segundo e lateralmente com o osso carpiano quarto e dispôs de uma pequena faceta voltada distal e palmarmente para a extremidade proximal do osso metacarpiano segundo. Segundo Salesa et al. (2010) esta seria uma característica típica de canídeos e felídeos cursoriais especializados e ausente em carnívoros escaladores.

O osso carpiano quarto (*os hamatum*) foi o maior e mais lateral da fileira distal. Articulou-se proximalmente com o osso carpiano ulnar, medialmente com o osso carpiano terceiro, palmarmente com parte do osso carpiano acessório e distalmente com os ossos quarto e quinto metacarpianos.

O osso sesamoide do m. abdutor longo do dedo I teve formato circular e apresentou uma faceta voltada medialmente para o osso carpiano intermédio-radial. A face oposta aderiu-se ao tendão de inserção do m. abdutor longo do dedo I. Também denominado osso sesamoide radial, osso radial externo ou ainda prepollex (Ewer 1973, Le Minor 1994, Endo et al. 1996, Abella et al. 2015), está descrito em vários carnívoros e em outros mamíferos como marsupiais, roedores, primatas e quirópteros. Segundo Abella et al. (2015) este osso sesamoide é relativamente pequeno e arredondado não só nos canídeos, mas também nos felídeos, hienídeos e refletiria uma locomoção estritamente cursorial. Em contrapartida, quando este osso surge mais robusto e alongado seria compatível com espécies que necessitam de mais movimentos manuais para segurar o alimento, como alguns ursídeos, ailurídeos, mustelídeos e viverrídeos (Abella et al. 2015). Análises sobre este osso permanecem intrigantes: baseada em espécies ancestrais, Shively (1978) especulou, inclusive, que este osso poderia ser considerado como o primeiro metacarpiano. Diferentemente do osso sesamoide do m. supinador, no *L. gymnocercus* tinha radiopacidade suficiente para aparecer nas imagens radiográficas em projeção dorsal da região carpiana (Fig. 22) e não deve ser erroneamente interpretado como um fragmento calcificado ou entesófito durante a investigação clínica.

O sistema de eixos de coordenadas quantificou a distância relativa entre os componentes carpianos, deixando claro que o carpiano primeiro é o mais palmar e o carpiano quarto é o mais dorsal na fileira distal (Quadro 13).

Os ossos metacarpianos foram cinco, sendo o primeiro o mais medial e menor de todos e o quinto o mais lateral, assim como descrito para carnívoros em geral (Ewer 1973). Articularam-se proximalmente com os ossos da fileira distal do carpo e distalmente com as falanges proximais dos respectivos dedos. O contorno dorsal do conjunto de metacarpianos era convexo, enquanto o contorno palmar côncavo. O eixo de simetria passou entre os ossos metacarpianos terceiro e quarto, caracterizando uma simetria paraxonal, conforme aludido por Feeney (1999) para cursoriais digitígrados como os canídeos e diferente do encontrado em *Martes* e *Procyon* que são menos digitígrados.

Os ossos metacarpianos seguiram uma estrutura básica onde a região proximal correspondeu à base, a diáfise formou o corpo e a extremidade distal constituiu a cabeça (Fig. 24). Os corpos dos ossos metacarpianos ficam aderidos, enquanto as bases e principalmente as cabeças tendem a se distanciar abaxialmente revelando os espaços intermetacarpianos. Estes espaços foram estreitos no *L. gymnocercus* e *C. thous*, o que é típico de canídeos, enquanto são relatados como amplos no *Procyon* e ainda mais afastados em *Martes* (Feeney 1999). O espaço mais curto pode indicar músculos interósseos menos desenvolvidos e, portanto, menos força na flexão da articulação metacarpofalangiana. Os ossos metacarpianos terceiro e quarto foram os mais compridos ( $51,85 \pm 1,81$  mm e  $51,25 \pm 1,95$  mm, respectivamente), enquanto os segundo e quinto foram menos alongados ( $45,86 \pm 1,72$  mm e  $43,71 \pm 2,33$  mm, respectivamente) (Quadro 14), conforme o cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013). Todos os metacarpianos tiveram média de comprimento maior nos machos, sendo esta diferença significativa no segundo e quinto metacarpianos, talvez para aumentar o comprimento dos respectivos dedos de modo a ampliar a superfície da mão para a captura da presa.

A base (*basis*) dos metacarpianos continha uma face articular (*facies articularis*) para a fileira distal de ossos carpianos; o corpo possuía uma face dorsal (*facies dorsalis*) e outra palmar (*facies palmaris*), uma margem medial (*margo medialis*) e outra lateral (*margo lateralis*). A face dorsal da região proximal dos corpos do segundo e terceiro metacarpianos possuía uma tuberosidade metacarpiana (*tuberositas ossis metcarpalis*) cada.

Ossos sesamoides se relacionavam com os metacarpianos. Os sesamoides dorsais alojavam-se em uma fossa (*fossa sesamoidales*) na face dorsal da cabeça de cada metacarpiano principal. Na face palmar formaram-se impressões para os pares de ossos sesamoides proximais (*impressiones sesamoidales*). A região palmar da superfície articular das cabeças dos metacarpianos principais apresentava uma crista sagital (*cristae sagittales*) cuja função seria prevenir a luxação lateral dos sesamoides (Evans & DeLahunta 2013) e falanges (Feeney 1999), mas que também favoreceria movimentos da articulação metacarpo-falangiana no plano sagital ao se encaixar em uma fossa profunda entre os tubérculos da falange proximal. Esta conformação é uma característica de mamíferos cursoriais especializados (Kardong 2011). Forames nutritícios foram visualizados na face palmar da região proximal dos ossos metacarpianos principais, conforme citado por Evans & DeLahunta (2013) para cães domésticos.

O primeiro metacarpiano era mais estreito e tinha cerca de 30% do comprimento dos demais e, destarte, foi preponderante para o encurtamento do primeiro dedo, de forma que a unha não encoste o solo e mantenha-se afiada (Ewer 1973). Articulou-se proximalmente com o osso carpiano primeiro, lateralmente com osso metacarpiano segundo e distalmente com a falange proximal do primeiro dedo. Estas características são semelhantes às descritas para carnívoros domésticos (Sisson 1986) e canídeos silvestres (Feeney 1999). Em felinos o primeiro metacarpiano também é encurtado, porém tem espessura semelhante à dos demais (Nickel et al. 1986). No *L. gymnocercus* a espessura na região distal foi apenas 30% menor que dos demais metacarpianos principais.

Ainda que Eldredge (2007) tenha classificado o primeiro dedo da mão como vestigial em cães domésticos, Senter & Moch (2015) não o consideraram suficientemente reduzido para atender os critérios de uma estrutura vestigial e ressaltaram a sua importância funcional para a captura da presa, manipulação e escalada. Assim, seu encurtamento não seria a redução de uma estrutura em desuso, haja vista a existência de músculos bem desenvolvidos específicos para este dedo. O primeiro dedo remanesceu em todos os canídeos atuais, a exceção do gênero *Lycaon*, e tem persistido à seleção de raças de cães domésticos (Feeney 1999). Um primeiro dedo verdadeiramente vestigial seria encontrado nos gêneros *Hyaena* e *Crocota*, onde o primeiro metacarpiano é reduzido a um pequeno bloco e a falange distal ausente (Senter & Moch 2015). No *S. suricatta* o primeiro metacarpiano também é reduzido a alguns poucos milímetros e o primeiro dedo é completamente ausente (van Staden 2014). Em mustelídeos e procionídeos o primeiro dedo tende a ser funcionalmente mais atuante e, por isso, o osso metacarpiano primeiro é bem desenvolvido (Feeney 1999).

Foram identificados cinco dedos, sendo o primeiro, mais medial, formado por apenas duas falanges (proximal e distal). Os demais dedos constituíram-se de três falanges cada (proximal, média e distal). Esta disposição é idêntica a dos carnívoros domésticos (Nickel et al. 1986, Dyce et al. 2010) e também foi relatada em diversas famílias de carnívoros silvestres (Hildebrand 1954, Feeney 1999). Os canídeos *L. gymnocercus* e *C. thous* claramente apresentaram falanges que refletiam uma postura digitígrada.

Assim como os metacarpianos, cada falange proximal e média apresentou uma base, um corpo e uma cabeça (Fig. 25). As falanges proximais (*os compedale*) foram as mais longas (Quadro 15). Possuíam formato de bastão com duas extremidades alargadas. Na extremidade proximal ou base (*basis phalangis proximalis*) observou-se uma superfície articular proximal côncava e com dois tubérculos palmares separados por um sulco, onde se encaixava a crista sagital da cabeça do metacarpiano correspondente. Estas características anatômicas foram relatadas em carnívoros domésticos (Nickel et al. 1986) e também silvestres (Feeney 1999) de diferentes famílias. O sulco (ou incisura) entre os tubérculos foi descrita como mais profunda nos canídeos do que em mustelídeos e procionídeos, justamente para criar uma articulação estável no plano sagital durante a flexão, enquanto naqueles não-canídeos deve permitir um maior variedade de movimentos dos dedos, em especial adução e abdução (Feeney 1999).

Na face palmar de cada articulação metacarpo-falangiana encontrava-se um par de ossos sesamoides. Esta região recebe grande parte do impacto do peso corporal durante a passada e, por esta razão, estava protegida por um coxim único bem desenvolvido (Feeney 1999). O corpo (*corpus phalangis proximalis*) era cilíndrico, com contorno convexo dorsalmente e côncavo palmarmente e se estreitava distalmente. A cabeça (*caput phalangis proximalis*) possuía uma superfície articular

que lembrava uma tróclea, mais desenvolvida palmarmente que dorsalmente. Articulou-se com a base da falange média, formando a articulação interfalangiana proximal, tal qual no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013).

As falanges médias (*os coroneale*) tinham formato semelhante ao das proximais, embora mais curtas (Quadro 16). A base (*basis phalangis mediae*) possuía uma fôvea articular (*fovea articularis*) dividida por uma pequena crista que se encaixava na superfície articular da cabeça da falange proximal. A continuação dorsal desta crista formava um processo extensor (*processus extensorius*). Assim como na falange proximal, também havia dois tubérculos palmares e um sulco no meio, porém mais discretos, para a inserção dos tendões do m. flexor digital superficial. Esta disposição foi semelhante à descrita para os cães domésticos por Evans & DeLahunta (2013).

Segundo Ewer (1973) os felídeos e alguns viverrídeos possuem garras retráteis, enquanto canídeos e hienídeos não retraíam as garras de forma importante. Entretanto, Bryant et al. (1996) mencionaram que todos os carnívoros têm capacidade de retrain as garras, porém os felídeos e viverrídeos desempenhariam uma hiper-retração. Determinaram que para que haja retração da garra, a falange média deveria ter uma concavidade na face lateral (abaxial) do seu corpo, capaz de acomodar uma maior amplitude de retração da base da falange distal. Neste raciocínio, pode-se explicar a falta de retratibilidade no primeiro dedo com base na ausência da falange média.

No *L. gymnocercus*, as falanges médias do segundo e quinto dedos mostraram-se mais curtas e robustas, enquanto as dos terceiro e quarto dedos eram mais longas e finas. Confirmou esta observação a comparação das medidas do diâmetro das falanges médias por meio de análise de variância (ANOVA: um critério), complementada pelo teste de Tukey. Este teste revelou que havia semelhança entre os diâmetros das falanges médias dos segundo e quinto dedos e que as mesmas eram significativamente mais largas que as dos terceiro e quarto dedos ( $p < 0,05$ ). Embora mais robustas, as falanges médias dos segundo e quinto dedos apresentaram uma concavidade acentuada em suas faces axiais, enquanto a do quarto dedo apresentou concavidade suave abaxialmente e a do terceiro dedo uma concavidade quase imperceptível axialmente. No *C. thous* as concavidades das falanges médias dos segundo e quinto dedos assemelharam-se às do *L. gymnocercus*, porém as concavidades dos terceiro e quarto dedos foram mais acentuadas e voltadas axialmente. Portanto, em face do postulado por Bryant et al. (1996), pode-se sugerir que ambos canídeos tenham capacidade de retração das garras, especialmente dos segundo e quinto dedos. Ainda nessa linha comparativa, o *C. thous* retrairia mais a garra do que o *L. gymnocercus*. No entanto, outros aspectos como obliquidade do tubérculo palmar da falange distal e formato das garras precisariam ser analisados para subsidiar esta inferência. Esta característica das falanges médias no *L. gymnocercus* e *C. thous* assemelharam-se às descritas por Feeney (1999) nos canídeos *Canis*, *Urocyon* e *Vulpes*.

As falanges distais (*os unguiculare*) eram semelhantes em forma nos cinco dedos. Porém a falange do primeiro dedo mostrou comprimento total significativamente menor (Quadro 17) quando comparada às demais pela análise de variância (ANOVA: um critério), complementada pelo teste de Tukey. De acordo com Evans & DeLahunta (2013) o tamanho da falange distal seria semelhante entre os cinco dedos no cão doméstico. Sua superfície articular proximal era côncava e se encaixava na cabeça da falange média, compondo a articulação interfalangiana distal. A extremidade dorsal da região proximal do osso formou um processo extensor (*processus extensorius*) para o tendão de inserção do m. extensor comum dos dedos unido ao do m. extensor lateral dos dedos (dedos III, IV e V) e extensor dos dedos I e II. Dorsolateralmente na base do osso formou-se uma crista ungueal (*crista unguicularis*) que encobria a base da unha. A unha se encaixava no sulco ungueal (*sulcus unguicularis*).

Na extremidade palmar da base da falange distal, encontrou-se um tubérculo flexor (*tuberculum flexorium*) arredondado para a inserção dos tendões do m. flexor profundo dos dedos nas cinco falanges distais. No *C. thous* e cão doméstico este tubérculo é mais perfeitamente arredondado enquanto no *L. gymnocercus* é mais alongado no sentido próximo-distal. De modo geral, este formato de tubérculo arredondado foi semelhante ao ilustrado por Hildebrand (1954) para os gêneros cursoriais especializados *Canis* e *Chrysocyon*, diferente do gênero *Fennecus* que é adaptado para escalar. Neste último, o tubérculo é quase plano e bastante alongado. Van Staden (2014) referiu um tubérculo flexor ovalado para o *S. suricatta* cujo hábito é semifossorial. Cada tubérculo estava protegido externamente por um coxim digital (Dyce et al. 2010). Cada face deste tubérculo continha um forame solear (*foramen soleare axialis* e *foramen soleare abaxiale*) que se comunicavam formando um canal vascular solear (*canalis solearis*). Dois forames também se formavam próximos ao processo extensor sem, contudo, configurar um canal vascular. A parte distal da falange distal originou um processo ungueal (*processus unguicularis*) de formato cônico,

achatado látero-lateralmente e curvado palmarmente na região apical, tal qual no cão doméstico (Evans & DeLahunta 2013). Tanto o achatamento como a curvatura são mais pronunciadas em felídeos do que em canídeos (Nickel et al., 1986), decorrente de uma maior necessidade de perfuração da presa (Salesa et al. 2010).

Ao se somarem as médias dos comprimentos dos ossos formadores dos dedos (metapodais e acropodais), verificou-se que o terceiro dedo era em média o mais comprido, ainda que não diferisse significativamente do comprimento do quarto. O segundo dedo era mais comprido que o quinto, sem diferença significativa entre ambos. O primeiro dedo era bem reduzido em relação aos demais (Fig. 26).

Ossos sesamoides proximais eram pares, presentes na face palmar das articulações metacarpo-falangianas dos dedos II a V, facilmente identificáveis nas radiografias em projeção dorso-palmar da mão. Na face palmar da articulação metacarpo-falangiana do primeiro dedo encontrou-se apenas um único sesamoide. Estes sesamoides proximais eram os maiores do membro torácico e tinham formato alongado no sentido próximo-distal (Fig. 27). O comprimento dos sesamoides axiais e abaxiais foi semelhante entre os dedos (Quadro 18). Entre o par de sesamoides formava-se uma canaleta para direcionar um trajeto sagital para os tendões flexores. Nos sesamoides proximais se inseriram parte dos músculos interósseos.

Ossos sesamoides distais são referidos nos cães domésticos como cartilagíneos (Sisson 1986, Nickel et al. 1986), mas foram visualizados de forma inconstantes nos esqueletos do presente estudo. Van Staden (2014) referiu a ocorrência destes sesamoides próximos aos tendões flexores dos dedos III, IV e V no *S. suricatta*.

Os sesamoides dorsais localizaram-se na face dorsal da articulação metacarpo-falangiana em uma fossa apropriada. Cada dedo possuía um único sesamoide pequeno e arredondado cuja função era evitar o atrito dos tendões extensores com a face dorsal da articulação. Ossos sesamoides foram relatados como cartilagíneos na face dorsal das articulações interfalangianas proximais e distais em cães domésticos (Nickel et al. 1986, Sisson 1986), mas também foram inconstantes nos espécimes deste estudo.

### Aspectos funcionais e evolutivos

A análise multimodal do esqueleto do membro torácico do *L. gymncercus* permitiu constatar diversas adaptações funcionais e evolutivas típicas de espécies cursoriais especializadas. Algumas características anatômicas têm significado funcional claro para privilegiar a velocidade e o menor gasto energético da locomoção, enquanto outras não têm significado aparente, mas se repetem em espécies com hábitos locomotores semelhantes e/ou proximidade filogenética. Tais adaptações ocorreram em praticamente todos os segmentos do membro e podem ser sumarizadas a seguir:

- a) A escápula fina e alongada, com margem cranial pouco arqueada e exibindo um processo supra-omato relativamente bem desenvolvido para facilitar a protração do membro pelo m. omotransverso.
- b) O úmero delgado e leve com cabeça achatada que favorece movimentos no plano sagital; tubérculo maior elevado para favorecer a extensão do ombro realizada pelo m. supra-espinhal; sulco intertubercular voltado cranialmente para restringir o tendão do m. bíceps braquial a movimentos no plano sagital; tróclea com sulco profundo para aumentar a estabilidade do cotovelo durante os movimentos de extensão e flexão do cotovelo; fossas radial e do olecrano profundas para aumentar a superfície articular de movimentos sagitais no cotovelo; ausência de forame supracondilar acarreta redução do epicôndilo medial e consequente redução da área para músculos antebraquiais mais delgados e de contração mais rápida.
- c) Rádio delgado e leve; ulna com elevação medial na tuberosidade do olecrano comum a canídeos em geral e felinos velocistas.
- d) Esqueleto do carpo estreitado no sentido látero-medial com osso carpiano primeiro reduzido e disposto palmarmente para reduzir a área de abrangência das mãos; fusão dos ossos carpianos radial e intermédio para conferir robustez para suportar o impacto da locomoção veloz e simplificar as possibilidades de mobilidade carpiana ao plano sagital; tubérculo palmar arredondado no osso carpiano acessório e faceta do carpiano terceiro para o metacarpiano segundo são característicos de canídeos e felinos velozes; sesamoide do m. abdutor longo do primeiro dedo pequeno e arredondado comum a carnívoros cursoriais.
- e) Metacarpianos em número de cinco, com o primeiro reduzido para garantir o encurtamento do primeiro dedo, necessário para a preservação da unha do

primeiro dedo afiada; espaços intermetacarpianos estreitos devido à menor demanda de atuação dos mm. Interósseos crista sagital na cabeça dos metacarpianos para melhorar a estabilidade da articulação metacarpo-falangiana e restringir os movimentos de adução ou abdução dos dedos.

f) Ausência de falange média no primeiro dedo para mantê-lo encurtado, porém funcional; falanges adaptadas para apoio digitígrado típico de carnívoros cursoriais; capacidade de retração das garras.

Além das características elencadas, os índices morfológicos propostos por Samuels et al. (2013) permitiram categorizar o *L. gymnocercus* como um cursorial especializado. Ainda que não considerem a escápula, os índices propostos por Samuels et al. (2013) corroboraram com a percepção macroscópica da similitude entre o esqueleto do membro torácico do *L. gymnocercus* e *C. thous*.

Em suma, estas características inferidas a partir da inspeção visual dos ossos e confirmadas por métodos osteométricos bi e tridimensionais são consideradas adaptações para passadas maiores, velocidade aumentada e gasto energético diminuído durante o deslocamento em maiores distâncias. Isto se aplica ao *L. gymnocercus* que tem o hábito de forragear solitariamente, ainda que ocupe uma área média de apenas 2,63km<sup>2</sup> (55 a 461 ha) (Lucherini & Luengos Vidal 2008), sem diferir entre machos e fêmeas (Luengos Vidal et al. 2012). Ossos robustos seriam necessários para situações como manipular presas de maior porte ou para o nado (Martín-Serra et al. 2014), o que não é o caso do *L. gymnocercus* cuja dietas baseia-se em roedores, coleópteros, pássaros, frutas e sementes e não têm hábitos semiaquáticos (Vieira & Port, 2007).

Em média, as medidas dos ossos e o comprimento total dos membros dos machos eram maiores que os das fêmeas. A região distal do úmero dos machos foi significativamente mais larga ( $p < 0,05$ ), justificada pela fixação de músculos antebraquiais mais fortes. Curiosamente, outra estrutura significativamente maior em machos do que em fêmeas era vestigial: a clavícula.

Interessante antecipar que essas características de ossos delgados e alongados encontradas no membro torácico dos canídeos tendem a se repetir no membro pélvico, visto que nos quadrúpedes cursoriais ambos os membros são afetados por necessidades biomecânicas semelhantes. Tal integração foi elucidada por Martín-Serra et al. (2015). Estes autores assinalaram também que, quanto mais distal o osso está localizado em um membro, mais o seu formato e dimensões estão sujeitos a adaptações funcionais. Ossos distais sofrem menos restrições durante a fase de crescimento pois seus discos epifisários distais fecham posteriormente.

Por fim, cabe salientar que as modalidades osteométricas tridimensionais utilizadas neste estudo permitiram inferir características que não seriam possíveis por métodos descritivos, como o cálculo de áreas e posições relativas dos acidentes em relação a um marco predeterminado. Quando examinados um maior número ou variedade de espécies com esta metodologia será possível esclarecer ainda mais as características ecomorfológicas dos carnívoros.

## CONCLUSÕES

A avaliação multimodal do esqueleto do membro torácico do *L. gymnocercus* permitiu concluir que os ossos são eficientemente adaptados para uma locomoção cursorial especializada e veloz com movimentos manuais para capturar presas menores. Houve uma tendência de a ossatura ser mais alongada e larga nos machos. As clavículas vestigiais têm natureza cartilaginosa e são significativamente mais desenvolvidas nos machos. Os acidentes anatômicos são semelhantes aos de canídeos domésticos e silvestres como expressão da proximidade filogenética e dos movimentos mais restritos ao plano sagital.

## REFERÊNCIAS

- Abella J., Pérez-Ramos A., Valenciano A., Alba D.M., Ercoli M.D., Hontecillas D., Montoya, P. & Morales J. 2015. Tracing the Origin of the Panda's Thumb. *Sci. Nat.* 102 (35):1-13.
- Andersson K. 2004. Elbow-Joint Morphology as a Guide to Forearm Function and Foraging Behaviour in Mammalian Carnivores. *Zool. J. Linn. Soc.* 142: 91-104.
- Baum H. & Zietzschmann O. 1936. *Handbuch Der Anatomie Des Hundes*. Band 1, Verlag Paul Parey, Berlin.
- Bryant H.N., Russell A.P., Laroia R. & Powell G.L. 1996. Claw Retraction and Protraction in the Carnivora: Skeletal Microvariation in the Phalanges of the Felidae. *J. Morphol.* 229: 289-308.
- Černý H. & Čížinauskas S. 1995. The Clavicle of Newborn Dogs. *Acta Vet. Brno* 64: 139-145.
- CNEN - Comissão Nacional de Energia Nuclear. 2014. *Diretrizes Básicas de Proteção Radiológica*.

- 22p. Disponível em <<http://appasp.cnen.gov.br/seguranca/normas/pdf/Nrm301.pdf>>. Acesso em 08 jun. 2013.
- Donat K. 1971. Die Fixierung Der Clavicula Bei Katze Und Hund. *Anat. Anz.* 128: 365–374.
- Dyce K., Sack W. & Wensing C. Tratado de Anatomia Veterinária. 4<sup>a</sup> ed. Elsevier, Rio de Janeiro.
- Eldredge D. 2007. Dog Owner's Home Veterinarian Book. 4<sup>th</sup> ed. Howell Book House, Hoboken.
- Endo H., Sasaki N., Yamagiwa D., Uetake Y., Kurohmaru M. & Hayashi Y. 1996. Functional Anatomy of the Radial Sesamoid Bone in the Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *J. Anat.* 189: 587–592.
- Evans H. E. & DeLahunta A. 2013. Miller's Anatomy of the Dog. 4<sup>th</sup> ed. Saunders Elsevier, St Louis.
- Ewer F. G. 1973. The Carnivores. Cornell University Press, Ithaca.
- Fabre A. C., Cornette R., Goswami A. & Peigné S. 2015. Do Constraints Associated with the Locomotor Habitat Drive the Evolution of Forelimb Shape? A Case Study in Musteloid Carnivorans. *J. Anat.* 226: 596–610.
- Fabre A.C., Goswami A., Peigné S. & Cornette R. 2014. Morphological Integration in the Forelimb of Musteloid Carnivorans. *J. Anat.* 225: 19–30.
- Feeney S. 1999. Comparative Osteology, Myology & Locomotor Specializations of the Fore & Hind Limbs of the North American Foxes *Vulpes vulpes* & *Urocyon cinereoargenteus*, University of Massachusetts, Amherst.
- Ferreira C.C., Souza Junior P., Santos A.L.Q., Mendes D.R. & Fontes J.A. 2016. 3D Scanner and CAD Software Application in Animal Osteometry. *Biosci. J.* 32(3): 705–712.
- Hildebrand M. 1954. Comparative Morphology of the Body Skeleton in Recent Canidae. *Univ. California Publ. Zool.* 52: 399–470.
- ICVGAN- International Committee of Veterinary Gross Anatomy Nomenclature. Nomina Anatomica Veterinaria. 5<sup>th</sup> ed. Editorial Committee: Hannover.
- Janis C.M. & Figueirido B. 2014. Forelimb Anatomy and the Discrimination of the Predatory Behavior of Carnivorous Mammals: The Thylacine as a Case Study. *J. Morphol.* 275: 1321–1338.
- Jiménez J.E., Lucherini M. & Novaro A. J. 2008. *Pseudalopex gymnocercus*. Disponível em <<http://www.iucnredlist.org/details/6928/0>> Acesso em 08 jun. 2016
- Kardong K. 2011. Vertebrados: Anatomia Comparada, Função e Evolução. 5<sup>th</sup> ed. Editora Roca, São Paulo.
- Klatt B. 1928. Vergleichende Untersuchungen an Caniden Und Procyoniden. *Zool. Jahrbücher. Abteilung für Allg. Zool. und Physiol. der Tiere.* 45: 217–292.
- Liem K., Bemis W., Walker Jr. W. & Grande L. 2013. Anatomia Funcional Dos Vertebrados. 3<sup>rd</sup> ed. Cengage Learning, São Paulo.
- Lucherini M. & Luengos Vidal E.M. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mamm. Species* 820: 1–9.
- Luengos Vidal E.M., Sillero-Zubiri C., Marino J., Casanave E.B. & Lucherini M. 2012. Spatial Organization of the Pampas Fox in a Grassland Relict of Central Argentina: A Flexible System. *J. Zool.* 287: 133–141.
- Martín-Serra A., Figueirido B. & Palmqvist P.A. 2014. Three-Dimensional Analysis of Morphological Evolution & Locomotor Performance of the Carnivoran Forelimb. *PLoS One.* 9: e85574.
- Martín-Serra A., Figueirido B., Pérez-Claros J.A. & Palmqvist P. 2015. Patterns of Morphological Integration in the Appendicular Skeleton of Mammalian Carnivores. *Evolution (N. Y.)*, 69: 321–340.
- McCarthy P.H. & Wood A.K.W. Anatomic & Radiologic Observations of the Clavicle of Adult Dogs. 1988. *Am. J. Vet. Res.* 49: 956–959.
- Meachen-Samuels J. 2010. Comparative Scaling of Humeral Cross-Sections of Felids & Canids Using Radiographic Images. *J. Mamm. Evol.* 17: 193–209.
- Meloro C. & Louys J. 2015. Ecomorphology of Rami in Canidae: Application to Fragmentary Fossils from Plio- Pleistocene Hominin Assemblages. *Acta Palaeontol. Pol.* 60: 795–806.
- Meloro C., Elton S., Louys J., Bishop L.C. & Ditchfield P. 2013. Cats in the Forest: Predicting Habitat Adaptations from Humerus Morphometry in Extant & Fossil Felidae (Carnivora). *Paleobiology* 39: 323–344.
- Le Minor J.M. 1994. The Sesamoid Bone of Musculus Abductor Pollicis Longus (Os Radiale Externum or Prepollex) in Primates. *Acta Anat. (Basel).* 150: 227–231.
- Nickel R., Schummer A., Seiferle E., Frewein J., Wilkens H. & Wille, K.H. 1986. The Locomotor System of the Domestic Mammals. 5<sup>th</sup> ed. Verlag Paul Parey, Berlin.
- Pagenstretcher H.A. 1870. Die Jagdhyäne (*Lycaon pictus*). *Der Zool. Garten* 11: 197–213.
- Queirolo D., Kasper C.B. & Beisiegel B.M. 2013. Avaliação Do Risco de Extinção Do Graxaim-Do-Campo *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814) no Brasil. *Biodiversidade Bras.* 3: 172–178.

- Rocha-Barbosa O., Youlatos D., Gasc J.P. & Renous S. 2002. The Clavicular Region of Some Cursorial Caviodea (Rodentia, Mammalia). *Mammalia*. 66: 413–421.
- Ruscillo D. 2002. The Table Test: A Simple Technique for Sexing Canid Humeri. In: Ruscillo D. (Ed.) *Recent Advances in Ageing & Sexing Animal Bones*. Oxbow Books, Oxford. p. 62–67.
- Salesa M.J., Antón M., Turner A. & Morales J. 2010. Functional Anatomy of the Forelimb in *Promegantereon*\* *Ogygia* (Felidae, Machairodontinae, Smilodontini) from the Late Miocene of Spain and the Origins of the Sabre-Toothed Felid Model. *J. Anat.* 216: 381–396.
- Samuels J.X., Meachen J.A. & Sakai, S.A. 2013. Postcranial Morphology & the Locomotor Habits of Living and Extinct Carnivorans. *J. Morphol.* 274: 121–146.
- Schebitz H. & Wilkens H. 1987. *Atlas of Radiographic Anatomy of the Dog and Cat*. 4<sup>th</sup> ed., W.B. Saunders, Philadelphia.
- Senter P. & Moch J.G.A. 2015. Critical Survey of Vestigial Structures in the Postcranial Skeletons of Extant Mammals. *Peer J.* 3: e1439.
- Shahar R. & Milgram J. 2005. Morphometric and Anatomic Study of the Forelimb of the Dog. *J. Morphol.* 263: 107–117.
- Shively M.J. 1978. First Metacarpal Bone or Proximal Phalanx? *Vet. Radiol.* 19: 50–52.
- Silva M.F.M., Souza W.V., Almada R.M.F., Carvalho A. D. & Souza Junior P. 2015. Anatomía Comparada de Los Músculos Supinador Y Pronador Redondo de Tres Especies Carnívoras Silvestres. *Rev. Argentina Anatomía Online*. 6 (3): 28–33.
- Sisson S. 1986. Osteologia Do Carnívoro. In: Getty R. (Ed.) *Anatomia dos Animais Domésticos*. 5<sup>a</sup>.ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro. pp. 1337–1412.
- Souza Junior P., Santos L.M.R.P., Nogueira D.M.P., Abidu-Figueiredo M. & Santos A.L.Q. 2015. Occurrence and Morphometrics of the Brachioradialis Muscle in Wild Carnivorans (Carnivora: Caniformia, Feliformia). *Zoologia* 32: 23–32.
- van Staden S.L. 2014. Thoracic Limb of the Suricate (*Suricata suricatta*): Osteology, Radiologic Anatomy, and Functional Morphologic Changes. *J. Zoo Wildl. Med.* 45: 476–486.
- Stoskopf M.K. 1989. Clinical Imaging in Zoological Medicine: A Review. *J. Zoo Wildl. Med.* 20: 396–412.
- Vieira E.M. & Port D. 2007. Niche Overlap and Resource Partitioning between Two Sympatric Fox Species in Southern Brazil. *J. Zool.* 272: 57–63.
- Von-den-Driesch A. 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Peabody Museum Press, Harvard.
- Wang X. 1993. Transformation from Pantigrady to Digitigrady: Functional Morphology of Locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *Am. Museum Novit.* 3069: 1–23.

### Legendas das Figuras

Fig. 1. Modelo tridimensional da escápula esquerda de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* evidenciando o marco zero no sistema de eixos para obtenção das coordenadas tridimensionais das projeções ósseas. O marco zero está definido na interseção da espinha da escápula com a margem dorsal. O eixo “X” encontra-se na direção médio-lateral, o eixo “Y” crânio-caudal e o eixo “Z” ventro-dorsal.

Fig. 2. Modelo tridimensional do úmero direito de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* evidenciando o marco zero no sistema de eixos para obtenção das coordenadas tridimensionais das projeções ósseas. O marco zero está definido no ponto médio do eixo “X” traçado médio-lateralmente entre as extremidades dos dois epicôndilos. O eixo “Y” encontra-se na direção caudo-cranial e o eixo “Z” na direção disto-proximal.

Fig. 3. Modelo tridimensional do rádio e ulna esquerdo de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* evidenciando o marco zero no sistema de eixos para obtenção das coordenadas tridimensionais das projeções ósseas. O marco zero está definido no ponto médio do eixo “X” traçado médio-lateralmente entre as extremidades da região distal do rádio e da ulna. O eixo “Y” encontra-se na direção crânio-caudal e o eixo “Z” na direção disto-proximal.

Fig. 4. Gráfico com o percentual médio dos comprimentos de cada segmento do membro torácico dos dezesseis espécimes de *Lycalopex gymnocercus*. O zonoesqueleto foi representado pela altura

da escápula, o estilopódio pelo comprimento do úmero, o zeugopódio pelo comprimento do rádio, o basipódio pela soma das alturas dos ossos carpianos intermédio-radial e terceiro, o metapódio pelo comprimento do metacarpiano terceiro e o acropódio pela soma dos comprimentos das falanges do terceiro dedo.

Fig. 5. Fotomacrografia em vista crânio-lateral da região escápulo-umeral de espécime fêmea de *Lycalopex gymnocercus*, adulta, evidenciando a clavícula (1) fixa cranialmente pelas bandas fibrosas (2 e 3) direcionadas cranialmente à intersecção tendínea (4) e caudalmente à fáscia do m. subescapular. M. supra-espinhal (SPS), m. omotransverso (OMT), m. clidobraquial (CLB) e m. clidocefálico (CLC). Barra = 10 mm.

Fig. 6. Imagem radiográfica das clavículas individualizadas de doze espécimes de *Lycalopex gymnocercus* e doze de *Cerdocyon thous*. O número de registro do espécime está acompanhado das letras D (direita) ou E (esquerda). Observar a radiopacidade característica de tecido ósseo em meio a tecido fibroso das clavículas de *Cerdocyon thous* e a ausência deste padrão no *Lycalopex gymnocercus*.

Fig. 7. Seção histológica da clavícula esquerda de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* evidenciando extensa área de matriz cartilaginosa hialina, caracterizada por condrócitos maduros no interior de lacunas (**seta preta**) e uma pequena área de matriz osteoide (**seta branca**). Centralmente percebe-se uma lacuna óssea contendo tecido mieloides, capilares e célula osteoclástica (\*). Observa-se grande quantidade de fibras colágenas/elásticas circundando essas áreas. Esse tecido se caracteriza por células com núcleo alongado e ou triangular semelhante a fibroblastos e células condroides imaturas com formação do pericôndrio (**cabeça de seta**). Hematoxilina e eosina. Material não descalcificado. Barra = 100µm.

Fig. 8. Seção histológica da clavícula esquerda de espécime fêmea, adulto, de *Cerdocyon thous* evidenciando extensa área de matriz osteoide madura com numerosos osteócitos encarcerados na matriz (**seta branca**). Em meio ao tecido ósseo nota-se uma lacuna preenchida por células mieloides (\*). Toda a clavícula é circundada por tecido conjuntivo denso (**cabeça de seta**) e mais externamente notam-se fibras musculares esqueléticas (**seta preta**). Hematoxilina e eosina. Material não descalcificado. Barra = 200µm.

Fig. 9. Radiografia (acima) e representação esquemática (abaixo) da região escapular e coluna vertebral torácica de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* em projeção lateral revelando o processo espinhoso da primeira vértebra torácica (1), décima segunda vértebra torácica (1a), forame intervertebral (2), processo articular caudal da sétima vértebra torácica (3), processo articular cranial da oitava vértebra torácica (4), processo mamilar (5), processo acessório (6), cavidade glenoide (7), sétima vértebra cervical a primeira vértebra lombar (A a O), espinha da escápula (P), acrômio (Q) e os pares de costelas (1C a 13C). Observar a topografia do ângulo cranial da escápula dorsal ao ângulo caudal.

Fig. 10. Fotomacrografias da escápula direita de um espécime macho adulto de *Lycalopex gymnocercus* em vistas medial (A), lateral (B), caudal (C), cranial (D) e ventral (E) evidenciando a fossa supra-espinhal (a), fossa infra-espinhal (b), espinha da escápula (c), acrômio (d), processo hamato (e), processo supra-hamato (f), tuberosidade da espinha da escápula (g), face serrátil (h), fossa subescapular (i), incisura escapular (j), colo da escápula (k), tubérculo supraglenoide (l), processo coracoide (m), tubérculo infraglenoide (n), cavidade glenoide (o), Barra = 10 mm.

Fig. 11. Radiografias da escápula esquerda de espécime macho, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* (5274) nas projeções látero-medial (A), médio-lateral (B), caudo-cranial (C) e crânio-caudal (D), evidenciando padrão trabecular concentrado no ângulo ventral. Barra = 10 mm.

Fig. 12. Fotomacrografias do úmero esquerdo de espécime macho de *L. gymnocercus* (8890) em vistas cranial (A), lateral (B), caudal (C) e medial (D), evidenciando a cabeça do úmero (a), sulco intertubercular (b), tubérculo maior (c), crista do tubérculo maior (d), tubérculo menor (e), crista do tubérculo menor (f), colo da cabeça do úmero (g), linha tricipital (h), tuberosidade deltoide (i), sulco para o músculo braquial (j), tuberosidade do músculo redondo maior (k), crista supracondilar lateral (l), capítulo (m), tróclea (n), fossa do olecrano (o), fossa radial (p), forame supratroclee (q),

epicôndilo lateral (**r**), epicôndilo medial (**s**) e forame nutrício (**t**). Barra = 10 mm.

Fig. 13. Fotomacrografia da região cubital direita de um espécime fêmea (8433), adulto, de *Lycalopex gymnocercus* em vista crânio-lateral evidenciando o tendão de origem do m. supinador livre de sua fixação no úmero (**1**), o ventre muscular do supinador (**2**), processo ancôneo (**3**), tróclela umeral (**4**), cabeça do rádio (**5**), corpo do rádio (**6**), corpo da ulna (**7**) e o osso sesamoide do m. supinador (**círculo**). Barra = 10mm.

Fig. 14. Radiografias do úmero direito de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* nas projeções caudo-cranial (**A**), látero-medial (**B**), crânio-caudal (**C**), médio-lateral (**D**) as características de trabeculação e contorno umeral. Barra = 10 mm.

Fig. 15. Radiografia (à esquerda) e representação esquemática (à direita) da região braquial direita de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* em projeção mediolateral revelando os ossos Escápula(**A**), Úmero (**B**), Rádio (**C**) e Ulna (**D**) e os acidentes anatômicos cavidade glenoide (**1**), acrômio (**2**), espinha da escápula (**3**), tubérculo supraglenoide (**4**), cabeça do úmero (**5**), colo da cabeça do úmero (**6**), sulco intertubercular (**7**), tubérculo maior (**8**), côndilo umeral (**9**), epicôndilo medial (**10**), epicôndilo lateral (**11**), forame supratrocLEAR (**12**), tuberosidade do olecrano (**13**) e forame nutrício (**14**). Barra = 10 mm.

Fig. 16. Fotomacrografia do rádio esquerdo de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* em vistas caudal (**A**), medial (**B**), cranial (**C**) e lateral (**D**), evidenciando a circunferência articular (**a**), colo do rádio (**b**), tuberosidade radial (**c**), face articular para o carpo (**d**), processo estilóide medial (**e**), incisura ulnar (**f**), sulcos extensores (**g**), cabeça do rádio (**h**) e forame nutrício (**i**). Barra = 10 mm.

Fig. 17. Fotomacrografia da ulna esquerda de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* em vistas caudal (**A**), lateral (**B**), cranial (**C**) e medial (**D**), evidenciando a incisura troclear (**a**), face para a circunferência articular do rádio (**b**), tuberosidade do olecrano (**c**), processo ancôneo (**d**), processo coronoide medial (**e**), processo coronoide lateral (**f**), circunferência articular (**g**), processo estilóide (**h**). Barra = 10 mm.

Fig. 18. Radiografias do rádio e ulna direitos separados de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* e articulados de espécime macho, adulto nas projeções caudo-cranial (**A**), látero-medial (**B**), crânio-caudal articulados (**C**), crânio-caudal (**D**), médio-lateral (**E**) e látero-medial articulados (**F**). O rádio apresenta contorno convexo cranialmente com camada cortical mais espessa na metade diafisária proximal, o que determina uma cavidade medular mais estreita nesta região. A ulna destes espécimes apresentou olecrano inclinado medialmente com tubérculo medial mais alto. A trabeculação ulnar foi mais densa na região proximal como reflexo da inserção de músculos mais fortes naquela região. Barra = 10 mm.

Fig. 19. Radiografia (à esquerda) e representação esquemática (à direita) da região antebraquial direita em projeção médio-lateral, de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* revelando os ossos úmero (**A**), rádio (**B**), ulna (**C**), osso carpiano intermédio-radial (**D**), osso carpiano ulnar (**E**) e osso carpiano acessório (**F**) e os acidentes anatômicos côndilo umeral (**1**), epicôndilo medial (**2**), epicôndilo lateral (**3**), forame supratrocLEAR (**4**), cabeça do rádio (**5**), processo estilóide medial (**6**), tuberosidade do olecrano (**7**), processo ancôneo (**8**), incisura troclear (**9**), processo coronoide medial (**10**), disco epifisário cartilágneo (**11**), espaço interósseo (**12**).

Fig. 20. Radiografia (à esquerda) e representação esquemática (à direita) da região úmero-rádio-ulnar direita, em semiflexão, de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* na projeção mediolateral revelando os ossos úmero (**A**), rádio (**B**), ulna (**C**) e os acidentes anatômicos côndilo umeral (**1**), tróclela umeral (**1'**), Capítulo (**1''**), epicôndilo medial (**2**), epicôndilo lateral (**3**), forame supratrocLEAR (**4**), fossa radial (**5**), fossa do olecrano (**6**), cabeça do rádio (**7**), colo do rádio (**8**), espaço interósseo (**9**), processo coronoide medial (**10**), processo ancôneo (**11**), tuberosidade do olecrano (**12**), incisura troclear (**13**).

Fig. 21. Radiografia (à esquerda) e representação esquemática (à direita) da região úmero-rádio-ulnar direita em projeção crânio-caudal, de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* revelando os ossos úmero (**A**), rádio (**B**) e ulna (**C**) e os acidentes anatômicos côndilo umeral (**1**), capítulo (**1'**),

tróclea (1''), epicôndilo medial (2), epicôndilo lateral (3), forame supratroclear (4), cabeça do rádio (5), tuberosidade do olecrano (6), processo coronoide medial (7).

Fig. 22. Radiografia (à esquerda) e representação esquemática (à direita) da região da mão direita, em projeção dorso-palmar, de espécime macho de *Lycalopex gymnocercus* revelando os ossos epífise distal do rádio (A), ulna (B), osso carpiano intermédio-radial (C), osso carpiano ulnar (D), osso carpiano acessório (E), osso carpiano primeiro (F), osso carpiano segundo (G), osso carpiano terceiro (H), osso carpiano quarto (I), osso metacarpiano primeiro (J), osso metacarpiano segundo (K), osso carpiano terceiro (L), osso metacarpiano quarto (M), osso metacarpiano quinto (N), osso sesamoide proximal do dedo I (O), falange proximais (P), falanges médias (Q), falanges distais (R), osso sesamoide proximal (S), osso sesamoide do m. abductor longo do dedo I (T) e os acidentes anatômicos disco epifisário cartilágneo (1), processo estiloide medial (2), processo estiloide lateral (3), base do osso metacarpiano quinto (4), corpo do osso metacarpiano quinto (5), cabeça do osso metacarpiano quinto (6) e processos ungueais das falanges distais (7).

Fig. 23. Representação esquemática dos ossos carpianos do membro torácico esquerdo de espécime adulto macho de *Lycalopex gymnocercus*. Vista da superfície articular proximal da fileira proximal (A), superfície articular distal da fileira proximal (B), dorsal do carpo completo (C) e da superfície articular proximal da fileira distal (D). Ossos carpianos intermédio-radial (RI), ulnar (UL), acessório (AC), primeiro (I), segundo (II), terceiro (III) e quarto (IV). Barra = 10 mm.

Fig. 24. Representação esquemática do metacarpiano terceiro esquerdo de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* em vistas palmar (A), dorsal (B) e abaxial (C) evidenciando a base proximal, o corpo alongado e a cabeça com a crista sagital direcionada palmarmente. Barra = 10 mm.

Fig. 25. Representação esquemática das falanges proximal, média e distal do terceiro dedo do membro torácico esquerdo de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus*. Falange proximal em vistas palmar (A), dorsal (B) e abaxial (C), falange média em vistas palmar (D), dorsal (E) e abaxial (F), e falange distal em vistas palmar (G), proximal (H) e axial (I). Barra = 10 mm.

Fig. 26. Gráfico representando o comprimento médio total (mm) dos dedos da mão de dezesseis espécimes adultos de *Lycalopex gymnocercus*, determinado pela soma dos comprimentos médios dos metacarpianos (azul), falanges proximais (vermelho), médias (verdes) e distais (lilás). Colunas com letras diferentes no topo indicam diferença significativa ( $p < 0,05$ ) à análise de variância complementada pelo teste de Tukey

Fig. 27. Ossos sesamoides proximal e dorsal do terceiro dedo do membro torácico esquerdo de espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus*. Sesamoide proximal em vistas abaxial (A), palmar (B), dorsal (C) e sesamoide dorsal em vistas dorsal (D) e palmar (E). Barra = 2 mm.

**Quadro 1. Número de registro na coleção, tipo de análise, sexo e cidade de coleta dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* estudados. Finalidades: histologia das clavículas (*HC*), radiografia dos membros (*RM*), radiografia dos ossos isolados (*RO*), osteometria com paquímetro (*OP*), osteometria dos sesamoides (*OS*), osteometria tridimensional (*3D*); Sexos: masculino (*M*) e feminino (*F*)**

Registro	Tipo de análise	Sexo	Local de coleta
5134	<i>HC e RM</i>	F	Uruguaiana
5141	<i>RM, HC</i>	M	São Vicente do Sul
5261	<i>RO, HC</i>	M	S. Francisco de Assis
5269	<i>HC</i>	M	São Gabriel
5274	<i>OP, OS, RO, HC</i>	M	Uruguaiana
5597	<i>OP, OS, HC</i>	F	Uruguaiana
5598	<i>HC</i>	F	São Francisco de Assis
5603	<i>OP, OS, HC</i>	M	Barra do Quaraí
8414	<i>OP</i>	M	Uruguaiana
8433	<i>OP</i>	F	Dilermando de Aguiar
8501	<i>HC</i>	M	Alegrete
8519	<i>OP, OS, HC</i>	F	Uruguaiana
8533	<i>HC</i>	M	São Gabriel
8576	<i>3D, OP, OS, RO</i>	F	Uruguaiana
8582	<i>OP</i>	F	Uruguaiana
8583	<i>OP</i>	M	Itaqui
8584	<i>OP</i>	M	São Gabriel
8585	<i>OP</i>	F	Alegrete
8586	<i>OP</i>	F	Uruguaiana
8587	<i>OP</i>	M	Uruguaiana
8588	<i>OP</i>	M	Santiago
8589	<i>OP</i>	M	Uruguaiana
8590	<i>OP</i>	M	Vila Nova do Sul
8591	<i>OP, OS</i>	M	Uruguaiana

**Quadro 2. Lista de abreviaturas e medidas lineares realizadas com paquímetro nos ossos de *Lycalopex gymnocercus***

Abreviação	Medida
<i>Escápula</i>	
<i>HS</i> <sup>1</sup>	Altura da escápula ao longo da espinha.
<i>DHA</i> <sup>1</sup>	Altura diagonal, medida desde o ponto mais ventral até o ângulo caudal.
<i>SLC</i> <sup>1</sup>	Menor comprimento do colo da escápula.
<i>GLP</i> <sup>1</sup>	Comprimento da região ventral, incluindo o tubérculo supraglenoide.
<i>LG</i> <sup>1</sup>	Comprimento da cavidade glenoide.
<i>BG</i> <sup>1</sup>	Largura da cavidade glenoide.
<i>Úmero</i>	
<i>GL</i> <sup>1,2</sup>	Comprimento total desde o tubérculo maior
<i>GLC</i> <sup>1</sup>	Comprimento total desde a cabeça do úmero
<i>Dp</i> <sup>1</sup>	Comprimento crânio-caudal da epífise proximal
<i>SD</i> <sup>1,2</sup>	Menor largura no meio da diáfise
<i>Bd</i> <sup>1,2</sup>	Largura da extremidade distal (entre epicôndilos)
<i>DPCL</i> <sup>2</sup>	Comprimento da crista do tubérculo maior (delto-peitoral)
<i>Rádio</i>	
<i>GL</i> <sup>1,2</sup>	Comprimento total do rádio
<i>Bp</i> <sup>1</sup>	Largura na epífise proximal
<i>SD</i> <sup>1</sup>	Menor largura da diáfise
<i>Bd</i> <sup>1</sup>	Largura na epífise distal
<i>Ulna</i>	
<i>GL</i> <sup>1</sup>	Comprimento total da ulna
<i>DPA</i> <sup>1</sup>	Profundidade desde o processo ancôneo
<i>SDO</i> <sup>1</sup>	Menor profundidade do olecrano
<i>BPC</i> <sup>1</sup>	Largura entre os processos coronoides
<i>FUL</i> <sup>2</sup>	Comprimento funcional da ulna (desde o processo ancôneo até o processo estilóide)
<i>ULOL</i> <sup>2</sup>	Comprimento do olecrano
<i>UD</i> <sup>2</sup>	Diâmetro mediolateral no meio da diáfise
<i>Carpianos Intermédio-radial, Ulnar e Acessório</i>	
<i>CIRGB</i> <sup>1</sup> , <i>CUGB</i> <sup>1</sup> e <i>CAGB</i> <sup>1</sup>	Largura látero-medial
<i>CIRGH</i> , <i>CUGH</i> e <i>CAGH</i>	Altura próximo-distal
<i>CIRGP</i> , <i>CUGP</i> e <i>CAGP</i>	Profundidade dorso-palmar
<i>Carpianos I, II, III e IV</i>	
<i>CIGB</i> <sup>1</sup> , <i>CIIGB</i> <sup>1</sup> , <i>CIHGB</i> <sup>1</sup> e <i>CIVGB</i> <sup>1</sup>	Largura látero-medial
<i>CIGH</i> , <i>CIIGH</i> , <i>CIHGH</i> e <i>CIVGH</i>	Altura próximo-distal
<i>CIGP</i> , <i>CIIGP</i> , <i>CIHGP</i> e <i>CIVGP</i>	Profundidade dorso-palmar
<i>Metacarpianos I, II, III, IV e V</i>	
<i>MCIGL</i> <sup>1</sup> , <i>MCIIGL</i> <sup>1</sup> , <i>MCHIGL</i> <sup>1,2</sup> , <i>MCIVGL</i> <sup>1</sup> e <i>MCVGL</i> <sup>1</sup>	Comprimento total
<i>MCIBd</i> <sup>1</sup> , <i>MCIIBd</i> <sup>1</sup> , <i>MCHIBd</i> <sup>1</sup> , <i>MCIVBd</i> <sup>1</sup> e <i>MCVBd</i> <sup>1</sup>	Largura distal

<i>Falange Proximal (Dígitos I, II, III, IV e V)</i>	
<i>FPIGL<sup>1</sup>, FPIIGL<sup>1</sup>, FPIIIGL<sup>1,2</sup>, FPIVGL<sup>1</sup> e FPVGL<sup>1</sup></i>	Comprimento total
<i>FPIBp<sup>1</sup>, FPIIBp<sup>1</sup>, FPIIIBp<sup>1</sup>, FPIVBp<sup>1</sup> e FPVBp<sup>1</sup></i>	Largura na epífise proximal
<i>FPISD<sup>1</sup>, FPIISD<sup>1</sup>, FPIIISD<sup>1</sup>, FPIVSD<sup>1</sup> e FPVSD<sup>1</sup></i>	Menor diâmetro da diáfise
<i>FPIBd<sup>1</sup>, FPIIBd<sup>1</sup>, FPIIIBd<sup>1</sup>, FPIVBd<sup>1</sup> e FPVBd<sup>1</sup></i>	Largura na epífise distal
<i>Falange Média (Dígitos II, III, IV e V)</i>	
<i>FMIGL<sup>1</sup>, FMIIGL<sup>1</sup>, FMIIIGL<sup>1</sup>, FMIVGL<sup>1</sup> e FMVGL<sup>1</sup></i>	Comprimento total
<i>FMIBp<sup>1</sup>, FMIIBp<sup>1</sup>, FMIIIBp<sup>1</sup>, FMIVBp<sup>1</sup> e FMVBp<sup>1</sup></i>	Largura na epífise proximal
<i>FMISD<sup>1</sup>, FMIISD<sup>1</sup>, FMIIISD<sup>1</sup>, FMIVSD<sup>1</sup> e FMVSD<sup>1</sup></i>	Menor diâmetro da diáfise
<i>FMIBd<sup>1</sup>, FMIIBd<sup>1</sup>, FMIIIBd<sup>1</sup>, FMIVBd<sup>1</sup> e FMVBd<sup>1</sup></i>	Largura na epífise distal
<i>Falange Distal (Dígitos I, II, III, IV e V)</i>	
<i>FDIGL<sup>1</sup>, FDIIGL<sup>1</sup>, FDIIGL<sup>1,2</sup>, FDIVGL<sup>1</sup> e FDVGL<sup>1</sup></i>	Comprimento total
<i>FDIHP<sup>1</sup>, FDIHHP<sup>1</sup>, FDIHHP<sup>1</sup>, FDIVHP<sup>1</sup> e FDVHP<sup>1</sup></i>	Altura desde o processo extensor
<i>FDILD<sup>1</sup>, FDIILD<sup>1</sup>, FDIILd<sup>1</sup>, FDIVLd<sup>1</sup> e FDVLd<sup>1</sup></i>	Comprimento da face dorsal
<i>FDIGB<sup>1</sup>, FDIIGB<sup>1</sup>, FDIIGB<sup>1</sup>, FDIVGB<sup>1</sup> e FDVGB<sup>1</sup></i>	Maior largura
Sesamoides proximais, axiais ou abaxiais dos dedos II, III, IV e V.	
<i>SPA<sub>x</sub>LII, SPA<sub>x</sub>LIII, SPA<sub>x</sub>LIV, SPA<sub>x</sub>LV</i>	Maior comprimento do sesamoide axial
<i>SPA<sub>b</sub>LII, SPA<sub>b</sub>LIII, SPA<sub>b</sub>LIV, SPA<sub>b</sub>LV</i>	Maior comprimento do sesamoide abaxial
<i>SPA<sub>x</sub>BII, SPA<sub>x</sub>BIII, SPA<sub>x</sub>BIV, SPA<sub>x</sub>BV</i>	Maior largura do sesamoide axial
<i>SPA<sub>b</sub>BII, SPA<sub>b</sub>BIII, SPA<sub>b</sub>BIV, SPA<sub>b</sub>BV</i>	Maior largura do sesamoide abaxial

<sup>1</sup> Extraídas de Von-den-Driesch (1976), <sup>2</sup> Extraídas de Samuels et al. (2013)

**Quadro 3. Índices morfométricos, definições e significados funcionais utilizados nos ossos do membro torácico de carnívoros, conforme proposto por Samuels et al. (2013)**

Abreviatura	Índice	Significado
Índice momento do ombro ( <i>SMI</i> ) - úmero	DPCL (úmero)/GL (úmero)	Indica vantagem mecânica dos músculos peitoral e deltoide atuando na articulação do ombro.
Índice braquial ( <i>BI</i> )	GL (rádio)/GL (úmero)	Indica a proporção relativa dos elementos proximal e distal do membro torácico.
Índice de robustez umeral ( <i>HRI</i> )	SD (úmero)/GL (úmero)	Indica a robustez do úmero e sua capacidade de resistência a estresse.
Índice epicondilar umeral ( <i>HEI</i> )	Bd (úmero)/GL (úmero)	Indica a área relativa disponível para origem dos músculos extensores, flexores, pronadores e supinadores no antebraço.
Índice comprimento do olecrano ( <i>OLI</i> )	ULOL (ulna)/FUL (ulna)	Indica a vantagem mecânica do m. tríceps braquial
Índice de robustez ulnar ( <i>URI</i> )	UD (ulna)/FUL (ulna)	Indica a robustez da ulna e sua capacidade para resistir aos estresse e a área relativa para disponível para a origem e inserção dos músculos flexores, pronadores e supinadores.
Índice de proporção da mão ( <i>MANUS</i> )	FPIIIGL/MCIIIGL	Indica as proporções relativas entre os elementos proximal e distal da mão e tamanho da superfície palmar.

**Quadro 4. Localização dos principais acidentes anatômicos da escápula de um espécime fêmea de *Lycalopex gymnocercus* em sistema de eixo de coordenadas**

Acidente anatômico	Eixo X (mm)	Eixo Y (mm)	Eixo Z (mm)
<i>Ângulo caudal</i>	5,90	35,57	-13,45
<i>Ângulo cranial</i>	0,31	-12,32	-5,68
<i>Processo hamato</i>	15,37	-2,07	-82,96
<i>Processo supra-hamato</i>	16,34	9,50	-78,25
<i>Limite cranial do colo</i>	0,67	-7,77	-77,01
<i>Limite caudal do colo</i>	1,18	7,50	-73,98
<i>Processo coracoide</i>	-2,19	-7,48	-81,38
<i>Ponto mais lateral da espinha</i>	16,93	3,05	-61,70
<i>Tubérculo supraglenoide</i>	0,00	-9,03	-82,60
<i>Ponto mais ventral da espinha</i>	3,61	0,62	-78,49
<i>Extremo lateral da cavidade glenoide</i>	5,14	3,32	-82,96
<i>Extremo medial da cavidade glenoide</i>	-5,48	1,75	-82,21
<i>Tubérculo infraglenoide</i>	-2,61	7,66	-78,41
<i>Extremidade ventral do processo coracoide</i>	-0,75	-6,38	-87,47

**Quadro 5. Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nas escápulas de espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. Altura da escápula (HS), altura diagonal da escápula (DHA), menor comprimento no colo da escápula (SLC), maior comprimento ao nível da tuberosidade supraglenoide (GLP), comprimento da cavidade glenoide (LG) e largura da cavidade glenoide (BG)**

	Total (n=16)		Fêmeas (n=7)		Machos (n=9)		Teste-t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
HS	87.99	4.51	86.45	3.45	89.01	5.02	0.30
DHA	85.28	3.57	83.18	3.39	86.86	2.96	0.05
SLC	15.95	1.00	15.94	1.40	15.96	0.71	0.97
GLP	18.49	0.80	18.35	0.74	18.58	0.87	0.59
LG	13.35	2.61	13.45	2.75	13.28	2.68	0.91
BG	15.58	3.79	14.71	3.98	16.15	3.77	0.49

**Quadro 6. Resultados dos índices morfológicos em um espécime de *Cerdocyon thous* e da média dos índices de dezesseis espécimes de *Lycalopex gymnocercus*. As colunas “Terrestre” e “Cursorial” representam as médias nas espécies carnívoras examinadas por Samuels et al. (2013)**

Índice	<i>C. thous</i> (n=1)	<i>L. gymnocercus</i> (n=16)	Terrestre <sup>1</sup>	Cursorial <sup>2</sup>
SMI	0,400	0,395	0,469	0,424
BI	0,922	0,935	0,870	1,005
HRI	0,072	0,065	0,077	0,070
HEI	0,201	0,173	0,226	0,187
OLI	0,103	0,116	0,160	0,139
URI	0,057	0,049	0,053	0,042
MANUS	nd	0,348	0,475	0,408

<sup>1</sup>Segundo Samuels et al. (2013) “Terrestres” são as espécies que ficam maior parte do tempo no solo, porém raramente podem nadar, escalar ou escavar, “Cursoriais” seria a classificação das espécies que regularmente dispõem de locomoção rápida com momentos de ausência de apoio no solo, nd: não disponível.

**Quadro 7. Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nos úmeros espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. Comprimento total do úmero (GL), comprimento desde a cabeça do úmero (GLC), comprimento crânio-caudal da epífise proximal (Dp), menor largura do meio da diáfise (SD), largura da extremidade distal (Bd), comprimento da crista do tubérculo maior (DPCL),  $p < 0.05$  (\*)**

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste-t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
GL	121,52	4,95	121,02	4,77	121,90	5,33	0,74
GLC	120,10	5,02	119,36	4,84	120,68	5,36	0,62
Dp	26,19	1,16	25,76	1,34	26,52	0,95	0,21
SD	7,92	0,47	7,93	0,31	7,91	0,58	0,93
Bd	21,03	1,31	20,26	0,78	21,64	1,35	0,03*
DPCL	48,08	4,06	46,34	4,07	49,44	3,72	0,13

**Quadro 8. Localização dos principais acidentes anatômicos do úmero de um espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* em sistema de eixo de coordenadas**

Acidente anatômico	Eixo X(mm)	Eixo Y(mm)	Eixo Z(mm)
<i>Tubérculo menor</i>	-0,95	-2,76	112,13
<i>Sulco intertubercular</i>	5,98	-0,72	110,49
<i>Tubérculo maior</i>	10,32	0,31	115,25
<i>Tuberosidade deltoide</i>	14,78	4,23	78,44
<i>Extremidade caudal da cabeça do úmero</i>	1,22	-15,44	99,76
<i>Extremidade caudal do tubérculo maior</i>	13,67	-9,67	110,32
<i>Extremidade cranial do tubérculo maior</i>	4,84	5,66	109,35
<i>Epicôndilo medial</i>	-10,62	0	0
<i>Epicôndilo lateral</i>	10,62	0	0
<i>Forame nutrício</i>	-0,40	-4,63	34,81
<i>Extremidade distal do forame supratroclear</i>	1,24	-1,47	1,06
<i>Extremidade caudal do tubérculo menor</i>	-6,02	-5,77	103,67
<i>Extremidade cranial do tubérculo menor</i>	-1,00	-0,63	107,20

**Quadro 9. Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nos raios dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. Comprimento total do rádio (GL), Largura na epífise proximal (Bp), menor largura do meio da diáfise (SD), largura da extremidade distal (Bd)**

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste-t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
GL	113,63	4,45	116,32	4,26	115,14	4,41	0,24
Bp	11,49	0,56	11,76	0,69	11,64	0,63	0,42
SD	8,00	0,77	8,16	0,78	8,09	0,75	0,70
Bd	14,02	2,14	13,98	1,74	14,00	1,86	0,97

**Quadro 10. Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nas ulnas dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. Comprimento total da ulna (GL), profundidade desde o processo anconeal (DPA), menor profundidade do olecrano (SDO), largura entre os processos coronoideais (BPC), comprimento funcional da ulna (FUL), comprimento do olecrano (ULOL) e largura no meio da diáfise (UD)**

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste-t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
GL	134,18	5,28	132,69	5,55	135,49	5,01	0,32
DPA	15,87	0,84	15,65	0,82	16,04	0,86	0,37
SDO	13,21	0,93	12,81	0,87	13,52	0,90	0,13
BPC	11,04	0,97	10,71	0,97	11,27	0,97	0,29
FUL	122,56	5,54	120,80	6,19	124,10	4,77	0,26
ULOL	14,28	1,22	14,10	1,02	14,42	1,39	0,61
UD	6,09	0,70	6,08	0,50	6,10	0,85	0,96

**Quadro 11. Localização dos principais acidentes anatômicos dos ossos do antebraço (rádio e ulna) de um espécime fêmea de *Lycalopex gymnocercus* em sistema de eixo de coordenadas**

Acidente anatômico	Eixo X(mm)	Eixo Y(mm)	Eixo Z(mm)
<i>Cabeça do rádio (incisura)</i>	-0,30	-16,21	110,35
<i>Processo estilóide medial (extremidade distal)</i>	-7,24	0,68	-5,93
<i>Incisura troclear (ponto mais côncavo)</i>	1,90	-7,97	115,02
<i>Processo ancôneo (extremidade cranial)</i>	0,74	-12,27	121,64
<i>Tuberosidade medial do olecrano</i>	1,48	0,51	132,30
<i>Tuberosidade lateral do olecrano</i>	6,43	-2,69	130,89
<i>Olécrano (extremidade proximal arredondada)</i>	9,20	4,70	130,14
<i>Processo coronoide medial (extremidade cranial)</i>	-4,04	-8,53	110,23
<i>Processo coronoide lateral (extremidade cranial)</i>	6,56	-11,28	110,64
<i>Processo estilóide lateral (extremidade distal)</i>	8,87	2,83	-3,86

**Quadro 12. Média aritmética ( $\bar{x}$ ), desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nos ossos carpianos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem aos ossos carpianos intermédio-radial (CRI), ulnar (CRU), acessório (CAC), primeiro (CI), segundo (CII), terceiro (CIII), quarto (CIV) seguidos da medida maior largura látero-medial (GB), maior profundidade dorso-palmar (GP) e maior altura próximo-distal (GH),  $p < 0,05$  (\*)**

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste-t
Medida	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
CRIGB	13,78	0,93	13,61	0,46	13,92	1,19	0,53
CRIGP	8,54	0,64	8,30	0,34	8,73	0,77	0,20
CRIGH	6,95	0,89	6,62	0,80	7,20	0,92	0,21
CUGB	6,86	0,76	6,37	0,61	7,24	0,65	0,02*
CUGP	9,85	1,82	9,46	1,52	10,16	2,05	0,47
CUGH	5,11	0,63	4,76	0,50	5,38	0,60	0,04*
CACGB	6,53	0,81	6,14	0,44	6,83	0,93	0,10
CACGP	11,02	0,71	10,89	0,70	11,11	0,75	0,56
CACGH	4,89	1,19	4,53	1,07	5,17	1,27	0,30
CIGB	3,45	0,73	3,48	0,61	3,43	0,85	0,90
CIGP	5,21	0,84	5,33	0,39	5,11	1,09	0,61
CIGH	4,34	1,07	4,09	1,16	4,54	1,01	0,41
CIIGB	4,86	0,84	4,88	0,94	4,83	0,81	0,91
CIIGP	5,88	0,68	5,63	0,74	6,07	0,59	0,20
CIIGH	3,37	0,32	3,27	0,34	3,44	0,30	0,30
CIIIGB	5,19	0,47	5,17	0,39	5,21	0,54	0,88
CIIIGP	9,13	1,13	8,90	0,93	9,31	1,28	0,49
CIIIGH	5,31	1,56	4,89	1,70	5,65	1,45	0,35
CIVGB	7,24	0,49	7,29	0,70	7,20	0,28	0,74
CIVGP	7,44	1,12	7,14	1,18	7,67	1,09	0,37
CIVGH	6,23	0,60	6,16	0,42	6,29	0,73	0,67

**Quadro 13. Localização dos ossos carpianos de um espécime fêmea, adulto, de *Lycalopex gymnocercus* em sistema de eixo de coordenadas**

Osso carpiano	Eixo X(mm)	Eixo Y(mm)	Eixo Z(mm)
<i>Intermédio-radial</i>	2,86	3,70	-7,89
<i>Ulnar</i>	-5,15	0,88	-7,60
<i>Acessório (extremidade palmar)</i>	13,15	-13,63	-12,09
<i>Primeiro</i>	-7,55	-4,54	-12,01
<i>Segundo</i>	-5,44	-0,71	-14,27
<i>Terceiro</i>	-2,24	1,56	-13,30
<i>Quarto</i>	4,77	2,46	-12,25

**Quadro 14.** Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nos ossos metacarpianos dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem aos ossos metacarpianos primeiro (MCI), segundo (MCII), terceiro (MCIII) e quarto (MCIV), seguidos do maior comprimento (GL) ou da largura na região distal (Bd),  $p < 0,05$  (\*)

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
MCIGL	14,86	1,12	14,38	0,96	15,23	1,14	0,13
MCIBd	3,84	0,35	3,86	0,34	3,82	0,37	0,81
MCIIGL	45,86	1,72	44,64	1,84	46,81	0,85	0,01*
MCIIBd	5,76	0,35	5,77	0,28	5,76	0,41	0,97
MCIIGL	51,85	1,81	50,93	2,08	52,57	1,24	0,07
MCIIBd	4,99	0,42	4,95	0,44	5,02	0,43	0,78
MCIVGL	51,25	1,95	50,20	2,25	52,07	1,27	0,05
MCIVBd	5,10	0,37	5,08	0,36	5,11	0,39	0,90
MCVGL	43,71	2,33	42,19	2,62	44,89	1,21	0,02*
MCVBd	5,96	0,48	5,73	0,39	6,14	0,47	0,08

**Quadro 15.** Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nas falanges proximais dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem às falanges proximais do primeiro dedo (FP1), segundo dedo (FP2), terceiro dedo (FP3), quarto dedo (FP4) e quinto dedo (FP5) seguidas do comprimento total (GL), largura distal (Bd), largura proximal (Bp) e menor diâmetro na diáfise (SD),  $p < 0,05$  (\*)

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
FPIGL	8,62	0,87	8,58	0,50	8,67	1,14	0,85
FPIBd	3,70	0,32	3,66	0,25	3,74	0,38	0,64
FPIBp	4,33	0,59	4,27	0,28	4,37	0,77	0,76
FPISD	2,96	0,35	2,92	0,38	2,98	0,34	0,77
FPIIGL	15,43	1,00	15,05	0,84	15,73	1,06	0,19
FPIIBd	4,85	0,43	4,82	0,42	4,87	0,46	0,82
FPIIBp	5,83	0,57	5,68	0,58	5,94	0,56	0,37
FPIISD	3,71	0,42	3,57	0,39	3,83	0,42	0,22
FPIIIGL	18,02	1,02	17,47	0,88	18,45	0,94	0,05
FPIIIBd	4,50	0,31	4,43	0,24	4,55	0,36	0,45
FPIIIBp	5,38	0,34	5,28	0,27	5,46	0,38	0,30
FPIIISD	3,32	0,28	3,11	0,25	3,47	0,20	0,01*
FPIVGL	17,84	1,08	17,50	0,85	18,10	1,21	0,28
FPIVBd	4,59	0,31	4,53	0,29	4,63	0,33	0,52
FPIVBp	5,38	0,30	5,28	0,24	5,46	0,33	0,23
FPIVSD	3,33	0,24	3,23	0,20	3,41	0,24	0,13
FPVGL	15,31	1,00	15,01	1,10	15,55	0,92	0,31
FPVBd	4,77	0,42	4,57	0,26	4,92	0,46	0,10
FPVBp	6,08	0,58	5,79	0,32	6,30	0,65	0,08
FPVSD	3,76	0,38	3,56	0,17	3,92	0,44	0,06

**Quadro 16.** Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nas falanges médias dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem às falanges médias do segundo dedo (FM2), terceiro dedo (FM3), quarto dedo (FM4) e quinto dedo (FM5) seguidas do comprimento total (GL), largura distal (Bd), largura proximal (Bp) e menor diâmetro na diáfise (SD),  $p < 0,05$  (\*)

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
FMIIGL	9,95	0,77	9,87	0,74	10,03	0,84	0,71
FMIIBd	4,90	0,39	4,83	0,34	4,97	0,43	0,52
FMIIBp	5,34	0,43	5,23	0,26	5,42	0,52	0,39
FMIISD	3,94	0,41	3,99	0,27	3,89	0,52	0,65
FMIIGL	12,75	0,66	12,62	0,81	12,86	0,53	0,51
FMIIBd	4,56	0,31	4,38	0,26	4,72	0,26	0,03*
FMIIBp	4,89	0,30	4,73	0,25	5,01	0,28	0,06
FMIISD	3,29	0,26	3,20	0,22	3,36	0,29	0,25
FMIVGL	12,89	0,78	12,69	0,86	13,07	0,72	0,37
FMIVBd	4,57	0,30	4,47	0,26	4,66	0,32	0,24
FMIVBp	4,85	0,30	4,81	0,21	4,88	0,37	0,65
FMIVSD	3,28	0,44	3,16	0,44	3,38	0,45	0,36
FMVGL	9,67	0,83	9,72	0,93	9,63	0,80	0,84
FMVBd	4,89	0,36	4,81	0,25	4,95	0,44	0,48
FMVBp	5,38	0,50	5,26	0,16	5,48	0,66	0,42
FMVSD	4,07	0,38	4,02	0,16	4,11	0,51	0,66

**Quadro 17.** Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nas falanges distais dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem às falanges distais do primeiro dedo (FD1), segundo dedo (FD2), terceiro dedo (FD3), quarto dedo (FD4) e quinto dedo (FD5) seguidas do comprimento total (GL), altura total (HP), comprimento do processo extensor ao processo ungueal (Ld) e maior largura (GB),  $p < 0,05$  (\*)

	Geral (n=16)		Fêmea (n=7)		Macho (n=9)		Teste t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
FDIGL	8,96	0,65	8,77	0,41	9,12	0,80	0,32
FDIHP	6,10	0,55	6,04	0,46	6,16	0,65	0,70
FDILd	9,32	0,88	9,16	0,97	9,45	0,82	0,54
FDIGB	3,85	0,45	3,80	0,30	3,90	0,58	0,67
FDIIGL	12,88	0,84	12,99	0,79	12,79	0,92	0,67
FDIHP	7,38	0,52	7,20	0,38	7,54	0,59	0,22
FDIILd	12,17	0,95	12,40	1,02	11,97	0,90	0,40
FDIIGB	4,66	0,51	4,60	0,29	4,71	0,66	0,68
FDIIGL	13,12	0,68	13,14	0,50	13,10	0,84	0,93
FDIIIHP	6,69	0,38	6,58	0,33	6,78	0,41	0,32
FDIIILd	11,51	0,98	11,59	1,03	11,44	1,00	0,79
FDIIGB	4,18	0,40	4,07	0,15	4,28	0,52	0,31
FDIVGL	13,08	0,69	13,12	0,68	13,05	0,75	0,86
FDIVHP	6,59	0,33	6,40	0,25	6,75	0,32	0,04*
FDIVLd	11,24	0,66	11,42	0,64	11,08	0,68	0,35
FDIVGB	4,16	0,29	4,10	0,16	4,21	0,38	0,50
FDVGL	12,75	0,98	12,49	0,99	12,98	0,98	0,36
FDVHP	7,21	0,56	7,00	0,39	7,40	0,63	0,17
FDVLd	11,89	1,09	11,78	1,08	11,99	1,17	0,73
FDVGB	4,66	0,52	4,51	0,35	4,80	0,62	0,30

**Quadro 18.** Média aritmética ( $\bar{x}$ ) e desvio padrão ( $\sigma$ ) das medidas obtidas nos ossos sesamoides dorsais dos espécimes de *Lycalopex gymnocercus* adultos. As siglas correspondem aos sesamoides proximais (SP), seguidos de axial (Ax) ou abaxial (Ab), comprimento (L) ou largura (B) e o número do dedo (2 a 5)

	Geral (n=6)		Fêmea (n=3)		Macho (n=3)		Teste t
Medidas	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	$\bar{x}$ (mm)	$\sigma$ (mm)	p-valor
SPAxL2	5,89	0,53	6,14	0,37	5,64	0,62	0,30
SPAbL2	5,83	0,27	6,02	0,22	5,65	0,18	0,08
SPAxB2	2,60	0,18	2,55	0,24	2,65	0,11	0,53
SPAbB2	2,57	0,25	2,47	0,26	2,67	0,25	0,38
SPAxL3	6,47	0,54	6,48	0,45	6,46	0,72	0,98
SPAbL3	6,36	0,41	6,35	0,30	6,38	0,58	0,95
SPAxB3	2,57	0,25	2,39	0,19	2,76	0,15	0,06
SPAbB3	2,48	0,12	2,41	0,14	2,55	0,00	0,23
SPAxL4	6,53	0,38	6,56	0,13	6,50	0,58	0,87
SPAbL4	6,48	0,55	6,51	0,36	6,46	0,80	0,93
SPAxB4	2,37	0,23	2,31	0,27	2,44	0,21	0,53
SPAbB4	2,42	0,31	2,20	0,26	2,63	0,18	0,08
SPAxL5	5,77	0,41	5,75	0,62	5,80	0,21	0,90
SPAbL5	5,31	0,47	5,42	0,43	5,20	0,58	0,62
SPAxB5	2,54	0,11	2,57	0,14	2,51	0,07	0,50
SPAbB5	2,62	0,26	2,57	0,39	2,67	0,08	0,67

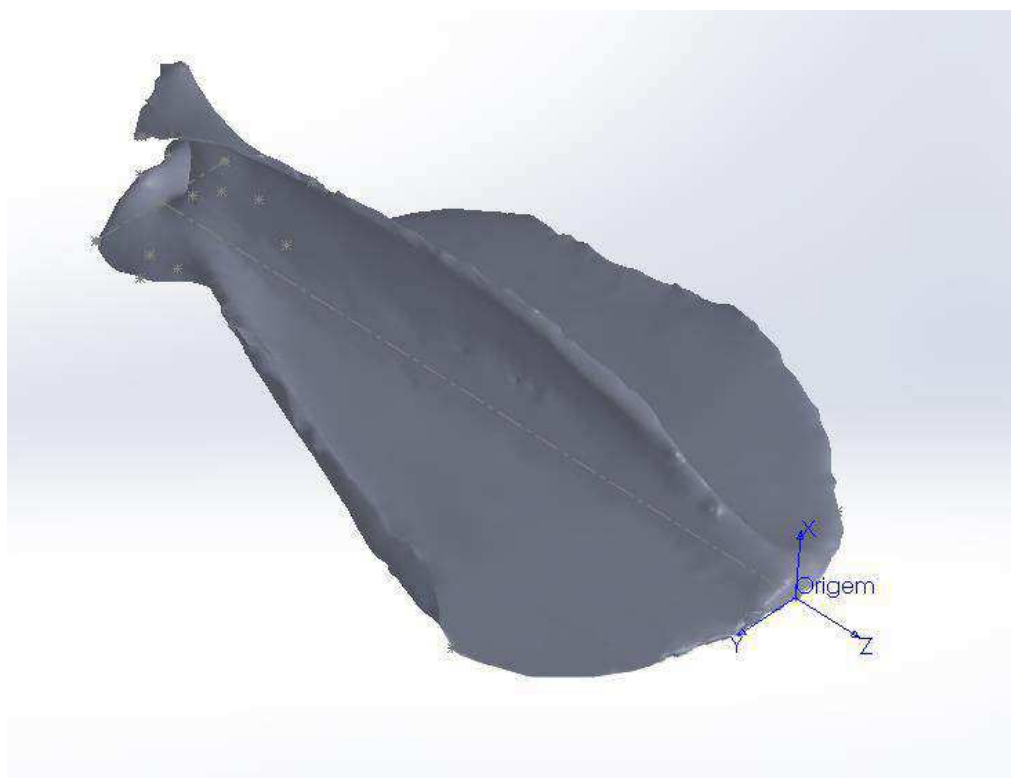


Figura 1.



Figura 2.

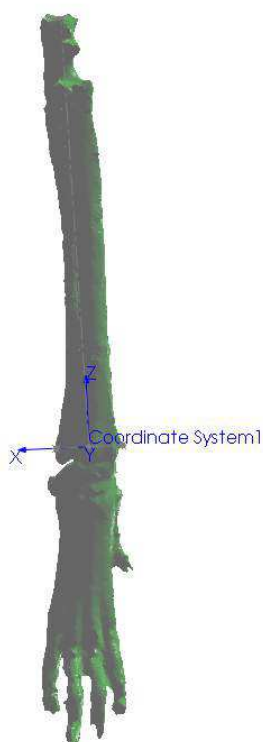


Figura 3.

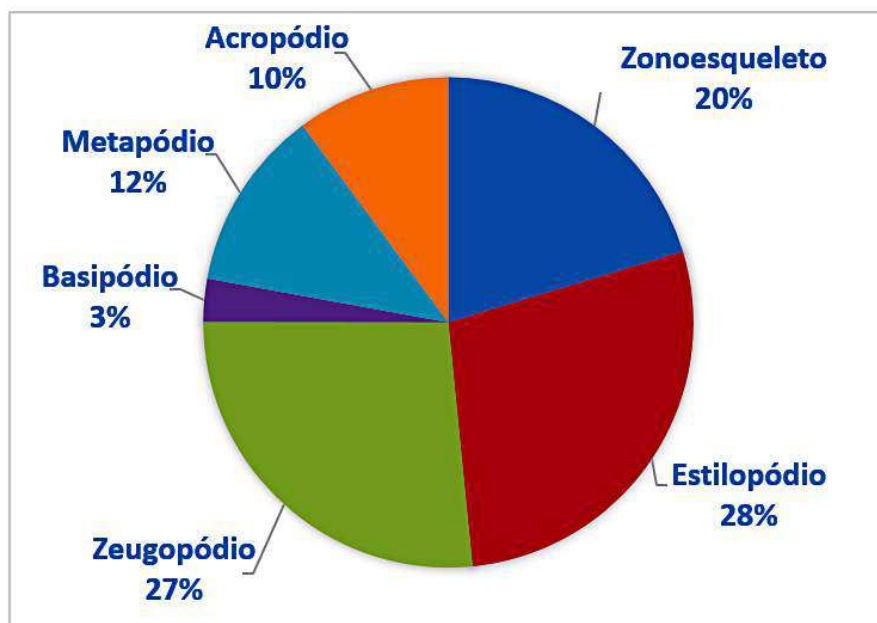


Figura 4.

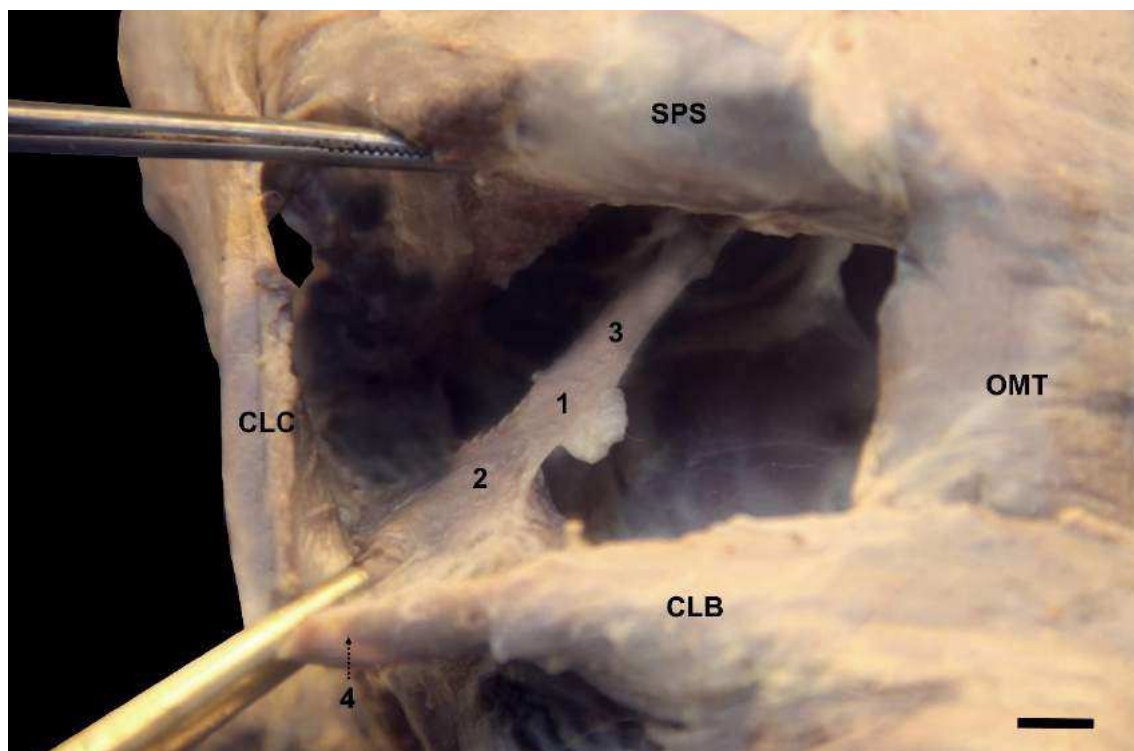


Figura 5.

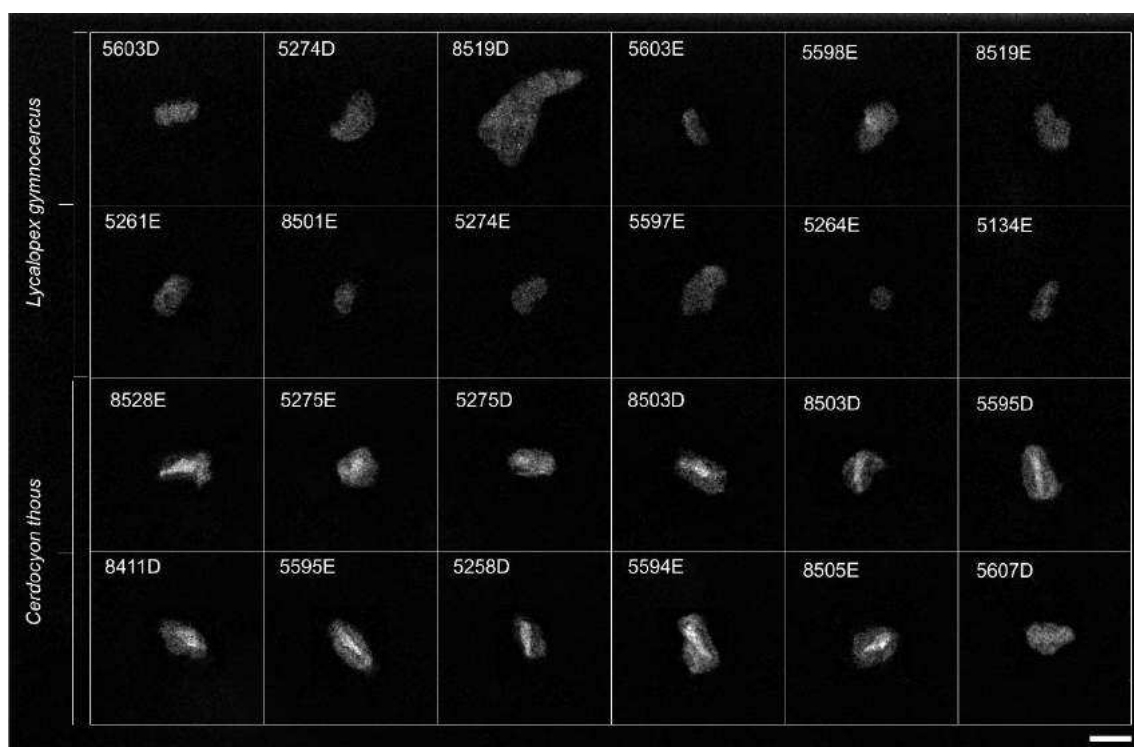


Figura 6.

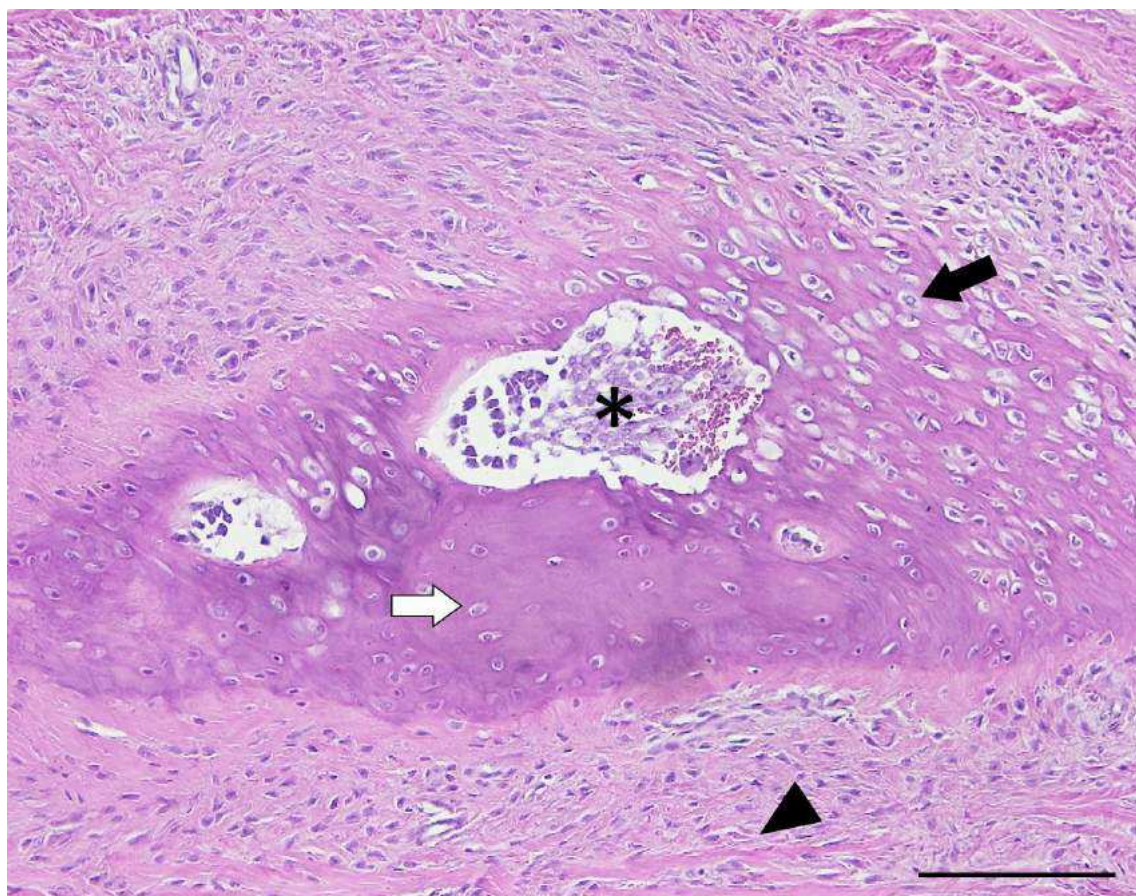


Figura 7

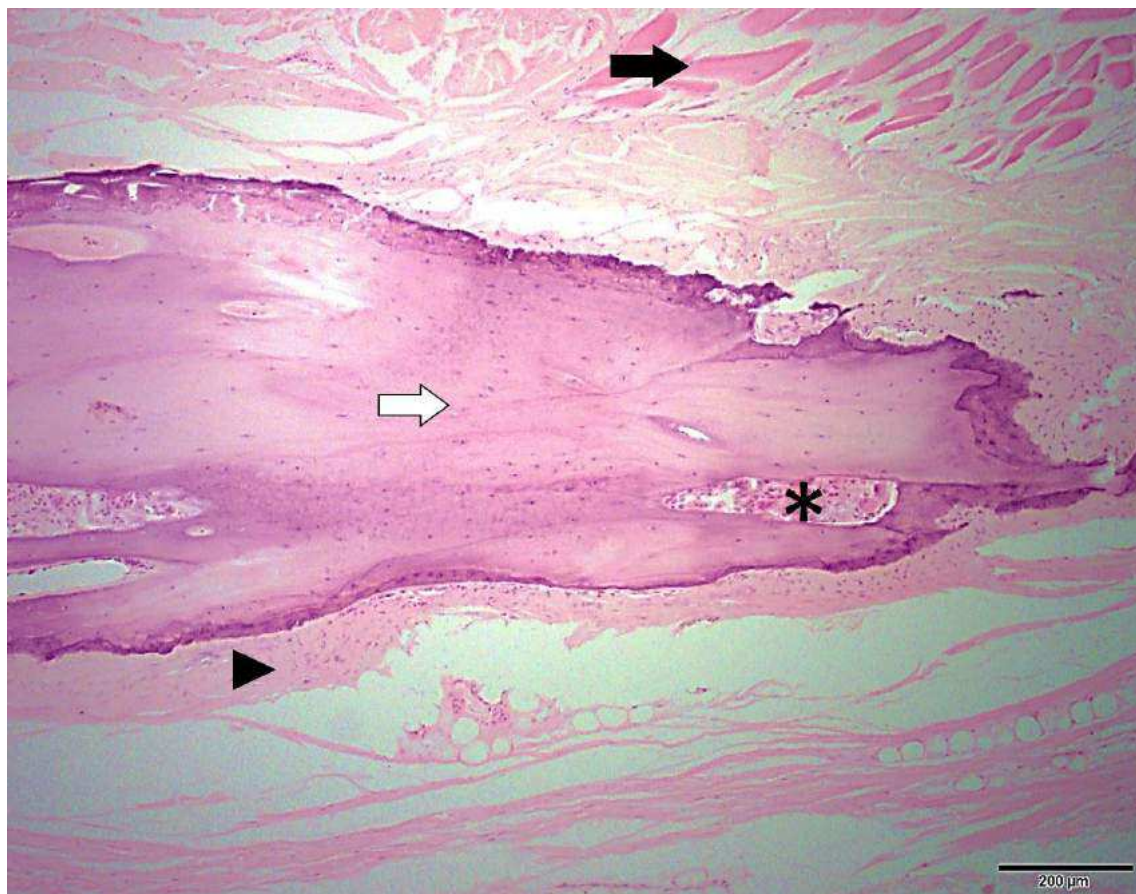


Figura 8.

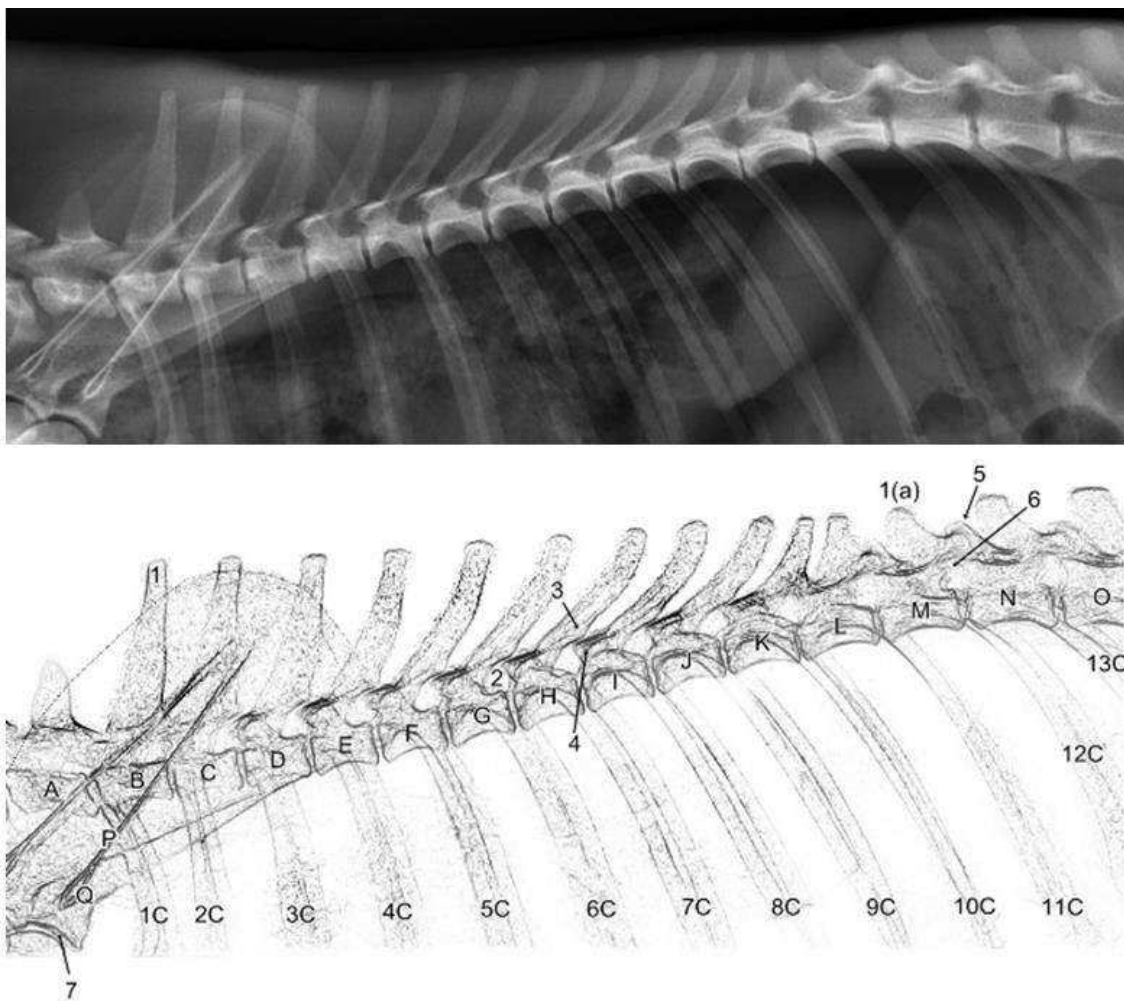


Figura 9.

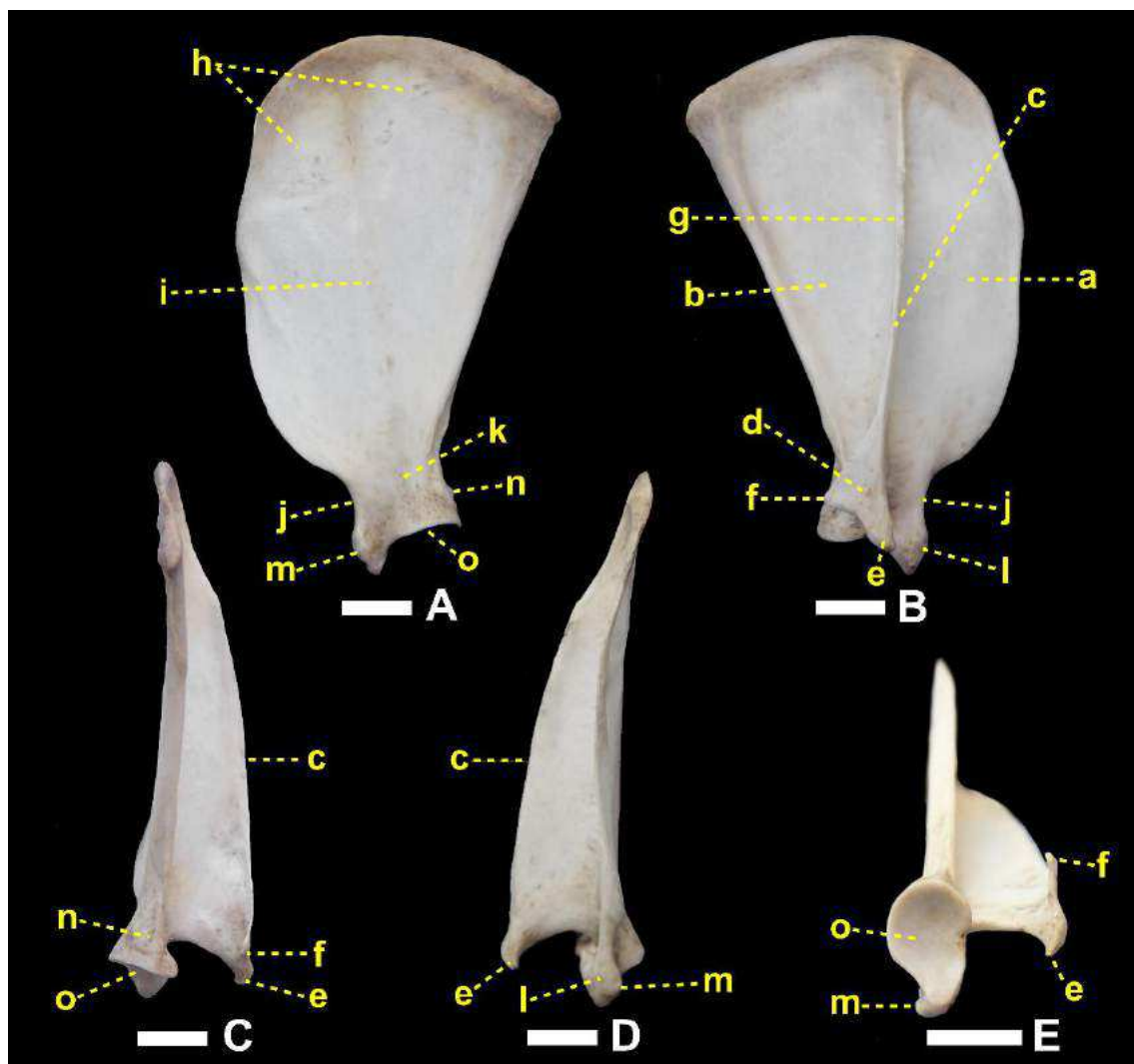


Figura 10.

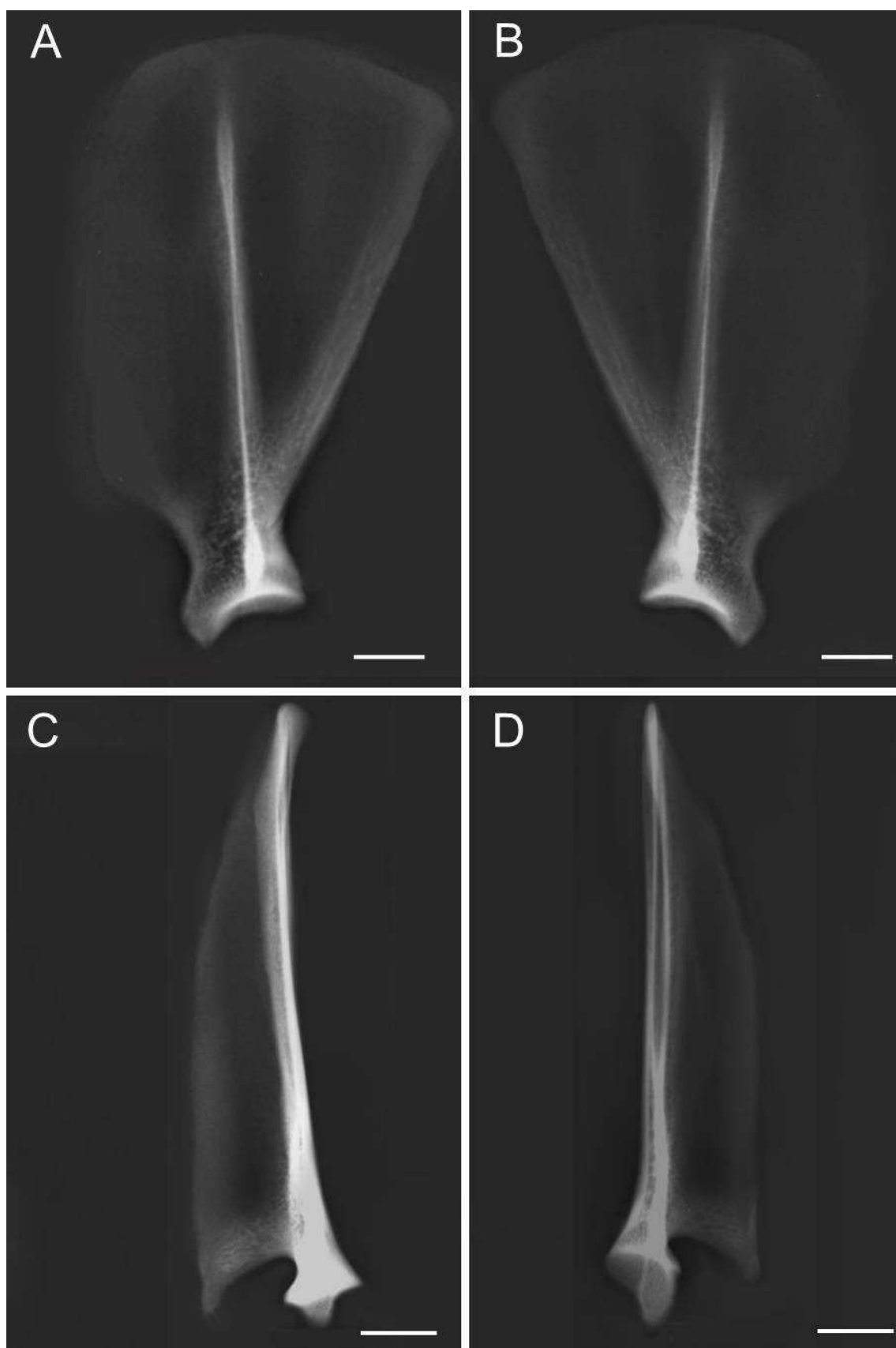


Figura 11.

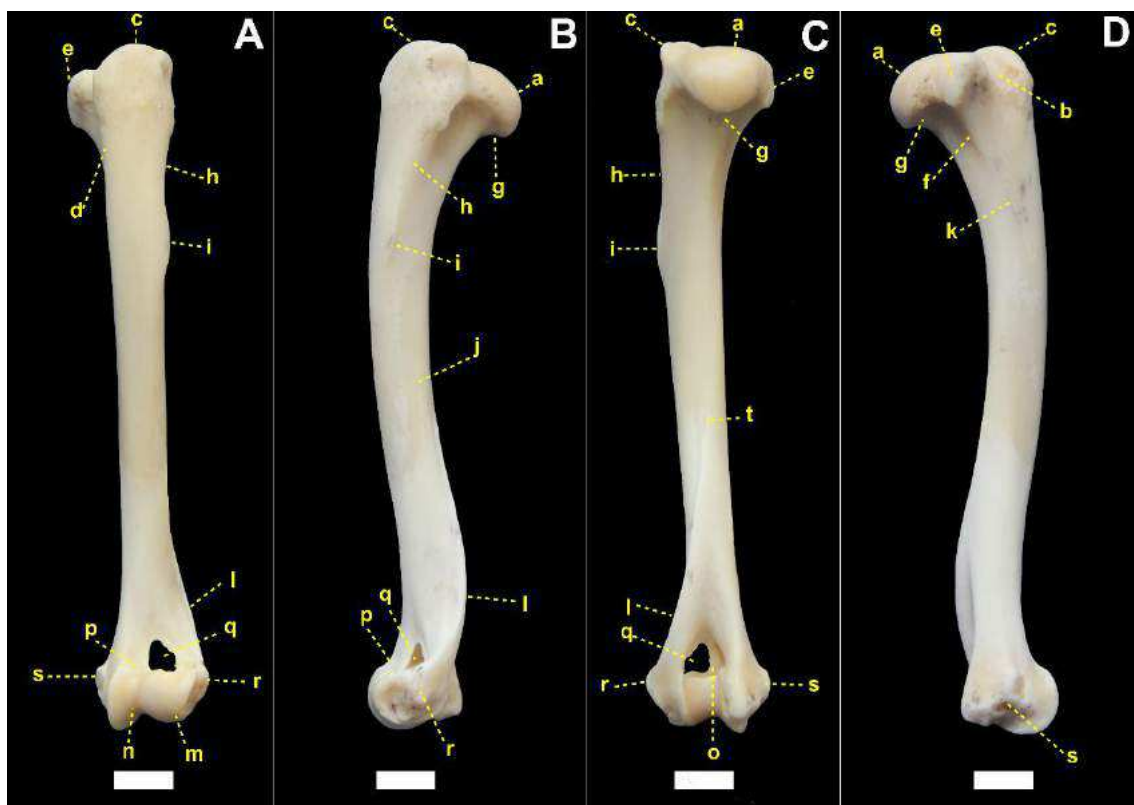


Figura 12.

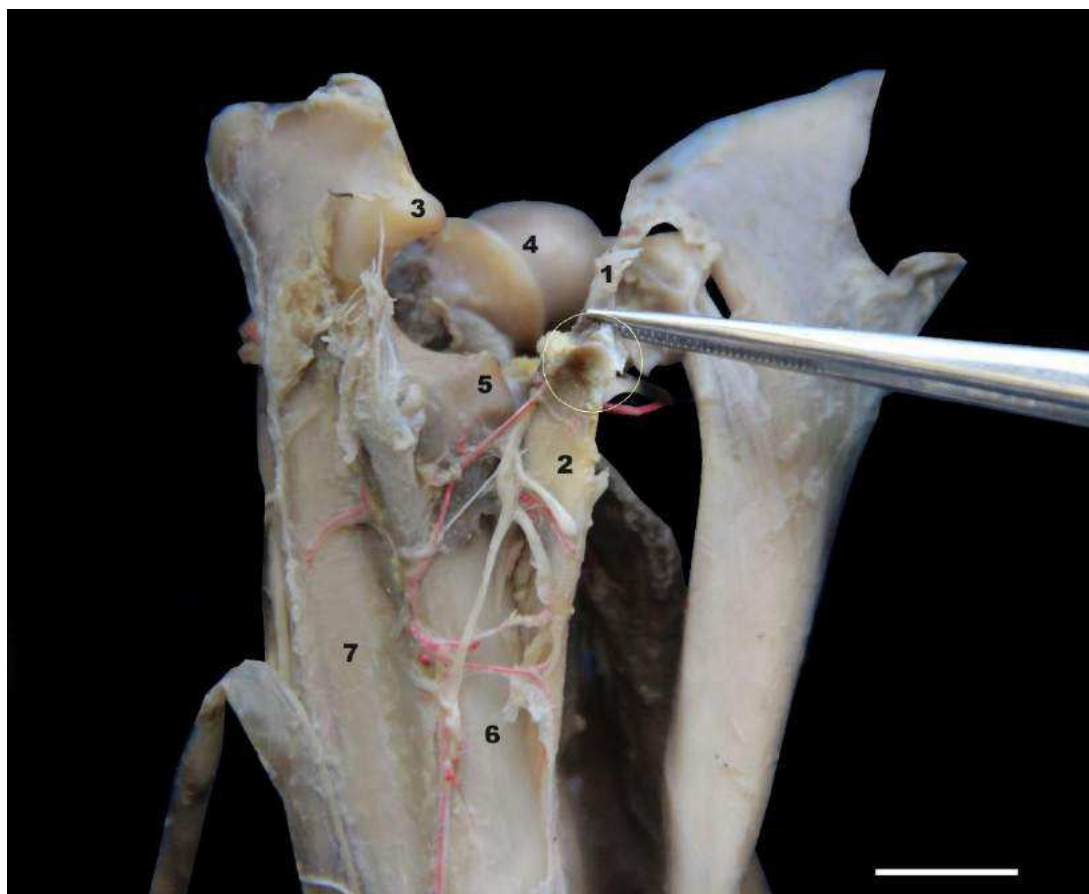


Figura 13.

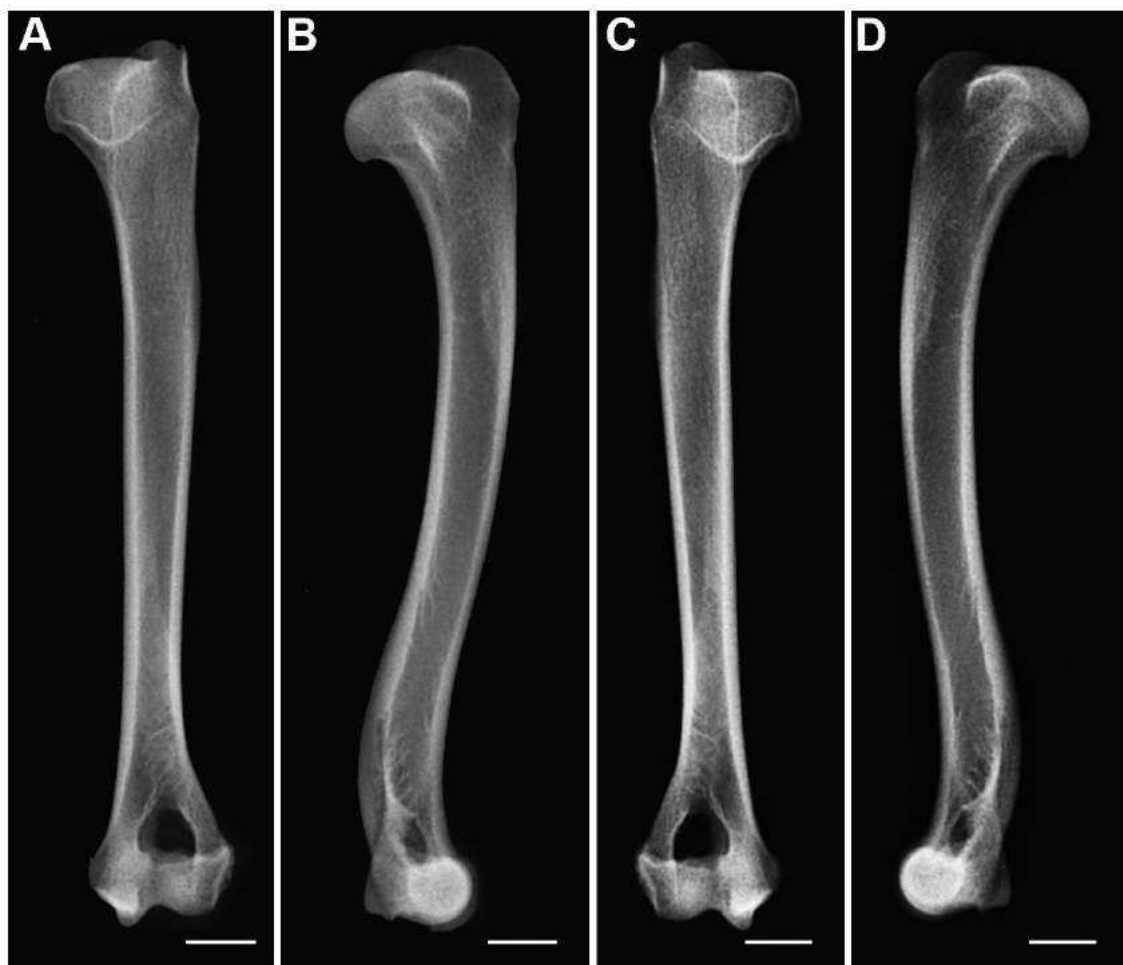


Figura 14.

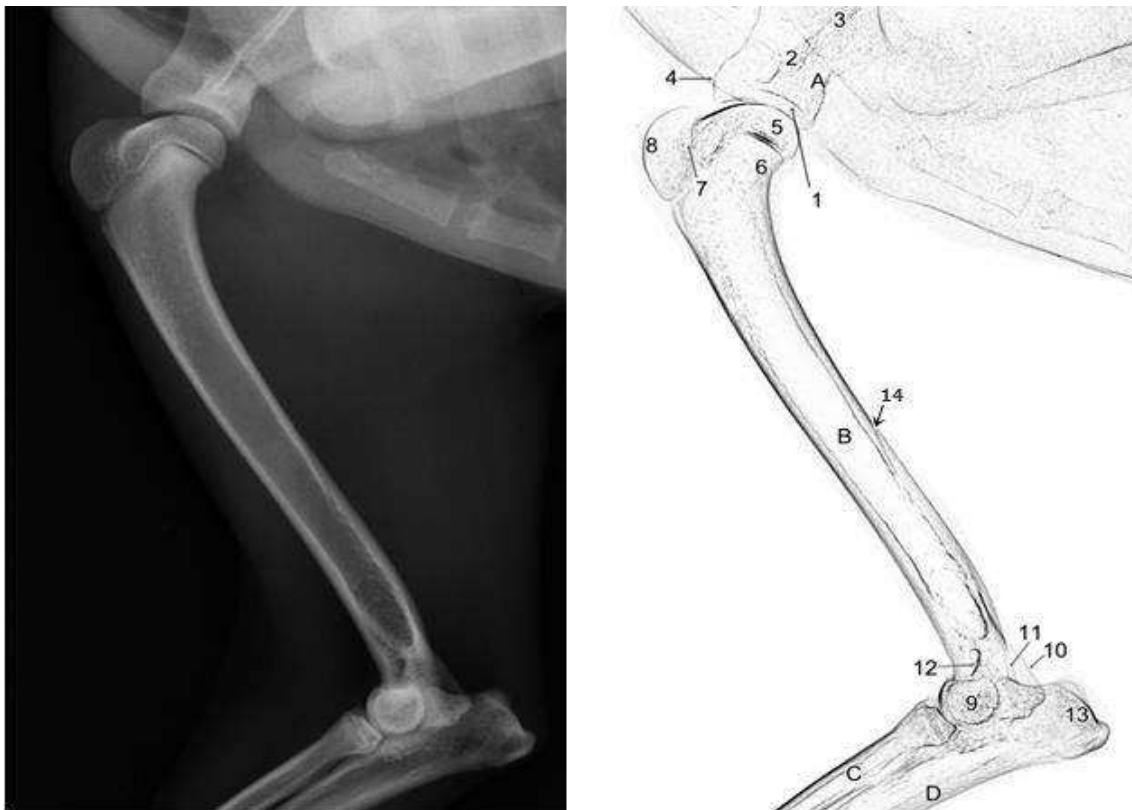


Figura 15.

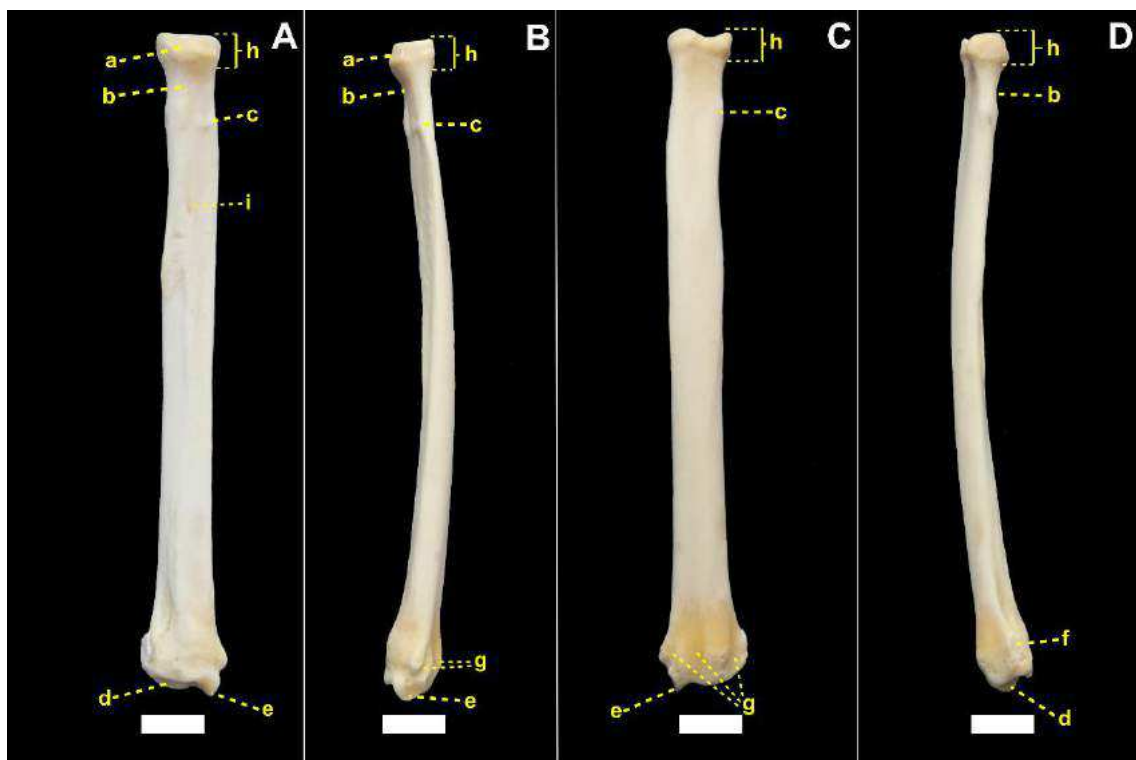


Figura 16.

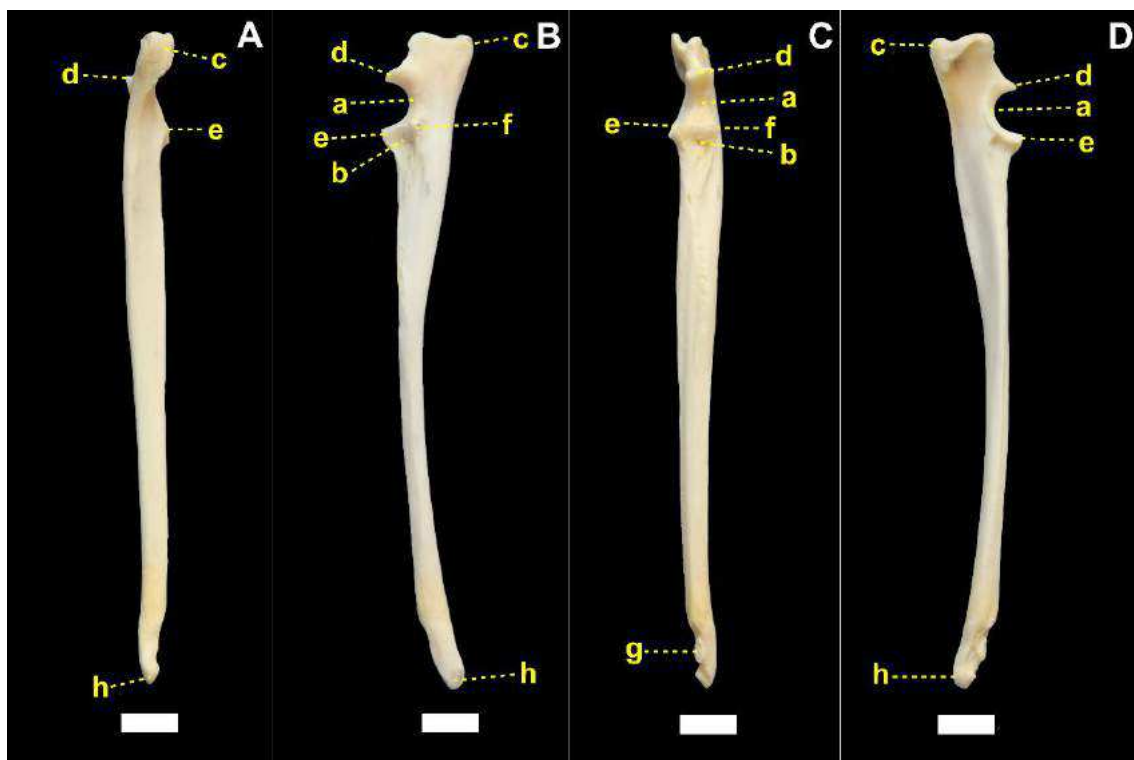


Figura 17.



Figura 18.

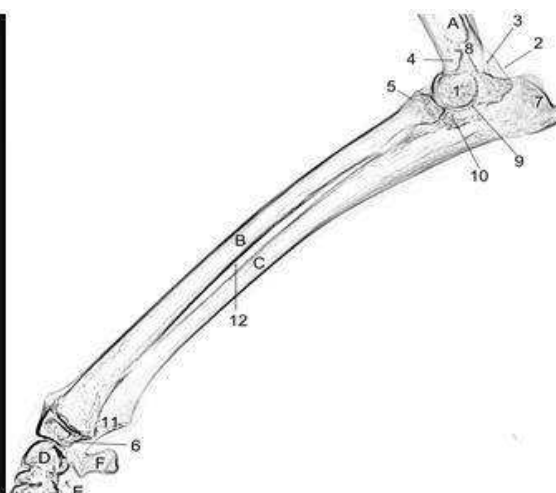


Figura 19.

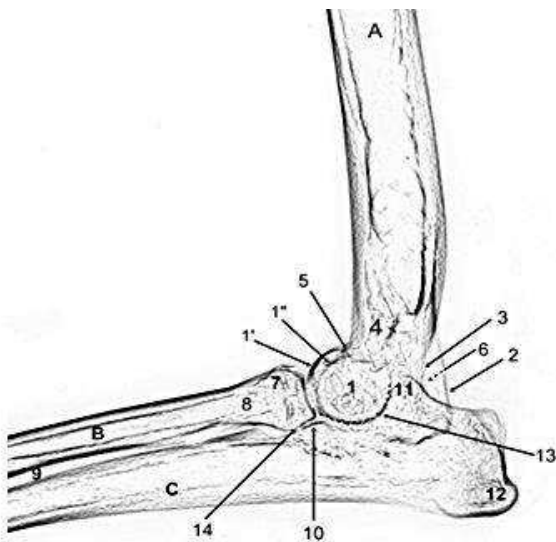


Figura 20.

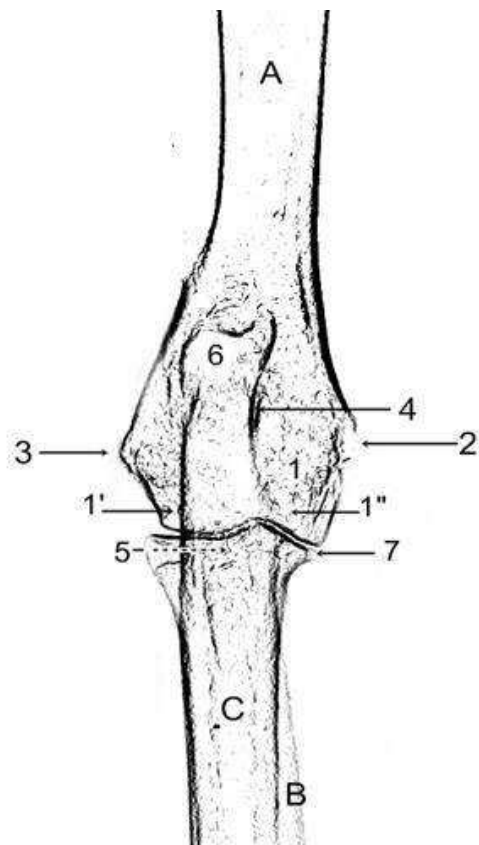


Figura 21.

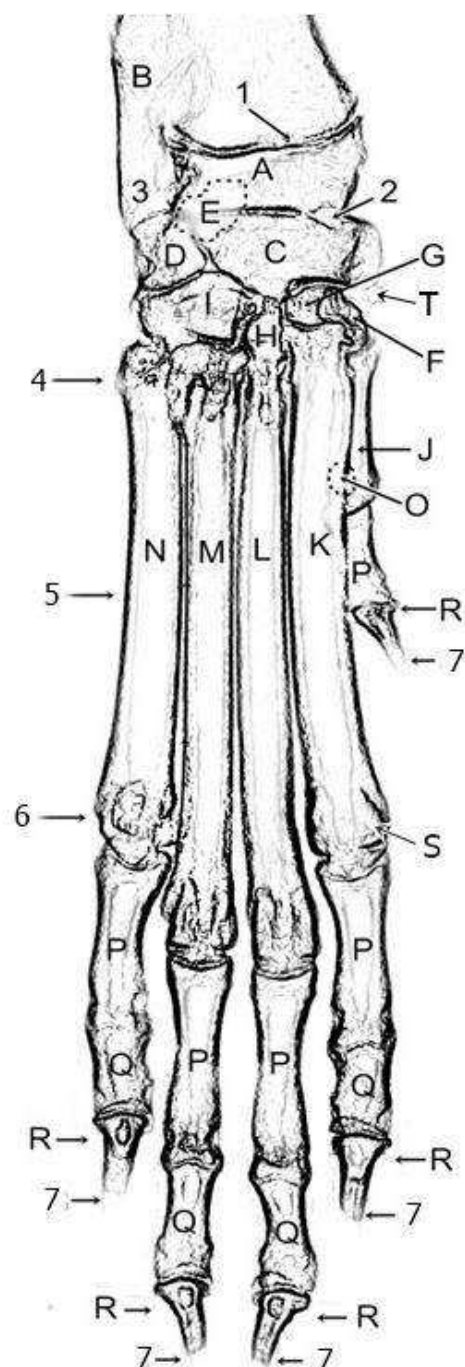


Figura 22.

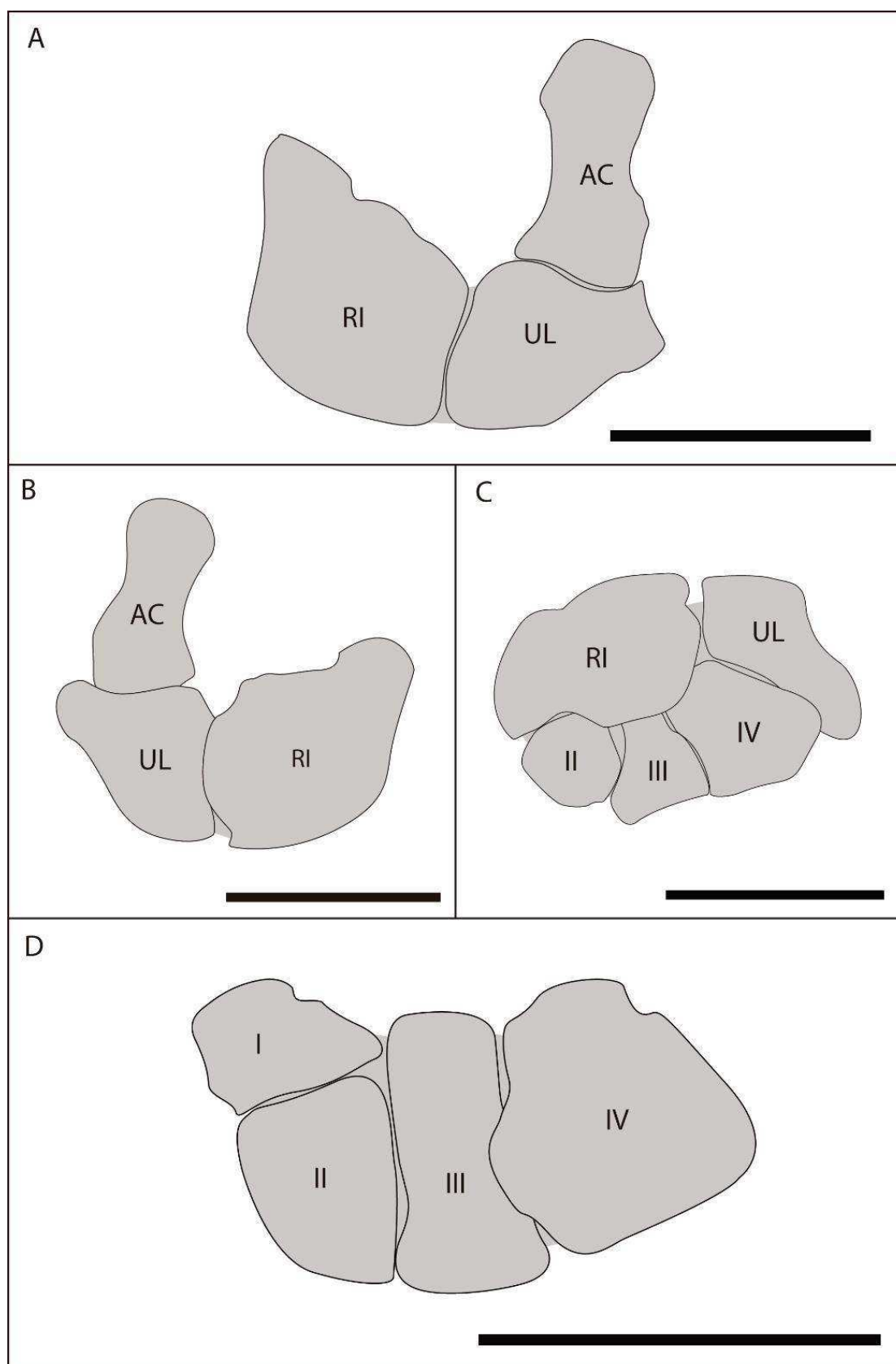


Figura 23.

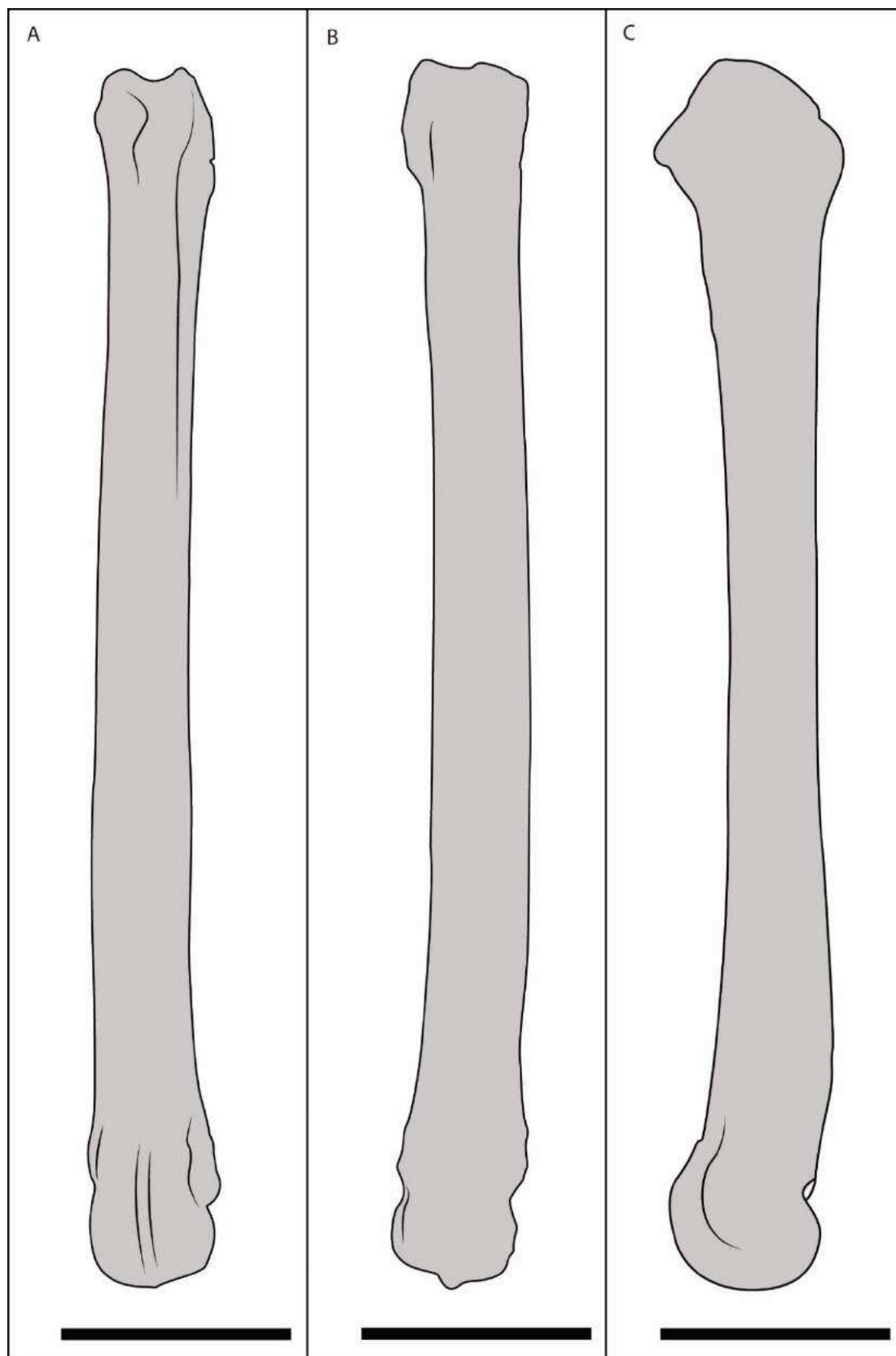


Figura 24.

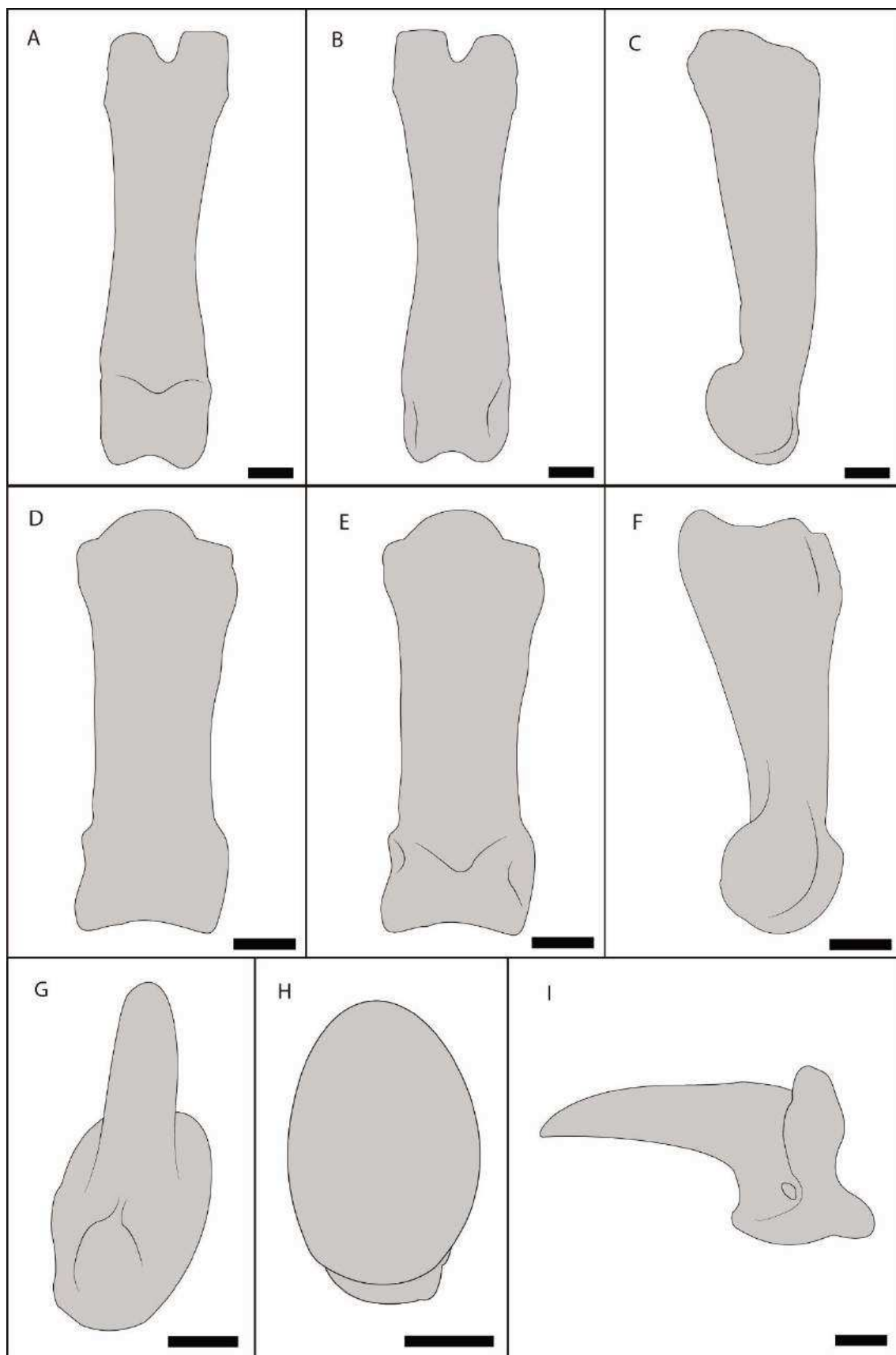


Figura 25.

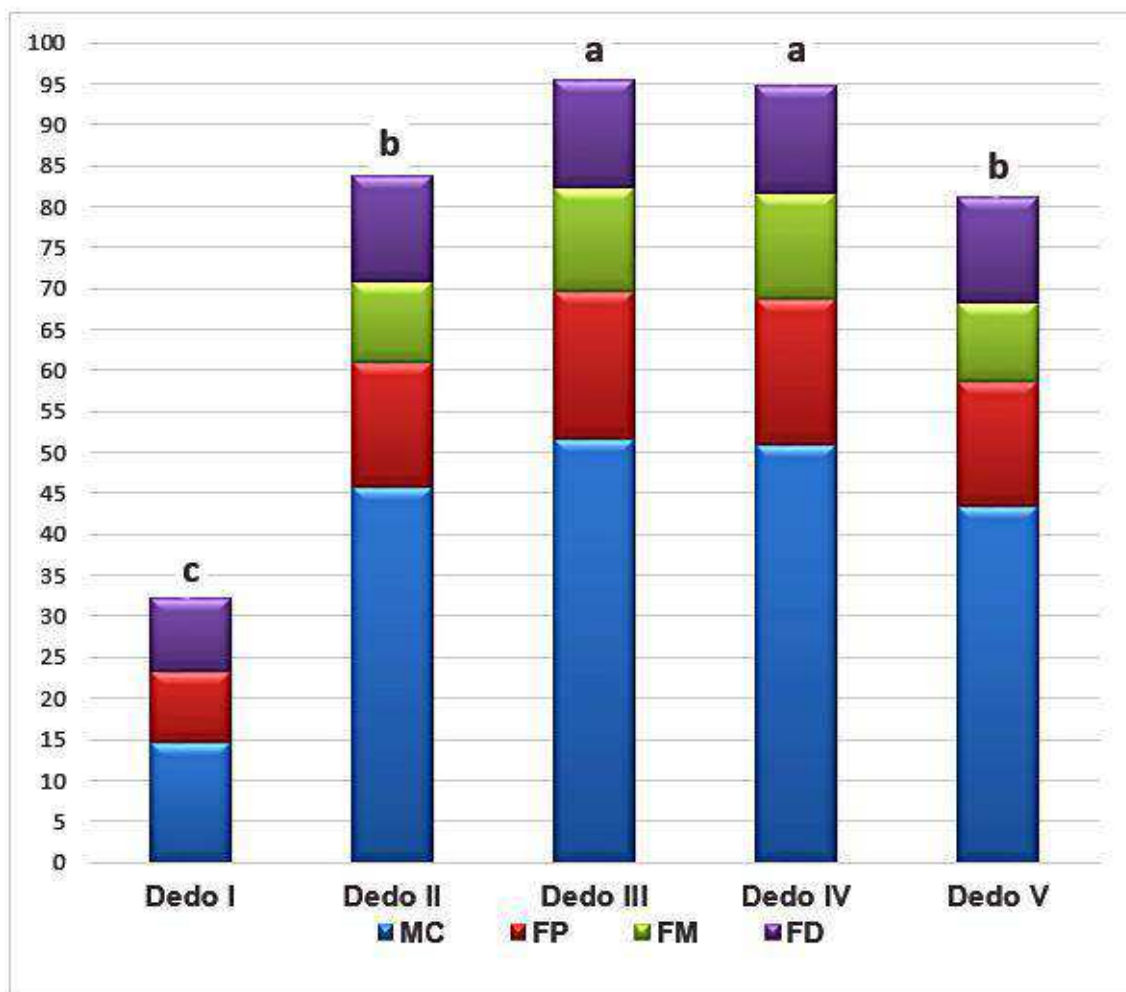


Figura 26.

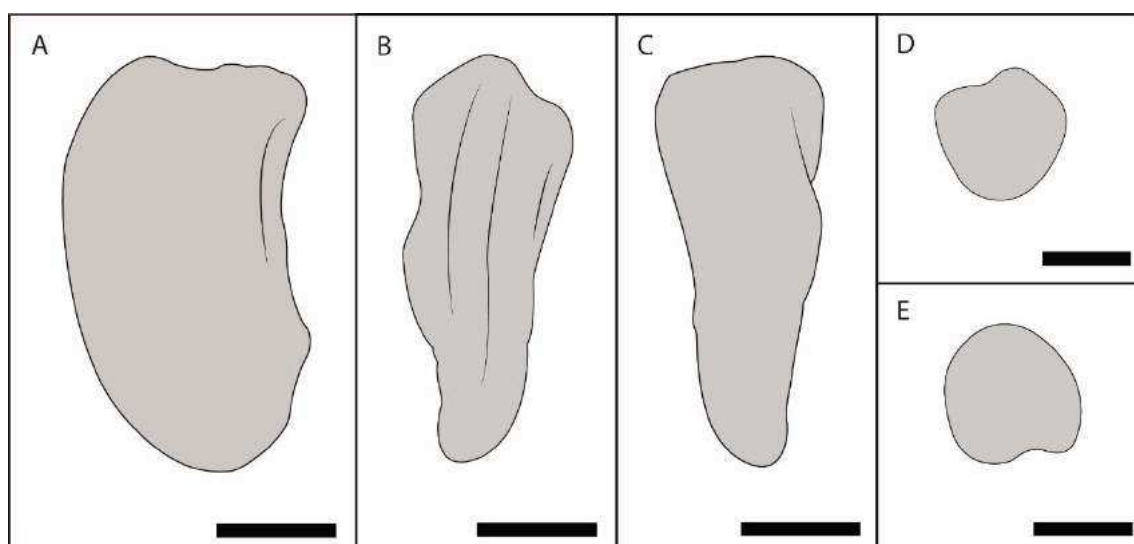


Figura 27.

### Capítulo 3

#### **Functional Myology of the Thoracic Limb in Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): a Descriptive and Comparative Analysis of the Current Knowledge on Carnivorans**

##### ***Authors:***

Paulo de Souza Junior<sup>1,4</sup>

Lucas Mucci Richter Pereira dos Santos<sup>1</sup>

Wilson Viotto de Souza<sup>1</sup>

Natan da Cruz de Carvalho<sup>1</sup>

Erick Candiota Souza<sup>1</sup>

Carlos Benhur Kasper<sup>2</sup>

Marcelo Abidu-Figueiredo<sup>3</sup>

André Luiz Quagliatto Santos<sup>4</sup>

##### **Institutional affiliations and addresses:**

<sup>1</sup> Laboratory of Animal Anatomy, Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Rodovia BR-472, Km 585, Postal Code 97500-970, Mail box: 118, Uruguaiana, RS, Brazil.

<sup>2</sup> Laboratory of Zoology, Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Avenida Antonio Trilha, 1847, Postal Code 97300-000, São Gabriel, RS, Brazil.

<sup>3</sup> Department of Animal Biology, Animal Anatomy Area, Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ), Rodovia BR-465, Km 7, Postal code 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil.

<sup>4</sup> Laboratory of Wild Animals Teaching and Research, Federal University of Uberlândia (UFU), Avenida Amazonas, 2245, *Postal Code* 38405-322, Uberlândia, MG, Brazil.

***Corresponding author:*** Paulo de Souza Junior

Address: Laboratory of Animal Anatomy, Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Rodovia BR-472, Km 585, Postal Code 97500-970, Mail box: 118, Uruguaiana, RS, Brazil. telephone number +55 55-81458393 / Facsimile number +55 55-39110200

E-mail: paulosouza@unipampa.edu.br

**Running title:** Myology of the pampas fox thoracic limb

## ABSTRACT

The characteristics of the muscles of the thoracic limb were evaluated in twenty two specimens of *Lycalopex gymnocercus*. Descriptive and comparative analyses showed similarity with other canids in terms of topography and tendon insertions. Differences with the domestic dog were observed in the pectoralis profundus, triceps brachii, and interflexorii muscles. Intraspecific variations were observed in the rhomboideus capitis, serratus ventralis cervicis, extensor carpi radialis, extensor digiti I et II, lumbricales, flexor digiti I brevis, abductor digiti I brevis, and flexor digiti V muscles. The analyses of muscle architecture carried out in nine specimens showed that there was no difference in muscle mass percentage in the thoracic limb of males and females, but a young specimen showed significant lower mass percentage. The triceps brachii caput longus muscle showed the greatest mass, the subscapularis muscle showed the greatest PCSA value, and the extrinsic muscles, in general, presented the longest fascicles and higher architectural indexes. Muscle architecture data were compatible with those of a thoracic limb adapted to fast cursorial locomotion that prioritizes movements in a sagittal plane instead of rotation or adduction/abduction of the limb. There was a high association between functional mass percentage of the muscles in the thoracic limb and phylogeny in the Carnivora order. It may be inferred that phylogeny determine some restrictions to morphological adaptations imposed by ecological pressure.

**Key words:** Azara's fox; forelimb; muscle architecture; wild carnivorans

## INTRODUCTION

*Lycalopex gymnocercus* (G. Fisher, 1814), known as the Pampas fox, Azara's fox, or Azara's zorro, is a medium-sized South American fox (3 to 8 kg) that prefers open habitats such as the Pampas planes (Luengos Vidal et al., 2012). It is found in eastern Bolivia, western and center Paraguay, Uruguay, northern and center Argentine, and southern Brazil (Lucherini and Luengos Vidal, 2008). It is an omnivorous animal that preys on hares, armadillos, opossums, small rodents, lizards, fish, birds, insects, besides eating fruits (Queirolo et al., 2013). There are more free-living males than females, and although these animals are lone hunters, couples may be observed seen from the moment of mating to the time offspring leave the den (Lucherini and Luengos Vidal, 2008; Queirolo et al., 2013). They live up to 14 years in captivity, but only few years in the wild (Crespo, 1971).

The genus *Lycalopex* includes at least four species of foxes that evolved and spread throughout South America (Tchaicka et al., 2016). *L. gymnocercus* belongs to the order Carnivora and, currently, this order is divided in 16 families (Eizirik et al., 2010). According to the phylogeny proposed by these authors, which is the most accepted one at present, these families are organized in at least two large clades: Feliformia (including felids, hyenas, and others) and Caniformia (including canids and several other groups). However, the Caniformia group presents at least four important evolutive clades: Canidae (1), that forms the sibling group with Arctoidea; Ursidae (2), as a basal group; Pinnipedia (3), with sea-dwelling habits; and Mustelida (4), which includes Mustelidae, Mephitidae, Procyonidae, and Ailuridae. These relationships are important for the understanding of the evolutionary trends and possible limitations imposed by the phylogenetic history of Carnivora, especially for *L. gymnocercus*.

Detailed studies of the anatomy of the *L. gymnocercus* are limited to the description of its encephalic vascularization (Depedrini and Campos, 2003; Depedrini and Campos, 2007), the topography of its lumbar intumescence and medullary conus (Souza Junior et al., 2014); and lumbosacral (Lorenzão et al., 2016) or brachial plexus (Souza Junior et al., 2016) formation.

In Carnivora, the thoracic limb is responsible for cursorial locomotion, weight support, and prey capture, as well as climbing, swimming, digging, and mating behavior. This dynamism in the morphology of the thoracic limb reflects ecological variations, such as prey size and type, habitat preference, and ability to perform some movements (Ewer, 1973; Andersson, 2003; Meachen-Samuels and Van Valkenburgh, 2009; Fabre et al., 2013; Meloro et al., 2013; Fabre et al., 2015). Together with craniodental data, the analysis of the thoracic limb may aid in extrapolating preying behavior of extinct species (Iwaniuk et al., 1999; Andersson and Werdelin, 2003).

In spite of the availability of anatomical descriptions of thoracic limb myology in several species of the Carnivora order (Macalister, 1870; Windle, 1888; Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Leach, 1977; Spoor and Badoux, 1986; Feeney, 1999; Fisher et al., 2009; Santos et al., 2010; Julik et al., 2012; Ercoli et al., 2014; Pereira et al., 2016; Viranta et al., 2016), determination and analysis of quantitative architectural parameters are still scarce and recent in both domestic (Shahar and Milgram, 2005; Williams et al., 2008) and wild carnivorans (Hudson et al., 2011; Moore et al., 2013; Cuff et al., 2016). Despite the functional importance and correlation with ecological aspects, there are few data on muscle architecture of the thoracic limb in wild canids.

Architectural data are properties that reveal the function of skeletal muscles, and the understanding of these data have great practical importance (Lieber and Fridén, 2000; Ward et al., 2009). Information usually necessary to gather architectural data is:

muscle mass, muscle length, length of the fibers (or fascicles), and pennation angle (angle of the fiber relative to the force-generating axis). Based on these data, physiological cross-sectional area (PCSA) and architectural indices may be calculated (Lieber and Fridén, 2000).

The PCSA of a muscle corresponds to the relationship between the volume of the muscle and the length of its fascicles, and represents the best architectural data to compare the force-generating capacity between different muscles (Lieber and Fridén, 2000; Shahar and Milgram, 2005). On the other hand, the architectural index is proportional to the contraction speed of the muscle (Shahar and Milgram, 2005).

Although some metabolic parameters, such as the distribution of the type of fiber, may substantially influence contractile properties, architectural data are the best predictors of the muscle function (Ward et al., 2009). Imaging methods, such as magnetic resonance, computed tomography and ultrasound, as well as muscle biopsy, are not able to determine actual architectural data, as they do not take into account variations in fiber length and orientation throughout the length of the muscle (Lieber and Fridén, 2000). Still, the analysis of cadavers specimens continues to be a viable method to gather architectural data in animals since the first studies carried out with pelvic limbs of domestic felids by Sacks and Roy (1982).

The objective of the present study was to analyze the morphofunctional characteristics of thoracic limb muscles of *L. gymnocercus* in an anatomical and quantitative context and compare them with descriptive and architectural data available for other species of the Carnivora order.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Sampling**

This study was based on 22 cadavers (21 adults and one puppy) of *Lycalopex gymnocercus* (Table 1) that were found on highways in the southwestern part of the state of Rio Grande do Sul, Brazil. The Brazilian Institute of Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA) approved the study (SISBIO authorization number 33667). The right thoracic limb of a male specimen of *Cerdocyon thous* was also dissected for muscle mass comparison.

### **Anatomical description**

For the identification of the muscles, thoracic limbs of the right antimeres of four animals (two males, 5274 and 8414, and two females, 8433 and 8519) were dissected. Cadavers were fixated in 10% formaldehyde. Dissection was based on the removal of the skin and superficial fascia, followed by removal of the remainders of connective tissue, and identification of the muscles and their respective bone attachments. After that, each muscle was removed and the attachment points were precisely marked on the bones with permanent markers of different colors (bones were macerated and cleaned beforehand) in the right antimeres of a female specimen (8576). Before bones were marked, they were photographed with a 18-MP Canon<sup>®</sup> camera model EOS Rebel T3i. The photographs in .JPG format were edited in the Adobe Illustrator CC<sup>®</sup> software for the contour and bone accidents to be reliably reproduced in schematic drawings. The painted areas in the bones of specimen 8576 were reproduced in schemes that enabled a reliable representation of the muscle insertion points. When there were variations between the muscles in these four specimens, the other animals were analyzed to determine which was the standard presentation or anatomical variation for the species. The muscles and anatomical accidents were named according to the ICVGAN (2012).

### **Muscle architecture**

The right thoracic limbs of nine dead *L. gymnocercus* frozen at -20°C immediately after collection were analysed for muscle architecture data. Initially, the specimens were thawed in a cold chamber at mean temperature equal to 2°C for about 48h, and body mass was assessed after complete thawing in an electronic digital scale with readability of  $\pm 0.1$  kg (Kruuse<sup>®</sup>). After that, the skin and superficial fascia of the cervical and thoracic regions and of the right thoracic limb were removed, exposing the musculature.

Muscles were dissected for individualization, and extrinsic muscles were released from their origins; vessels and nerves of the axillary region were transected to release the thoracic limb from the rest of the body. Each muscle was carefully removed from its bone attachment, and tendons were excised. A scale with readability of  $\pm 0.01$ g (Marte<sup>®</sup>) was used to assess the mass of the muscle belly. The length of the muscle belly was measured on a plane surface with a flexible tape (readability of  $\pm 1$  mm) and the pennation angle was estimated with a protractor (readability of  $\pm 2^\circ$ ). Only the small muscles that both originated and inserted on the bones of the hand did not have their architectural data determined, given the minuscule size of their fascicles, besides the absence of data for comparison with other species in the Carnivora order.

After muscles were removed, weighted and measured, they were immersed in 10% formaldehyde for 48h. Then, they were washed in saline solution and transferred to a container with 20% sulfuric acid for seven to ten days. The acid enabled the separation of muscle fascicles for the measurements, as reported by Sacks and Roy (1982), Delp et al. (2001), Shahar and Milgram (2005), and Perry et al. (2014). Then, the length of five fascicles of different regions of each muscle was measured with a flexible tape (readability of  $\pm 1$  mm), and arithmetic means were calculated. Payne et al. (2006) and Williams et al. (2008) defined a fascicle as a bundle of individual fibers that was large enough to be seen by the naked eye.

The physiologic cross-sectional area (PCSA) of each muscle was estimated with the following equation:

$PCSA = (m \cdot \cos \alpha) / p \cdot l$ , where  $m$  is the mass of the muscle belly in grams,  $\alpha$  is the pennation angle,  $p$  is muscle density, which is considered to be  $1.06 \text{ g.cm}^{-3}$  (Mendez and Keys, 1960), and  $l$  is the arithmetic mean of the length of the muscle fascicles.

The architectural index (AI) for each muscle was calculated as:

$AI = l / L$ , where  $L$  is the length of the muscle belly.

Comparisons of the architectural data between specimens of *L. gymnocercus* of different sizes and ages, and with other species in the Carnivora order available in the literature were enabled by the concept of geometric similarity for data standardization. This concept, explained by Alexander (2006) and adopted by several authors (Payne et al., 2006; Sharir et al., 2006; Michilsens et al., 2009; Moore et al., 2013; Rose et al., 2013; Webster et al., 2014; Cuff et al., 2016), determines that the mass of a structure is directly scaled with the body mass of an individual, the length with body mass<sup>1/3</sup>, and the areas with body mass<sup>2/3</sup>. Therefore, the mass of the muscles were calculated in relation to the body mass, the length of the fascicles with body mass<sup>1/3</sup>, and PCSA with body mass<sup>2/3</sup>.

After scaling, the architectural data of each muscle was compared by Student t test for independent samples between males ( $n = 5$ ) and females ( $n = 3$ ). The t test for paired samples was used to compare the masses of the muscles of the young male specimen (8589) ( $n = 1$ ) and the adult ones ( $n = 8$ ). In both comparisons,  $p < 0.05$  was adopted as the significance level.

For the comparative analysis of muscle masses, intrinsic muscles were classified in one of ten functional groups. In order to do that, the main action of the muscle was considered to be that exerted on its distal insertion tendon. Thus, a muscle such as

biceps brachii, that acts distally in the flexion of the elbow and proximally aiding in shoulder extension, was only placed in the elbow flexor group.

The following functional groups were determined: shoulder extensors (supraspinatus and coracobrachialis), shoulder flexors (infraspinatus, deltoideus, teres major, and teres minor), elbow extensors (anconeus, triceps brachii, and tensor fasciae antebrachii), elbow flexors (biceps brachii and brachialis), extensors of the carpus (extensor carpi radialis), flexors of carpus (flexor carpi radialis, flexor carpi ulnaris, and ulnaris lateralis), digit extensors (extensor digitorum communis, extensor digitorum lateralis, and abductor pollicis longus), digit flexors (flexor digitorum superficialis and flexor digitorum profundus), supinator (supinator and brachiorradialis) and pronator muscles (pronator teres and pronator quadratus). Although the subscapularis muscle may aid both shoulder extension and flexion, it was considered that its main function was medial stabilization of the shoulder and aiding the pectorales superficialis muscle in the adduction of the limb (Evans and De Lahunta, 2013). Therefore, the subscapularis muscle was not included in the functional groups listed above.

The mass of the muscles in each functional group was summed up, and the percentage of each group in the total mass of intrinsic muscles of the limb was calculated. This percentage calculation was performed for *L. gymnocercus* (n = 8) and for the *C. thous* (n=1) specimen in the present study; it was also calculated for other species in the Carnivora order based on literature data: the canids *Vulpes vulpes* (n = 5), *Urocyon cinereoargenteus* (n = 4), *Canis latrans* (n = 1) analyzed by Feeney (1999); mongrel domestic dogs (n = 4), as reported by Shahar and Milgram (2005), and Greyhound domestic dogs (n = 7) evaluated by Williams et al. (2008); the mustelids *Aonyx cinerea*, analyzed by Macalister (1870), *Martes pennanti* (n = 4), by Feeney (1999), *Taxidea taxus* (n = 6), by Moore et al. (2013) and *Galictis cuja* (n=2), by Ercoli

et al. (2014); the procyonid *Procyon lotor* (n = 2), by Feeney (1999); the hyaenid *Hyaena hyaena* (n = 1), by Spoor and Badoux (1986); the felids *Acinonyx jubatus* (n = 8) by Hudson et al. (2011); *Leopardus pardalis* (n = 1) by Julik et al. (2012); *Lynx lynx* (n = 4) by Viranta et al. (2016); *Felis nigripes* (n = 1), *Felis silvestres* (n = 1), *Caracal caracal* (n = 1), *Panthera uncia* (n = 1), *Panthera onca* (n = 1), *Panthera tigris* (n = 1), and *Panthera leo* (n = 1) by Cuff et al. (2016).

Data on the mass percentage of each functional group for each species were recorded in a spreadsheet. Based on this data, a cluster analysis was carried out using Ward's minimum variance method and Euclidean distances were calculated to plot a dendrogram. Discriminative analysis was also carried out based on three groups of species (canids, Musteloidea, and Feliformia) in order to assess if the mass percentage distribution in the functional muscular groups of *L. gymnocercus* was similar to that of other canids. Last, variance analysis (one-way ANOVA) complemented by Tukey test was used to compare the mass percentage of each functional group in the three groups of species cited above, considering  $p < 0.05$ . All analyses were carried out in BioEstat 5.3<sup>®</sup> software.

## RESULTS

### *Descriptive aspects*

The muscles identified in the dissection of the *L. gymnocercus* specimens were divided in extrinsic (tendon of origin outside the thoracic limb, and insertions on the bones of the limb) and intrinsic muscles (origin and insertion on the thoracic limb). Descriptive data on extrinsic muscles are summarized in Table 2, and on intrinsic muscles, in Table 3. The precise points of bone attachments of the muscles of the thoracic limb are shown in Figures 1-4.

Intraspecific variations were identified in the muscles rhomboideus capitis, serratus ventralis cervicis, extensor carpi radialis, extensor digiti I et II, lumbricales, flexor digiti I brevis, abductor digiti I brevis, and flexor digiti V.

The rhomboideus capitis muscle was inconstant in *L. gymnocercus* (Fig. 5). Between the 21 specimens dissected, it was absent in 11 individuals (52.4%), bilaterally present in seven (33.3%), and unilaterally present in three individuals (14.3%). Bilateral occurrence was more frequent in males (five of 13 individuals, 38.4%) than in females (two in eight specimens, 25%). In the three individuals that showed the muscle rhomboideus capitis unilaterally and in two that showed it bilaterally, the muscle was only a thin muscle strip. In two male specimens in which the muscle was absent, a thin muscle strip was observed bound to the cranial margin of the muscle serratus ventralis cervicis, which was more visible and detached the closer it was from the nuchal crest.

In one *L. gymnocercus* female specimen (8433), the muscle extensor carpi radialis showed three insertion tendons in both antimeres (Fig. 6). In this case, the tendon of the extensor carpi radialis brevis muscle was separated, with the two parts axially and abaxially inserted on the base of metacarpal III. In another male specimen (8533), the tendon of the extensor carpi radialis longus muscle discreetly bifurcated near the insertion on metacarpal II.

The muscle extensor digiti I et II of *L. gymnocercus* presented variations in insertion. In most cases, the insertion tendon was dorsally divided near the base of metacarpal III. The medial division was a delicate tendon to metacarpal I and the lateral division followed a distal path to join the tendon of the muscle extensor digitorum communis to digit II, near the axial face of the metacarpophalangeal joint. In the right antimeres of a male specimen (5274), a thin strip was observed also to digit III.

Three lumbricales muscles were observed in 19 (90.5%) of the specimens. However, there were only two lumbricales muscles in two females (8585 and 8586, 9.5%). Among the specific muscles of digit I (thumb), one female specimen (8433) did not show the flexor digiti I brevis, and one male (8590) did not show the abductor digiti I brevis. In two specimens (8586 and 8589), the flexor digiti V was not found. The flexor digitorum brevis was not seen in six specimens (28.6%).

### ***Muscle architecture***

Mean mass of the muscles of the thoracic limb in adult specimens ( $n = 8$ ) of *L. gymnocercus* was  $345.51 \pm 58.31\text{g}$ , corresponding to  $6.37 \pm 0.62\%$  of the body mass of the individuals. In females ( $n = 3$ ), mean mass was  $329.17 \pm 63.08\text{g}$ , and in males ( $n = 5$ ) it was  $355.31 \pm 60.34\text{g}$ , corresponding to  $6.25 \pm 0.68\%$  and  $6.45 \pm 0.65\%$  of the body mass, respectively. The percentage was not influenced by sex ( $p = 0.70$ ). The young specimen weighted  $2.2\text{Kg}$ , and the muscles of its right thoracic limb weighted  $120.95\text{g}$ , which represented only  $5.49\%$  of its body mass, demonstrating that the young specimen had proportionally less muscle mass in the limb than the average adult, with a significant difference ( $p = 0.04$ ). Therefore, the results presented and discussed here for *L. gymnocercus* desconsidered the data of the young specimen; only data on the eight adult individuals were used. However, the mass percentage distribution of each functional group was identical between the young and adult individuals ( $p = 1.00$ ).

The triceps brachii caput longus muscle was the muscle that showed the greatest mean mass ( $39.66 \pm 8.61\text{g}$ ), and the supinator had the smallest one ( $0.49 \pm 0.08\text{g}$ ) (Table 4). The muscle latissimus dorsi was the one that presented the longest fascicles, the cleidomastoideus muscle showed the greatest architectural index, and the subscapularis muscle had the greatest PCSA value (Fig. 7).

Mean values for architectural data that were scaled in relation to body mass of the specimens were used in the comparison between the sexes (Table 5). Considering  $p < 0.05$  as significant, the muscles anconeus, extensor digitorum lateralis, and ulnar lateralis showed masses that were significantly greater in males; the humeral head of the flexor digitorum profundus muscle presented fascicles that were, in average, shorter in males, and the omotransversarius muscles was shorter in females; the PCSA values of the muscles flexor carpi radialis, flexor carpi ulnaris caput humeralis, and tensor fasciae antebrachii were larger in males.

Comparative data between muscle mass percentage for each functional group in relation to the total muscle mass of the limb, considering only the intrinsic muscles and according to the species in the order Carnivora are shown in Table 6. In *L. gymnocercus*, the elbow extensor muscles formed the functional group with the greatest mass (40.47%). Mass percentage of some functional groups is greater in some groups of species, as evidenced by the analysis of variance (Table 7). For example, canids have significantly more mass in elbow extensors, whereas Musteloidea have greater mass in muscles involved in digit flexion and supination.

Cluster analysis evidenced a distinct pattern for each of the categories of species (canids, Musteloideas, and Feliformia), and enabled the confirmation that the data obtained for the *L. gymnocercus* specimens in the present study have similar distribution to that of other canids (Fig. 8).

Discriminatory analysis with the minimum variance method yielded a dendrogram that demonstrated that muscle mass percentage distribution in the functional groups is clearly associated with the phylogenetic proximity between the species (Fig. 9).

## DISCUSSION

### ***Descriptive and comparative aspects***

Anatomical position of the muscles in the thoracic limb of *L. gymnocercus* is very similar to that described for domestic dogs in textbooks (Clair, 1986; Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013). Therefore, in the descriptive analysis, the present discussion focused on those characteristics that had comparative, phylogenetic, and/or functional meaning for the order Carnivora. The intraspecific differences observed in the dissection procedures were emphasized. Muscles that were identical to those of domestic dogs or had little comparative importance were not discussed in detail.

The anatomical comparison of the muscles is a challenging task due to the variation in terminology. Older reports (Macalister, 1870; Windle, 1888; Windle and Parsons, 1897; Carlsson, 1905) employed a nomenclature that is very different from the current one. Even more recent studies that are rich in evolutionary and phylogenetical inferences, preserve part of this nomenclature (Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Ercoli et al., 2014). A large number of studies that have a more descriptive scope adopt the Nomina Anatomica Veterinaria that was current at that time (Barone, 1967; Leach, 1977; McClearn, 1985; Spoor and Badoux, 1986; Feeney, 1999; Concha et al., 2004; Santos et al., 2010; Hudson et al., 2011; Moore et al., 2013; Carvalho and Souza Junior, 2014; Silva et al., 2015; García et al., 2015; Viranta et al., 2016; Pereira et al., 2016). Therefore, the present study adopted the nomenclature recommended by the ICVGAN (2012), and results were compared based on the interpretation of descriptive texts and illustrations in studies of different times and emphases.

In spite of the large similarity in muscle anatomical position between *L. gymnocercus* and the domestic dog, some differences were observed: the muscle pectoralis profundus of *L. gymnocercus* showed three well-defined parts (Fig. 10); the insertion tendon of the triceps brachii muscle (common to the four heads) was divided

in two parts: a caudolateral one, containing the tendons for the long and lateral heads, and a medial one, including the tendons for the medial and accessory heads. The interflexorius muscle showed thin insertion tendons fused with those of the flexor digitorum superficialis muscle of digits II and III.

Intraspecific variations were found in several muscles of *L. gymnocercus* and are not new in Carnivora, such as *Ursus americanus*, in the *Viverridae* family (Windle and Parsons, 1897), *Leopardus pardalis* (Julik et al., 2012), and *Galictis cuja* (Ercoli et al., 2014). Fisher et al. (2009) identified a wide range of anatomical variations in *Ailurus fulgens*, and recommended the use of numerous samples to draw inferences on soft tissues.

### ***Extrinsic muscles***

The trapezius muscle of *L. gymnocercus* presented, invariably, a continuous fibrous band that was divided in two parts, a cervical and a thoracic one. In the domestic dog, this band is reported to be variable or, sometimes, absent (Sharir et al., 2006; Evans and De Lahunta, 2013). This band, called fibrous interval by Windle and Parsons (1897), was recognized in Carnivora, such as *Procyon lotor* (Windle and Parsons, 1897), *Vulpes vulpes* (Feeney, 1999), and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014). Ercoli et al. (2014) emphasized the need to investigate this anatomical characteristic, as it may have phylogenetic importance in the Carnivora order.

The muscle pectoralis profundus showed three parts: a main, cranial one, that originated from the manubrium to the penultimate sternbrae; a medium one, that originated from the penultimate sternbrae to the xiphoid process; and a caudal, smaller one, that originated from the xiphoid process to 1 cm caudal to it. In the domestic dog, only two parts are known: a main (deep) one, and a smaller one (superficial or abdominal) (Evans and De Lahunta, 2013). Carlsson (1905) also illustrated three parts

of the pectoralis profundus muscle in *Otocyon megalotis*. However, the medium part was larger. Spoor and Badoux (1986) and Fisher et al. (2009) reported three parts for the pectoralis profundus muscle, although with a small, band-shaped abdominal portion located deep to the caudal part in *Hyaena hyaena* and *A. fulgens*, respectively. Ercoli et al. (2014) speculated that the subdivision of pectoralis profundus in more parts in most of the Musteloidea and other Carnivora may be an adaptation to more complex and precise movements, whereas a more compact and less subdivided muscle is more useful for the strong propulsion needed in fast cursorial locomotion.

The majority of the specimens analyzed (52.4%) did not present the rhomboideus capitis muscle, whose function is to elevate the limb, cranially rotate the scapula and aid in the lateral movements of the neck during prey laceration. Among canids, it is described in *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargenteus* (Feeney, 1999), and the domestic dog (Evans and De Lahunta, 2013), always as a delicate structure. In *L. gymnocercus*, it seems to be disappearing with the loss of its main ancestral function, and meets the criteria for a vestigial structure (Senter and Moch, 2015). In fact, it is well-developed in species that have a hypercarnivore diet and carry out vigorous movements with the neck to lacerate the prey (Ercoli et al., 2014). Some mustelids, such as *Martes pennanti* and *G. cuja* develop a fourth rhomboid muscle, the rhomboideus profundus (Feeney, 1999; Ercoli et al., 2014).

The rhomboideus thoracis muscle of *L. gymnocercus* was found only up to the fourth or fifth thoracic vertebra, similar to the descriptions in domestic dogs (Evans and De Lahunta, 2013) and in the canids *C. latrans* and *U. cinereoargenteus*, but not in *V. vulpes*. In this latter species, it stretches more caudally (Feeney, 1999). As described for domestic carnivorans (Nickel et al., 1986) and *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986),

the separation between the muscles rhomboideus thoracis and cervicalis is not readily visible.

The muscle serratus ventralis cervicis in *L. gymnocercus* originated in the transversal processes from C4 to C7, forming four clear divisions. This origin is similar to that reported by some specimens of *Civettictis civetta*, *Genetta tigrina*, and *Eira barbara* by Windle and Parsons (1897). In the domestic dog, it may originate from C4 or C3 (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013) or even from C2 (Sharir et al., 2006) and yield five or six divisions. In Carnivora, such as *A. fulgens*, the origin is as cranial as the wing of the atlas (Fisher et al., 2009) and, in others, such as *L. lynx*, from C5 (Viranta et al., 2016). No reports were found in the literature on a thin strip originating in the serratus ventralis cervicis towards the nuchal crest observed in two specimens of *L. gymnocercus* that did not show the rhomboideus capitis muscle.

The cleidobrachialis muscle was inserted on the humerus, similar to other species in the suborder Caniformia. In the suborder Feliformia, insertion occurs on the forearm bones, proximally to the ulna (Windle, 1888; Windle and Parsons, 1897; Nickel et al., 1986; Fisher et al., 2009; Ercoli et al., 2014).

### ***Intrinsic muscles***

A divergence in nomenclature was identified for the coracobrachialis and articularis humeri muscles. The ICVGAN (2012) and authors of textbooks in veterinary anatomy (Clair, 1986; Nickel et al., 1986; Liebich et al., 2011) report that all domestic mammals have a coracobrachialis muscle that originates from a tendon on the coracoid process and inserts on the tuberositas teres major or distally to it. When the ICVGAN (2012) nomenclature is adopted, *L. gymnocercus* shows the coracobrachialis muscle that is described in all families of the Carnivora order, except for the viverrid *Genetta* sp. (Windle and Parsons, 1897) and some mustelids (Fisher et al., 2009). Thus, the presence

of the coracobrachialis muscle has been considered a trace of plesiomorphism in the Carnivora order (Ercoli et al., 2014).

The biceps brachii muscle of *L. gymnocercus* showed a single belly. Among Carnivora, only the families *Ailuridae*, *Ursidae*, and *Procyonidae* show species that have an additional short head in the biceps brachii muscle (Windle, 1888; Windle and Parsons, 1897; Fisher et al., 2009). Besides, in *L. gymnocercus* this muscle was inserted on two tendons, one in the radius and one in the ulna, similar to the descriptions in domestic dogs (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013), the canid *Chrysocyon brachyurus* (Pereira et al., 2016), and the procyonid *Nasua nasua* (Santos et al., 2010). However, Feeney (1999) referred to an insertion only on the ulna in the canids *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargenteus*, and on the radius in *M. pennanti* and *P. lotor*. The insertion on a single tendon in the radius was also described in the genus *Martes* (Leach, 1977), in *Taxidea taxus* (Moore et al., 2013), and domestic (Nickel et al., 1986) and wild felids such as *Panthera leo* (Barone, 1967), *Puma concolor* (Concha et al., 2004), and *L. pardalis* (Julik et al., 2012). In *L. lynx*, different from the other felids, the insertion was both on the radio and the ulna (Viranta et al., 2016). The insertion of the biceps brachii muscle on the ulna reflects its main function as an elbow flexor, whereas the insertion on the radius enables some degree of supination.

The triceps brachii muscle presented four heads, as described for domestic carnivorans in general (Clair, 1986; Nickel et al., 1986; Liebich et al., 2011), and for wild ones, such as *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986), *M. pennanti*, *P. lotor*, *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargenteus* (Feeney, 1999), *N. nasua* (Santos et al., 2010), and *C. brachyurus* (Pereira et al., 2016). The proximal subdivision of caput longum was considered to be an additional head by Windle and Parsons (1897), making it difficult to draw a comparison on the number of heads. Fisher et al. (2009) and

Viranta et al. (2016) describe five heads in *A. fulgens* and *L. lynx*, respectively. In these studies, the authors subdivide caput mediale in two parts. According to Ercoli et al. (2014), the presence of five heads, including a caput angulare that originates in the caudal angle of the scapula, is a characteristic of mustelids and mephitids.

The insertion tendon that is common to the four heads of the muscle triceps brachii was subdivided in a part composed by the tendons of the long and lateral heads and another, a medial one, composed by the tendons of the medial and accessory heads. This arrangement is similar to the one described in domestic felids (Nickel et al., 1986). In domestic dogs, though, the tendons of the long, lateral, and accessory heads form one division, and the tendon of the medial head, another one (Evans and De Lahunta, 2013).

The tensor fasciae antebrachii muscle of *L. gymnocercus* was extremely thin and, sometimes, very difficult to be isolated by dissection. This difficulty was reported in domestic felids (Nickel et al., 1986) and in *L. lynx* (Viranta et al., 2016). This muscle was reported to be small in wild canids, but strong and divided in two parts in the procyonid *P. lotor* and the mustelid *M. penananti* (Feeney, 1999), and absent in the mustelid *G. cuja* (Ercoli et al., 2014).

The muscle brachiorradialis was found bilaterally in 16 (76.2%) specimens, unilaterally in three (14.3%) and absent in two (9.5%) of the 21 individuals that were dissected. In one of the specimens, a male, insertion was on the medium third of the extensor carpi radialis. These results are similar to those previously reported on the fact that the brachiorradialis muscle tends to be reduced or absent in canids and hyaenids, and well-developed in the other families in the order Carnivora (Spoor and Badoux, 1986; Feeney, 1999; Souza Junior et al., 2015).

In domestic carnivores, the extensor carpi radialis muscle is reported to be composed by two other muscles: extensor carpi radialis longus (insertion on metacarpal

II) and extensor carpi radialis brevis (insertion on metacarpal III) (Nickel et al., 1986). According to Windle and Parsons (1897), the degree of separation or fusion of these portions is the comparative aspect to be observed. In domestic felids, this separation is clear, but it is only partial in domestic dogs (Clair, 1986; Nickel et al., 1986; ICVGAN, 2012). In *L. gymnocercus*, the two muscles are fused, as well as in *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargenteus* (Feeney, 1999). The separation in two parts was reported as evident in non-canids, such as *P. leo* (Barone, 1967), *M. pennanti* (Feeney, 1999), *P. lotor*, *N. nasua*, and *N. narica* (McClearn, 1985; Feeney, 1999), *P. concolor* (Concha et al., 2004), and *L. pardalis* (Julik et al., 2012). In *A. fulgens* (Fisher et al., 2009) and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014), some specimens showed the division starting in the origin of the muscle, and the separation only in the distal third. The tendency in specialized cursorial species is the fusion of bellies of intrinsic muscles, because the limb performs simpler movement.

In one female specimen, three insertion tendons were observed in the extensor carpi radialis muscle, and in a male, the insertion tendon of the long part was bifurcated near the insertion on metacarpal II. Variations in the insertion of this muscle besides these ones have been reported in Carnivora. Evans and De Lahunta (2013) showed the tendon of the extensor carpi radialis brevis muscle bifurcating in the domestic dog, with a more axial division fusing with the tendon of the extensor digitorum lateralis muscle to digit III. Windle and Parsons (1897) reported a subdivision of the extensor carpi radialis longus tendon with the more axial tendon, yielding a transversal link to the tendon of the brevis part.

The extensor digitorum communis muscle was inserted in the extensor process of the distal phalanges of digits II to V, and this pattern was observed in all species of the Carnivora order that have been described (Windle and Parsons, 1897; Leach, 1977;

McClearn, 1985; Clair, 1986; Spoor and Badoux, 1986; Nickel et al., 1986; Feeney, 1999; Concha et al., 2004; Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Evans and De Lahunta, 2013; Ercoli et al., 2014). The only exceptions were an herpestid dissected by Windle and Parsons (1897) that did not show the tendon to digit V, and six specimens of *L. lynx* analyzed by Viranta et al. (2016), which showed tendons for the five digits.

The extensor digitorum lateralis muscle of *L. gymnocercus* presented insertion tendons that joined the tendons of extensorum digitorum communis to digits III, IV, and V, at the level of the proximal phalange. This distribution is similar to most of the Carnivora (Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Leach, 1977; McClearn, 1985; Clair, 1986; Nickel et al., 1986; Feeney, 1999; Concha et al., 2004; Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Moore et al., 2013; Evans and De Lahunta, 2013; Ercoli et al., 2014). However, in specimens of *P. leo*, *Genetta genetta*, *Herpestes nepalensis*, *Proteles cristata*, *Hyaena crocuta* e *Canis aureus* (Windle and Parsons, 1897), *Ailuropoda melanoleuca* (Davis, 1964), and *H. hyaena* (Windle and Parsons, 1897; Spoor and Badoux, 1986), the tendons are inserted only on digits IV and V.

In *L. gymnocercus*, the tendons of the extensorum digitorum lateralis muscle were more delicate than those of the muscle extensorum digitorum communis. This finding corroborates the report by Feeney (1999) that showed that this difference is clear in canids, whereas in *M. pennanti* and *P. lotor*, the tendons may be equally strong. The mass ratio of the extensorum digitorum communis and extensorum digitorum lateralis muscle was about 2:1 in *L. gymnocercus*, similar to the findings in the canids *C. latrans*, *V. vulpes*, and *U. cinereoargenteus*; it is greater than in *M. pennanti* and *P. lotor* (Feeney, 1999). The extensor digitorum lateralis muscle may possibly be more developed in Musteloidea compared with canids, as the mustelids need more independent movements in each digit (Feeney, 1999). However, an association between

the need for more independent movement and the distribution of the insertion tendons to more digits is not clear.

The site of insertion of the supinator muscle in the radius of Carnivora is the characteristic that is most commonly analyzed in this muscle. In *L. gymnocercus*, it was inserted on the proximal third of the radius, reaching about 35% of the length of this bone, and confirming the findings of a previous report (Silva et al., 2015). This type of insertion was identical to the description by Feeney (1999) on other specialized cursorial canids, *V. vulpes* and *C. latrans* (34%), and by Silva et al. (2015), on *C. thous* (40%). In the canid *U. cinereoargenteus*, a tree climber, the muscle reaches almost half of the diaphysis of the radius (47%) (Feeney, 1999). In the domestic dog, it was described as reaching only the proximal fourth of the radius (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013). Therefore, the reach of this muscle may reflect a demand for external rotation of the hand in the different species. The demand is lesser in the domestic dog, intermediate in wild, specialized cursorial canids, and greater in the climber canid *U. cinereoargenteus*.

In non-canid Carnivora, the supinator was described as little developed and covering one third of the diaphyses in *H. hyaena* (Windle and Parsons, 1897; Spoor and Badoux, 1986), *Acinonyx jubatus* (Hudson et al., 2011); 40% of the diaphysis in *P. lotor* (Feeney, 1999); 42% of the diaphysis in *P. cancrivorus* (Silva et al., 2015); the proximal half of the diaphysis in *N. nasua* (Santos et al., 2010), *Meles* sp. (Windle and Parsons, 1897), *P. concolor* (Concha et al., 2004), *A. fulgens* (Fisher et al., 2009); two thirds in *P. leo* (Barone, 1967), *L. pardalis* (Julik et al., 2012), and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014); between two thirds and three fourths in *U. americanus* (Windle and Parsons, 1897); and three quarters in *Mustela putorius*, *Lutra lutra* (Windle and Parsons, 1897), *M. pennanti* (Feeney, 1999), *T. taxus* (Moore et al., 2013), and *L. lynx* (Viranta et al.,

2016). Therefore, the supinator muscle is more developed in non-canid Carnivora. Among these, it is still more developed in those species that use the thoracic limb to swim and capture larger prey. Although *A. jubatus* feeds on larger animals, the muscle does not seem to be extremely expressive due to the prioritization of movements on the sagittal plane for high speed.

The extensor digiti I et II muscle of *L. gymnocercus* showed variations in its insertion. However, the most common pattern was similar to that of the domestic dog (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013), *P. leo* (Barone, 1967), *A. fulgens* (Fisher et al., 2009), *L. pardalis* (Julik et al., 2012), and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014). One male *L. gymnocercus* showed a delicate tendinous contribution to the insertion on digit III, a variation considered occasional in the domestic dog (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013). In another female specimen, there were no defined insertion tendons, but an aponeurosis that was fused to the tendon of the extensor digitorum communis muscle. This variation was described in a *C. thous* specimen (García et al., 2015). Spoor and Badoux (1986) mentioned only the extensor digitorum II muscle in *H. hyaena*. Feeney (1999) reported the insertion on the distal phalange of the digit I, and fusion with the tendon of extensor digitorum communis muscle to digit II in *V. vulpes*, *U. cinereoargeneus*, *C. latrans*, *M. pennant*, and *P. lotor*. Concha et al. (2004) reported the insertion in the middle phalanges of digits I and II in *P. concolor*. Moore et al. (2013) showed the insertion on the proximal phalanges of digits I and II in *T. taxus*.

The insertion of the pronator teres muscle was also analyzed in different species of the order Carnivora. In *L. gymnocercus*, it covered 48% of the length of the radius, and was, therefore, located distally to the supinator muscle (Silva et al., 2015). In the other canid species, it is referred to as covering 37% of the length of the radius in *V.*

*vulpes* (Feeney, 1999); just proximal to the middle of the radius in *C. aureus* (Windle and Parsons, 1897) and domestic dogs (Evans and De Lahunta, 2013); covering exactly half of the radius in *Lycaon pictus* (Windle and Parsons, 1897) and *U. cinereoargenteus*; and covering 51% of the radius in *C. thous* (Silva et al., 2015).

Among non-canids, the pronator teres muscle was observed up to the proximal third of the radius in *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986); half of the radius in *Panthera tigris*, domestic felids, *P. cristata*, *G. genetta*, *Herpestes* sp., *C. civetta*, *H. striata*, *H. crocuta*, *M. putorius*, *Aonyx cinerea*, *Martes foina* (Windle and Parsons, 1897), *P. leo* (Barone, 1967), and *L. lynx* (Viranta et al., 2016); 55% of the radius in *P. lotor* (Feeney, 1999); 57% of the radius in *P. cancrivorus* (Silva et al., 2015); 86% of the radius in *M. pennanti* (Feeney, 1999); and distally on the radius in *N. narica*, *Potos flavus*, *U. americanus*, *Ursus arctos*, *E. barbara*, *Ictonyx striatus*, *Ictonyx libyca*, *M. meles*, *L. lutra* (Windle and Parsons, 1897), and *T. taxus* (Moore et al., 2013). It may be observed that the muscle is shorter in canids, a little more developed in felids, viverrids, and hyaenids, and very significant in ursids, procyonids, and mustelids. Therefore, the development of this muscle is associated with the need for hand rotation movements in the species.

The flexor carpi radialis muscle in *L. gymnocercus* was inserted on the palmar surface of the base of metacarpals II and III, the most common insertion in domestic (Clair, 1986; Nickel et al., 1986) and wild carnivorans (Windle and Parsons, 1897; Leach, 1977; McClearn, 1985; Feeney, 1999; Fisher et al., 2009; Santos et al., 2010; Julik et al., 2012; Evans and De Lahunta, 2013; Ercoli et al., 2014). However, there are descriptions of insertions on the styloid process of the ulna and the second carpal bone in an *A. jubatus* specimen; on the carpal intermedium-radial bone of *U. americanus* and metacarpals I and II in one *U. arctos* (Windle and Parsons, 1897); or only on metacarpal

II in one specimen of *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986), in specimens of *P. leo* (Barone, 1967), *P. concolor* (Concha et al., 2004), *T. taxus* (Moore et al., 2013), and *L. lynx* (Viranta et al., 2016).

The flexor digitorum superficialis muscle in *L. gymnocercus* was inserted in the middle phalanx of digits II and V, similar to the description in domestic dogs (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013) and other canids, such as *V. vulpes*, *C. latrans*, *U. cinereoargenteus* (Feeney, 1999). However, Windle and Parsons (1897), when referring to the flexor sublimis digitorum muscle, reported in one dog insertions only on digits II, III, and IV. Some authors called it the palmaris longus muscle and used the term flexor digitorum superficialis muscle for the interflexorius muscle (Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Ercoli et al., 2014). This difference in nomenclature makes it difficult for comparative aspects to be analyzed, as recognized by Ercoli et al. (2014). The ICVGAN (2012) does not mention the palmaris longus muscle; this nomenclature is adopted in human anatomy for a muscle that also originates in the medial epicondyle of the humerus, but is inserted on the retinaculum and palmar aponeurosis (Martini et al., 2009).

In non-canids, the insertion of the flexor digitorum superficialis muscle is more varied: on digits I to V in domestic felids (Nickel et al., 1986), *U. americanus* (Windle and Parsons, 1897), and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014); from I to IV in *P. concolor* (Concha et al., 2004) and *Nasua nasua* (Santos et al., 2010); from II to V in *P. leo* (Barone, 1967), *M. pennanti* (Leach, 1977; Feeney, 1999), *M. americana* (Leach, 1977), *P. lotor*, *N. nasua*, and *N. narica* (McClearn, 1985), *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986), *P. lotor* (Feeney, 1999), in *L. pardalis* (Julik et al., 2012) and in *L. lynx* (Viranta et al., 2016); from II to IV in several specimens of viverrids, herpestids, mustelids, procyonids, hyaenids, and one ailurid species (Windle and Parsons, 1897; Fisher et al.,

2009; Moore et al., 2013); only on digits III, IV, and V in *H. striata* (Windle and Parsons, 1897); and on digits III and IV in *Cryptocrota ferox*, *U. maritimus*, *M. meles*, and *L. lutra* (Windle and Parsons, 1897).

Although the flexor digitorum profundus muscle is strong and shows a complex architecture, with three heads (caputs umerale, ulnare, and radiale), and with caput umerale subdivided in three bellies, its anatomical position is relatively constant among domestic and wild carnivorans species, with insertion on the five digits (Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Leach, 1977; McClearn, 1985; Feeney, 1999; Concha et al., 2004; Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Moore et al., 2013; Ercoli et al., 2014; Viranta et al., 2016). Windle and Parsons (1897) and Spoor and Badoux (1986) reported that, in hyaenid specimens, the muscle is not inserted on digit I, as the distal phalange of this digit is vestigial (Senter and Moch, 2015).

The flexor carpi ulnaris muscle in Carnivora invariably presents two heads, the ulnar and the humeral. The comparative aspect observed is the degree of fusion or isolation of the heads. In *L. gymnocercus*, as well as in all other canids, domestic (Evans and De Lahunta, 2013) or wild that have been analyzed (*C. aureus*, *Lycaon pictus*, *Vulpes lagopus*, *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargeneus*), the two heads are completely separated, sharing only the insertion on the accessory carpal bone (Windle and Parsons, 1897; Feeney, 1999). However, specimens of other families have also shown this separation: the viverrids *C. civetta*, *C. ferox*, and *G. genetta*, the ursid *U. americanus*, and the mustelids *L. cinerea*, *M. meles* (Windle and Parsons, 1897), *P. lotor* (McClearn, 1985), and *M. pennanti* (Feeney, 1999).

The fusion of two muscle heads was described in domestic felids (Nickel et al., 1986), the wild felids *P. leo*, *P. tigris* (Windle and Parsons, 1897), *P. concolor* (Concha et al., 2004) and *L. pardalis* (Julik et al., 2012), the herpestid *H. nepalensis*, the

hyaenids *P. cristata* and *H. striata*, the procyonids *N. nasua*, *N. narica* (McClearn, 1985), and *P. flavus* (Windle and Parsons, 1897), the mustelids *L. lutra*, *M. putorius*, *I. libyca* (Windle and Parsons, 1897), *M. pennanti* and *M. americana* (Leach, 1977), and the ailurid *A. fulgens* (Fisher et al., 2009). Intraspecific variations related to the fusion or separation of the two heads are possible due to the divergence in the reports on *P. lotor*, by Windle and Parsons (1897) and Feeney (1999), on *M. pennanti* by Leach (1977) and Feeney (1999), and on the specimens *A. fulgens* dissected by Fisher et al. (2009). In some hyaenid species, the ulnar head was absent (Windle and Parsons, 1897). In one specimen of *H. cristata* (Windle and Parsons, 1897) and in three specimens of *G. cuja* (Ercoli et al., 2014) a distal insertion beyond the accessory carpal bone, in metacarpal V, was reported. In one *U. americanus* specimen, insertion was on the four main metacarpals (Windle and Parsons, 1897).

The pronator quadratus muscle was originated in the ulna and inserted on the radius, occupying the interosseous space throughout its extension. This reach of the muscle in *L. gymnocercus* is typical in canids (Feeney, 1999; Evans and De Lahunta, 2013) and hyaenids (Windle and Parsons, 1897; Spoor and Badoux, 1986). In felids, this muscle is described as attached to the distal half of the forearm (Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Julik et al., 2012; Viranta et al., 2016). In ursids (Windle and Parsons, 1897) and ailurid (Fisher et al., 2009), it is restricted to the distal third of the forearm, and it is variable in viverrids (Windle and Parsons, 1897). In procyonids, it is placed between the half and distal third of the forearm (Windle and Parsons, 1897) (Feeney, 1999). In mustelids, it tends to be placed on the distal third of the forearm (Leach, 1977; Feeney, 1999; Moore et al., 2013; Ercoli et al., 2014), although it covers the whole extension of the forearm in *M. putorius* (Windle and Parsons, 1897).

The interflexorius muscle in *L. gymnocercus* originated on the palmar surface of the flexor digitorum profundus caput humerale muscle and its thin insertion tendons were fused with the tendons of the flexor digitorum superficialis muscle to digits II and III. In the domestic dog, the most common pattern is the fusion of the tendons to digits III and IV and, occasionally, to digit II (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013). Feeney (1999) reported that the tendons to digits II, III, and IV are found in the canids *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargeneus*. In domestic felids (Nickel et al., 1986) and *L. pardalis* (Julik et al., 2012), it contributes with the tendons to digits II, III, and IV, and sometimes V in domestic cats. In *H. hyaena*, it is described as having two muscle bellies and tendons to digits II, III, and IV (Spoor and Badoux, 1986), similar to the mustelids *M. pennanti*, *M. americana*, (Leach, 1977), and *G. cuja* (Ercoli et al., 2014), the procyonid *P. lotor* (Feeney, 1999) and the ailurid *A. fulgens* (Fisher et al., 2009).

The flexor digitorum brevis muscle of *L. gymnocercus* was very delicate and adhered to the tendon of the flexor digitorum superficialis muscle to digit V, as described in the domestic dog (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013), and *C. thous* (Carvalho and Souza Junior, 2014). Its presence was not always identified in the dissections, and it was recognized in 15 of the 21 (71.4%) specimens that were dissected. In domestic felids, it joins the tendon of the flexor digitorum superficialis muscle to digits IV and V and, occasionally, to digit III (Nickel et al., 1986). For Windle and Parsons (1897), the muscle was constant in felids, procyonids, and viverrids, usually absent in mustelids, canids and ursids, and present in some hyaenids. Spoor and Badoux (1986) reported this muscle as similar to that of canids in *H. hyaena*, and Fisher et al. (2009) in *A. fulgens*. Julik et al. (2012) reported the action of the

muscle on digits IV and V in *L. pardalis*. Ercoli et al. (2014) reported that the muscle was absent in *G. cuja*, and considered it absent in all mustelids.

The number of lumbricales muscle is another comparative aspect observed on the palmar surface of Carnivora. In *L. gymnocercus*, three lumbricales muscle were found, except in two females that showed only two muscles. In the domestic dog, the most common pattern is three muscles (Nickel et al., 1986; Evans and De Lahunta, 2013), as described in other canids, such as *V. vulpes*, *C. latrans*, *U. cinereoargenteus* (Feeney, 1999), and *C. thous* (Carvalho and Souza Junior, 2014), one viverrid *C. civetta*, one hyaenid *P. cristata*, and the mustelids *L. lutra*, *L. cinerea*, *M. putorius* (Windle and Parsons, 1897). In one specimen of *H. striata* and another of *I. libyca*, two lumbricales muscles were found (Windle and Parsons, 1897). In *H. hyaena*, two muscle were also reported (Spoor and Badoux, 1986). The species in the Carnivora order in which four lumbricales muscles are described are domestic felids (Nickel et al., 1986), as well as *P. leo* (Barone, 1967) *L. pardalis* (Julik et al., 2012), *C. civetta*, *G. genetta*, *H. edwardsi*, *H. striata*, *H. crocuta*, *U. maritimus*, *U. americanus*, *P. lotor*, *Nasua* sp., *P. flavos*, *M. meles*, and *L. vulgaris* (Windle and Parsons, 1897), *M. pennanti* (Feeney, 1999), *G. cuja* (Ercoli et al., 2014), *A. fulgens* (Fisher et al., 2009). Based on these observations, it may be inferred that the lumbricales muscles are more numerous in species that are more dependent on their hands.

Four interosseous muscles were observed in *L. gymnocercus*, as well as in all species of the Carnivora order in which they were reported (Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Nickel et al., 1986; Feeney, 1999; Evans and De Lahunta, 2013; Carvalho and Souza Junior, 2014). Some authors describe five of them, as they used the term flexor brevis profundus for these muscles, and counted the flexor digiti I brevis muscle as part of them (Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Ercoli et al., 2014).

Among specific muscles to digit I (thumb), *L. gymnocercus* presented the same ones found in domestic carnivorans (Nickel et al., 1986). In a female specimen (8433), only the adductor and abductor muscles were found, and the flexor digiti I brevis was not observed. In a male (8590), the abductor digiti I brevis muscle was absent. The absence of this muscle was reported in a domestic dog by Windle and Parsons (1897). Among wild Carnivora, canids and felids usually show these three muscles (Windle and Parsons, 1897; Barone, 1967; Feeney, 1999; Viranta et al., 2016), although the abductor digiti I brevis muscle was not described in *L. pardalis* (Julik et al., 2012). In hyaenids, only a remainder of the adductor digiti I muscle was found (Spoor and Badoux, 1986). In the other families, the presence of three muscles is variable, and the most common pattern is the presence of the muscles abductor digiti I brevis and flexor digiti I brevis. The adductor digiti I muscle was inconstantly found by Windle and Parsons (1897).

Among the muscles that have isolate action on digit V, the muscles abductor digiti V, adductor digiti V, and flexor digiti V were found in *L. gymnocercus*. In two specimens, the flexor digiti V muscle was not found. These three muscles are found in all species in the order Carnivora that have been analyzed (Barone, 1967; Nickel et al., 1986; Fisher et al., 2009; Julik et al., 2012; Ercoli et al., 2014), except for *H. hyaena*, which does not have the flexor digiti V muscle (Spoor and Badoux, 1986). Feeney (1999) emphasized that the abductor digiti V is stronger in *M. pennanti* and *P. lotor* than in the canids *V. vulpes*, *C. latrans*, and *U. cinereoargenteus*. Among the canids, it is stronger in the later one, a climber.

### ***Muscle architecture***

If antimeric symmetry is assumed, it may be considered that muscles of the thoracic limbs represent 12.74% of the body mass in *L. gymnocercus*. This percentage was identical to the one found in the present study in *C. thous* (12.7%), but smaller than that

estimated by Williams et al. (2008) for Greyhound dogs (18.6%), Hudson et al. (2011) for *A. jubatus* (15.1%), Cuff et al. (2016) for *Felis nigripes* (18.5%), *L. pardalis* (14.4%), *P. tigris* (16.6%), *Caracal caracal* (16.2%), *Panthera onca* (16.1%), and *P. leo* (14.3%). However, it was greater than that estimated by Cuff et al. (2016) for *Felis silvestris* (7.1%), and *Panthera uncia* (11.4%).

Although the sum of the mass of thoracic limb muscles in male specimens of *L. gymnocercus* was, in average, greater than in females, this difference was not significant. The comparison between normalized architectural data (mass, mean fascicle length, and PCSA) also showed few muscles with significant differences between adult males and females. This finding is in agreement with the observation that the architecture of a given muscle is extremely consistent among individuals of the same species (Lieber and Fridén, 2000). The normalized value of PCSA was greater in carpal flexors in males, maybe because their action is related to propulsion and prey capture.

The comparison between the young specimen and adult ones showed that the ratios between the mass of functional groups were similar. On the other hand, it was estimated that, from four months of age to the adult phase, there is a mass gain of 16% in the thoracic limb in relation to body mass. This growth may be justified by the demand for long-distance foraging and prey capture when the offspring leaves the den and becomes independent (Lucherini and Luengos Vidal, 2008).

The long head of the triceps brachii muscle showed the greatest mass among all muscles (intrinsic and extrinsic) of the thoracic limb. This was also observed in mongrel dogs by Shahr and Milgram (2005), and in *A. jubatus* by Hudson et al. (2011). This muscle also shows the greatest mass among the intrinsic muscle in *A. cinerea* (Macalister, 1870), *H. hyaena* (Spoor and Badoux, 1986), Greyhound dogs (Williams et al., 2008), *G. cuja* (Ercoli et al., 2014), and in several felids (Julik et al., 2012; Cuff et

al., 2016). Compared with the other heads of the triceps brachii muscle, the long head seems to be more developed in canids than in other families (Feeney, 1999; Moore et al., 2013). The triceps brachii muscle is the most important one in elbow extension during high speed locomotion (Julik et al., 2012). The muscle is voluminous, shows great mass and high PCSA, with low architectural index, near 0.30. These architectural characteristics reflect a muscle that is able to generate great force, which was demonstrated to be crucial to stabilize the elbow and shoulder joints on the ground during the weight support phase of walking, trotting, and running (Goslow Jr. et al., 1981). Maintenance of the elbow extension in weight support phase seems to be essential to counteract the impact on the thoracic limb during maximum acceleration or running (Williams et al., 2008). Besides, the muscle is crucial in limb propulsion (Goslow Jr. et al., 1981).

Among the forelimb intrinsic muscles of *L. gymnocercus*, the greatest PCSA value was found in the subscapularis. Its great capacity to generate force is justified by its main function, which is medial stabilization of the glenohumeral joint, a spheroidal joint that does not have extracapsular ligaments (Evans and De Lahunta, 2013). Therefore, glenohumeral stability is ensured by the tendons of the muscles that have great PCSA, such as the subscapularis, infraspinatus, supraspinatus, and biceps brachii. Besides, these muscle aids in restricting the movements of the shoulder articulation on the sagittal plane in specialized cursorial species.

The flexor digitorum profundus muscle, especially its humeral head, was the muscle in the antebrachial region that showed the greatest capacity to generate force. This finding is similar to that in mongrel (Shahar and Milgram, 2005), Greyhound dogs (Williams et al., 2008), and *T. taxus* (Moore et al., 2013), and different from the

findings in *A. jubatus* (Hudson et al., 2011). In this species, the flexor digitorum superficialis muscle showed the greatest PCSA value in this region.

Among extrinsic muscles, the pectoralis profundus and latissimus dorsi showed the greatest mass and the highest architectural indices (0.51 and 0.63, respectively), similar to Greyhound dogs (Williams et al., 2008). This finding demonstrates that these muscles enable wide range of movement with fast contraction speed (Evans and De Lahunta, 2013). Both have an important role in limb retraction during change in gait. Particularly for the the pectoralis profundus muscle, it shows great PCSA compared with the other extrinsic muscles, with decisive action in the propulsion of fast cursorial species, as it was explained in Greyhound dogs (Williams et al., 2008).

The greatest PCSA value among the extrinsic muscles was observed for the serratus ventralis thoracis muscle (5.47 cm<sup>2</sup>). Together with a low to moderate architectural index (0.37), its architectural data indicate a strong muscle that is able to support the limb connected to the trunk during the weight support phase. In fact, Carrier et al. (2006) determined that the serratus ventralis thoracis muscle is the main antigravitational muscle in dogs, and its activity increased when mass were added to the trunk, and when the dogs ran downhill.

Although PCSA enables a very reasonable estimation on the force that the muscle is able to generate, few studies provide sufficient data for normalization and subsequent comparisons among species in the Carnivora order. The limitations in comparison are the lack of availability of data on extrinsic muscles (Moore et al., 2013), lack of knowledge on the body mass of the specimens (Shahar and Milgram, 2005; Hudson et al., 2011) or, less importantly, data restrict to a single specimen of each species (Cuff et al., 2016). In the present study, mean architectural data of *L. gymnocercus* was

presented both as raw value and normalized in relation to the body mass of the specimens, in order to make future comparative inferences easier.

Another unfavorable aspect is that the determination of PSCA may be influenced by several methodological interferences pointed out by Lieber and Fridén (2000). For example, the pennation angle may show a wide variation between the superficial and the deeper part of the muscle, although the impact of the pennation angle in PSCA calculation occurs only in the few cases in which the angle is greater than 30°.

If, on one hand, PSCA estimations are still scarce in Carnivora, determination of the mass of each muscle in the thoracic limb is performed since the 19<sup>th</sup> century (Macalister, 1870) and is available in studies of several species in this order, either in percentage (Feeney, 1999; Ercoli et al., 2014) or in absolute values (Macalister, 1870; Shahar and Milgram, 2005; Williams et al., 2008; Hudson et al., 2011; Julik et al., 2012; Moore et al., 2013; Cuff et al., 2016). In a way, mass is one of the variables that interfere in PSCA values, that is, in the ability of the muscle to generate force.

Therefore, in this study, mass percentage of ten functional muscle groups was compared to the total mass of the intrinsic muscles (the body mass is not always informed in the available reports) in 22 species in the order Carnivora. These ten functional groups were composed by muscles with both origin and insertion on the bones of the limb and acted specifically on the joints of the thoracic limb. This functional relevance, together with the limitation in data on extrinsic muscles for several species, determined the use of only intrinsic muscles in the calculations.

Initially, each species was placed in one of the three groups (canids, Musteloideas, or Feliformia), taking into account their phylogenetic proximity. After that, a cluster analysis was carried out, confirming the hypothesis that mass percentage distribution of

the functional groups of the thoracic limb in *L. gymnocercus* was similar to that of other canids.

The significant discriminatory characteristics ( $p < 0.05$ ) of canids, compared with specimens of the superfamily Musteloidea and suborder Feliformia, were: greater mass percentages in the group of elbow extensors and smaller in the group of elbow flexors, digit extensors, supinators, and pronators. These findings are in accordance with the concept that cursorial, fast locomotion tends to concentrate muscles proximally and prioritize movements in the sagittal plane (Ewer, 1973; Feeney, 1999; Kardong, 2011). Based on this premise, canids concentrate greater percentage of muscle mass proximally (82.1% of the mass of the intrinsic muscle act on the shoulder and elbow) than the Feliformia (76.5%) and musteloid (67.2%) specimens. On the other hand, the mass percentage of the distal muscles (that act on the carpus and digits, and perform hand rotation) correspond to 32.8% in Musteloidea, 23.5% in Feliformia specimens, and only 17.9% in canids, which is due to the fact that mustelids and procyonids demand more force and manual ability to swim, capture prey in water, and dig (Fabre et al., 2013).

The dendrogram generated in the cluster analysis evidenced that the muscle mass of the functional groups reproduced phylogenetic proximity among more than 20 species, and was even superposed to the functional aspect. The smaller Euclidean distances among species involved *C. latrans* and *C. familiaris*, and *L. gymnocercus* and *V. vulpes*, animals that are phylogenetically close, and perform similar movements. The greatest distance was observed between *T. taxus* and *A. jubatus*, two phylogenetically distant species, the former with fossorial habits and the second, with fast cursorial habits (Hunter, 2011).

The dendrogram showed proximity between canids, and Greyhound dogs were the one placed further, possibly because of the artificial selection for fast locomotion.

Canids were the most homogenous group of species in relation to the mass percentage of the muscles grouped by function. Mustelids also showed species grouping based on the similarity of muscle distribution. In spite of the differences in movement, the dendrogram showed mustelids near canids, which is in accordance with the phylogenetic proximity criterion, as both are part of the suborder Caniformia.

The members of the suborder Feliformia formed a third isolated group. Different from what was initially supposed, *H. hyaena*, a species whose limb use and external conformation are similar to canids, appeared close to felids. Again, grouping based on distribution of mass reflected phylogenetic proximity instead of superficial perception of limb conformation, as *H. hyaena* belongs to the suborder Feliformia.

Among the 22 species that were compared, the only case in which approximation based on the distribution of muscle mass percentage was different from phylogenetic expectations was for *P. lotor*. This species was grouped with felids, whereas in evolutionary terms, procyonids are closer to mustelids (Ewer, 1973). The explanation for this finding was that, compared with mustelids, *P. lotor* presented more mass in elbow and shoulder flexors and less in elbow and carpus extensors, making it closer to felids. In this specific case, the functional similarity, mainly in terms of climbing ability, places *P. lotor* closer to felids and further from most mustelids. Analysis of complete architectural data may aid in the understanding of the proximity of this species with felids.

Last, it may be concluded that *L. gymnocercus* has muscles in the thoracic limb adapted to fast cursorial locomotion that prioritizes movement in the sagittal plane instead of elaborate manual movements. Descriptive analysis enabled the identification of qualitative characteristics of *L. gymnocercus* that are repeated in canids. For example, the insertion of the cleidobrachialis muscle on the humerus, the single belly of biceps

brachii, the fusion of the parts of the extensor carpi radialis muscle, the proximal insertion of the supinator muscle, the insertion of the flexor digitorum superficialis muscle on digits II to V, the complete separation of the heads in flexor carpi ulnaris and the use of the whole interosseous space by the pronator quadratus muscle are characteristics that are conserved in canids. Based on the comparison of multivariate analyses, it may be suggested that, at least in relation to the mass of the muscles in the thoracic limb, phylogeny imposes limitations to morphofunctional characteristics, even in species that are subjected to similar ecological pressures. Data of other Carnivora families may more comprehensively validate this findings.

## LITERATURE CITED

- Alexander RM. 2006. Consequences of Size Differences. In: Alexander RM, editor. Principles of Animal Locomotion. Princeton University Press: Princeton. p 53–67.
- Andersson K, Werdelin L. 2003. The Evolution of Cursorial Carnivores in the Tertiary: Implications of Elbow-Joint Morphology. *Proc Biol Sci* 270:S163-5.
- Barone R. 1967. La Myologie Du Leon (*Panthera leo*). *Mammalia* 31:459–514.
- Carlsson A. 1905. Ist *Otocyon caffer* Die Ausgangsform Des Hundegeschlechts Oder Nicht? *Zool Jahrb Abt Syst Geogr Biol Tier* 22:717–754.
- Carrier DR, Deban SM, Fischbein T. 2006. Locomotor Function of the Pectoral Girdle ‘muscular Sling’ in Trotting Dogs. *J Exp Biol* 209:2224–2237.
- Carvalho NC, Souza Junior, P. 2014. Disposição Anatômica dos músculos digitais da mão em *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766). In: Anais do XLI Congresso Brasileiro de Medicina Veterinária. SOVERGS: Gramado.
- Clair LES. 1986. Músculos do Carnívoro. In: Getty R, editor. Anatomia dos Animais Domésticos. 5th ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro. p. 1416–1444.
- Concha I, Adaro L, Borroni C, Altamirano C. 2004. Consideraciones anatómicas sobre la musculatura intrínseca del miembro torácico del Puma (*Puma concolor*). *Int J Morphol* 22:121–125.
- Crespo JA. 1971. Ecología del Zorro Gris *Dusicion gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la provincia de La Pampa. *Rev Mus Argent Ci Nat Ecol* 5:147–205.
- Cuff AR, Sparkes EL, Randau M, Pierce SE, Kitchener AC, Goswami A, Hutchinson JR. 2016. The Scaling of Postcranial Muscles in Cats (Felidae) I: Forelimb, Cervical, and Thoracic Muscles. *J Anat* 229:128–141.
- Davis DD. 1964. The Giant Panda: A Morphological Study of Evolutionary Mechanisms. *Fieldiana Zool* 3:1–339.
- Delp SL, Suryanarayanan S, Murray WM, Uhler J, Triolo RJ. 2001. Architecture of the

- Rectus Abdominis, Quadratus Lumborum, and Erector Spinae. *J Biomech* 34:371–375.
- Depedrini JS, Campos RA. 2003. Systematic Study of the Brain Base Arteries in the Pampas Fox (*Dusicyon gymnocercus*). *Braz J Morphol Sci* 20:181–188.
- Depedrini JS, Campos RA. 2007. Systematization, Distribution and Territory of the Caudal Cerebral Artery on the Surface of the Brain in Pampas Foxes (*Pseudalopex gymnocercus*). *Braz J Morphol Sci* 24:126–136.
- Eizirik E, Murphy WJ, Koepfli KP, Johnson WE, Dragoo JW, Wayne RK, O'Brien SJ. 2010. Pattern and Timing of Diversification of the Mammalian Order Carnivora Inferred from Multiple Nuclear Gene Sequences. *Mol Phylogenet Evol* 56:49–63.
- Ercoli MD, Álvarez A, Stefanini MI, Busker F, Morales MM. 2014. Muscular Anatomy of the Forelimbs of the Lesser Grison (*Galictis cuja*) and a Functional and Phylogenetic Overview of Mustelidae and Other Caniformia. *J Mamm Evol* 22:57–91.
- Evans HE, DeLahunta A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*. 4th ed. Saunders Elsevier: St Louis.
- Ewer FG. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press: Ithaca.
- Fabre AC, Cornette R, Goswami A, Peigné S. 2015. Do Constraints Associated with the Locomotor Habitat Drive the Evolution of Forelimb Shape? A Case Study in Musteloid Carnivorans. *J Anat* 226:596–610.
- Fabre AC, Cornette R, Slater G, Argot C, Peigné S, Goswami A, Pouydebat E. 2013. Getting a Grip on the Evolution of Grasping in Musteloid Carnivorans: A Three-Dimensional Analysis of Forelimb Shape. *J Evol Biol* 26:1521–1535.
- Feeney S. 1999. Comparative Osteology, Myology and Locomotor Specializations of the Fore and Hind Limbs of the North American Foxes *Vulpes vulpes* and *Urocyon*

- cinereoargenteus*. Dissertation of Biology Department: University of Massachusetts Amherst.
- Fisher RE, Adrian B, Barton M, Holmgren J, Tang SY. 2009. The Phylogeny of the Red Panda (*Ailurus fulgens*): Evidence from the Forelimb. *J Anat* 215:611–635.
- García JFV, Pérez JSE, Buitrago CAS. 2015. Descripción Anatómica del Músculo Extensor del I y II Dedo de la Mano del Zorro Perruno (*Cerdocyon thous* Linnaeus, 1766). *Int J Morphol* 33:1455–1459.
- Goslow Jr. GE, Seehermanf HJ, Taylor CR, McCutchin MN, Heglund NC. 1981. Electrical Activity and Relative Length Changes of Dog Limb Muscles as a Function of Speed and Gait. *J Exp Biol* 94:15–42.
- Hudson PE, Corr SA, Payne-Davis RC, Clancy SN, Lane E, Wilson AM. 2011. Functional Anatomy of the Cheetah (*Acinonyx jubatus*) Forelimb. *J Anat* 218:375–385.
- Hunter L. 2011. *Carnivores of the World*. Princeton University Press: Princeton.
- International Committee on Veterinary Gross Anatomy Nomenclature. 2012. *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5th ed. Editorial Committee: Hannover.
- Iwaniuk AN, Pellis SM, Whishaw IQ. 1999. The Relationship between Forelimb Morphology and Behaviour in North American Carnivores (Carnivora). *Can J Zool* 77:1064–1074.
- Julik E, Zack S, Adrian B, Maredia S, Parsa A, Poole M, Starbuck A, Fisher RE. 2012. Functional Anatomy of the Forelimb Muscles of the Ocelot (*Leopardus pardalis*). *J Mamm Evol* 19:277–304.
- Kardong K. 2011. *Vertebrados: Anatomia Comparada, Função e Evolução*. 5th ed. Editora Roca: São Paulo.
- Leach D. The Forelimb Musculature of Marten (*Martes americana turton*) and Fishes

- (*Martes pennanti erxleben*). Can J Zool 55:31–41.
- Lieber RL, Fridén J. 2000. Functional and Clinical Significance of Skeletal Muscle Architecture. Muscle Nerve 23:1647–1666.
- Liebich HG, Maierl J, König HE. 2011. Membros Torácicos ou Anteriores (Membra Thoracica). In: König HE, Liebich HG editors. Anatomia dos Animais Domésticos. Artmed: Porto Alegre. p 165–234.
- Lorenção CJ, Zimpel AV, Novakoski E, Silva AA, Martinez-Pereira MA. 2016. Comparison of the Lumbosacral Nerves Formation in Pampas Fox (*Pseudalopex gymnocercus*) and Crab-Eating-Fox (*Cerdocyon thous*) in Relationship to Plexus Models in Dogs. Anat Rec 299:361–369.
- Lucherini M, Luengos Vidal EM. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). Mamm Species 820:1–9.
- Luengos Vidal EM, Sillero-Zubiri C, Marino J, Casanave EB, Lucherini M. Spatial Organization of the Pampas Fox in a Grassland Relict of Central Argentina: A Flexible System. J Zool 287:133–141.
- Macalister A. 1870. On the Anatomy of *Aonyx*. Proc R Irish Acad Sci 1:539–547.
- Martini FH, Timmons MJ, Tallitsch RB. 2009. Anatomia Humana. Artmed: Porto Alegre.
- McClearn D. Anatomy of Raccoon (*Procyon lotor*) and Coati (*Nasua narica* and *N. nasua*) Forearm and Leg Muscles: Relations between Fiber Length, Moment-Arm Length, and Joint-Angle Excursion. J Morphol 183:87–115.
- Meachen-Samuels J, Van Valkenburgh B. 2009. Forelimb Indicators of Prey-Size Preference in the Felidae. J Morphol 270:729–744.
- Meloro C, Elton S, Louys J, Bishop LC, Ditchfield P. Cats in the Forest: Predicting Habitat Adaptations from Humerus Morphometry in Extant and Fossil Felidae

- (Carnivora). *Paleobiology* 39:323–344.
- Mendez J, Keys A. 1960. Density and Composition of Mammalian Muscle. 9:184–188.
- Michilsens F, Vereecke EE, D'Août K, Aerts P. 2009. Functional Anatomy of the Gibbon Forelimb: Adaptations to a Brachiating Lifestyle. *J Anat* 215:335–354.
- Moore AL, Budny JE, Russell AP, Butcher MT. 2013. Architectural Specialization of the Intrinsic Thoracic Limb Musculature of the American Badger (*Taxidea taxus*). *J Morphol* 274:35–48.
- Nickel R, Schummer A, Seiferle E, Frewein J, Wilkens H, Wille KH. 1986. The Locomotor System of the Domestic Mammals, 5th ed. Verlag Paul Parey: Berlin.
- Payne RC, Crompton RH, Isler K, Savage R, Vereecke EE, Günther MM, Thorpe SKS, Aôut KD. 2006. Morphological Analysis of the Hindlimb in Apes and Humans. I. Muscle Architecture. *J Anat* 208:709–724.
- Pereira SG, Santos ALQ, Borges DCS, Queiroz PRR, Silva JOR. 2016. Anatomia Óssea e Muscular da Escápula e Braço do *Chrysocyon brachyurus* (CARNIVORA, CANIDAE). *Ci Anim Bras* 17:622–632.
- Perry JMG, Macneill KE, Heckler AL, Rakotoarisoa G, Hartstone-Rose A. 2014. Anatomy and Adaptations of the Chewing Muscles in Daubentonia (Lemuriformes). *Anat Rec* 316:308–316.
- Queirolo D, Kasper CB, Beisiegel BM. 2013. Avaliação do risco de extinção do graxaim-do-campo *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814) no Brasil. *Biodiv Bras* 3:172–178.
- Rose JA, Sandefur M, Huskey S, Demler JL, Butcher MT. 2013. Muscle Architecture and out-Force Potential of the Thoracic Limb in the Eastern Mole (*Scalopus aquaticus*). *J Morphol* 274:1277–1287.
- Sacks RD, Roy RR. 1982. Architecture of the Hind Limb of Muscles of Cats:

- Functional Significance. *J Morphol* 173:185–195.
- Santos AC, Bertassoli BM, Oliveira VC, Carvalho AF, Rosa RA, Mançaneres CAF. Morfologia dos Músculos do Ombro, Braço e Antebraço do Quati (*Nasua nasua* Linnaeus, 1758). *Biotemas* 23:167–173.
- Senter P, Moch JGA. 2015. Critical Survey of Vestigial Structures in the Postcranial Skeletons of Extant Mammals. *PeerJ* 3:e1439.
- Shahar R, Milgram J. 2005. Morphometric and Anatomic Study of the Forelimb of the Dog. *J Morphol* 263:107–117.
- Sharir A, Milgram J, Shahar R. Structural and Functional Anatomy of the Neck Musculature of the Dog (*Canis familiaris*). *J Anat* 208:331–335.
- Silva MFM, Souza WV, Almada RMF, Carvalho AD, Souza Junior P. 2015. Anatomía Comparada de Los Músculos Supinador y Pronador Redondo de Tres Especies Carnívoras Silvestres. *Rev Arg Anat Online* 6.
- Souza Junior P, Mattos K, Carvalho NC, Santos ALQ. 2014. Topografia da Intumescência Lombar e do Cone Medular em *Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814). *Rev Bras Ci Vet* 21:173–177.
- Souza Junior P, Santos LMRP, Nogueira DMP, Abidu-Figueiredo M, Santos ALQ. 2015. Occurrence and Morphometrics of the Brachioradialis Muscle in Wild Carnivorans (Carnivora: Caniformia, Feliformia). *Zoologia* 32:23–32.
- Souza Junior P, Cruz NC, Mattos K, Abidu-Figueiredo M, Santos ALQ. 2016. Brachial Plexus in the Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): A Descriptive and Comparative Analysis. *Anat Rec* doi:10.1002/ar.23509
- Spoor CF, Badoux DM. 1986. Descriptive and Functional Myology of the Neck and Forelimb of the Striped Hyena (*Hyaena hyaena*, L. 1758). *Anat Anz* 161:375–387.
- Tchaicka L, Freitas TRO, Bager A, Vidal SL, Lucherini M, Iriarte A, Novaro A, Geffen

- E, Garcez FS, Johnson WE, Wayne RK, Eizirik, E. 2016. Molecular Assessment of the Phylogeny and Biogeography of a Recently Diversified Endemic Group of South American Canids (Mammalia: Carnivora: Canidae). *Genet Mol Biol* 39:442–451.
- Viranta S, Lommi H, Holmala K, Laakkonen J. 2016. Musculoskeletal Anatomy of the Eurasian Lynx, *Lynx lynx* (Carnivora: Felidae) Forelimb: Adaptations to Capture Large Prey? *J Morphol* 277:753–765.
- Ward S, Eng C, Smallwood L, Lieber R. 2009. Are Current Measurements of Lower Extremity Muscle Architecture Accurate? *Clin Orthop Relat Res* 467:1074–1082.
- Webster EL, Hudson PE, Channon SB. 2014. Comparative Functional Anatomy of the Epaxial Musculature of Dogs (*Canis familiaris*) Bred for Sprinting vs. Fighting. *J Anat* 225:317–327.
- Williams SB, Wilson AM, Daynes J, Peckham K, Payne RC. 2008. Functional Anatomy and Muscle Moment Arms of the Thoracic Limb of an Elite Sprinting Athlete: The Racing Greyhound (*Canis familiaris*). *J Anat* 213:373–382.
- Windle B. Notes on the Limb Myology of Procyon Canrivorus and of the Ursidae. *J Anat Physiol* 23:81–89.
- Windle B, Parsons F. 1897. On the Myology of the Terrestrial Carnivora. Part I: Muscles of the Head, Neck, and Fore-Limb. *Proc Zool Soc London* 65:370–409.

## TABLES

Table 1. Specimens of *L. gymnocercus* analysed in this study

Register number	Sex	Reason	Body mass (kg)	Preservation	Site (City)
5134	F	Check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
5261	M	Check variations	-	Formaldehyde	São Francisco de Assis
5269	M	Check variations	-	Formaldehyde	São Gabriel
5274	M	Anatomical description & check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
5603	M	Check variations	-	Formaldehyde	Barra do Quaraí
8414	M	Anatomical description & check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
8433	F	Anatomical description & check variations	-	Formaldehyde	Dilermando de Aguiar
8434	F	Check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
8501	M	Check variations	-	Formaldehyde	Alegrete
8519	F	Anatomical description & check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
8532	F	Check variations	-	Formaldehyde	Uruguaiiana
8533	F	Check variations	-	Formaldehyde	São Gabriel
8576	F	Representation of muscle attachments	-	Dry bones	Uruguaiiana
8582	F	Muscle architecture	5.7	Freezing (-20°C)	Uruguaiiana
8583	M	Muscle architecture	5.5	Freezing (-20°C)	Itaqui
8584	M	Muscle architecture	5.9	Freezing (-20°C)	São Gabriel
8585	F	Muscle architecture	4.9	Freezing (-20°C)	Alegrete
8586	F	Muscle architecture	5.1	Freezing (-20°C)	Uruguaiiana
8587	M	Muscle architecture	4.4	Freezing (-20°C)	Uruguaiiana
8588	M	Muscle architecture	5.4	Freezing (-20°C)	Santiago
8589	M	Muscle architecture	2.2	Freezing (-20°C)	Uruguaiiana
8590	M	Muscle architecture	6.3	Freezing (-20°C)	Vila Nova do Sul

Table 2. Origin, insertion, and action of forelimb extrinsic muscles of *L. gymnocercus*

<b>Muscle</b>	<b>Abbrev.</b>	<b>Origin</b>	<b>Insertion</b>	<b>Main action</b>
<i>Cleidocervicalis</i>	CLC	Fibrous raphe of the cranial end of the neck	Intersectio clavicularis	Protract the limb
<i>Cleidomastoideus</i>	CLM	Mastoid process of temporal bone	Intersectio clavicularis	Protract the limb
<i>Cleidobrachialis</i>	CLB	Intersectio clavicularis	Distal third of the cranial surface of the humerus	Protract the limb
<i>Latissimus dorsi</i>	LTD	Muscle attachment from T5 to T8, and in thoracolumbar fascia from T9 to L3	Tuberositas teres major	Retract the limb and flex the shoulder joint
<i>Omotransversarius</i>	OMT	Ventral aspect of wing of atlas	Acromion and supra-hamate process	Protract the limb
<i>Pectoralis descendens</i>	PCD	First sternebrae	From the crista tuberculi majoris to the middle third of humeral diaphysis	Adduct the limb; stability
<i>Pectoralis transversus</i>	PCT	First three sternebrae	From the middle to the distal third of the humeral diaphysis	Adduct the limb; stability
<i>Pectoralis profundus</i>	PCP	From all sternebrae and deep fascia over xiphoid and cranial abdominal regions	Medial face of the tuberculum majus	Adduct the limb, retract the limb caudally, flex the shoulder joint
<i>Rhomboideus capitis</i>	RHCa	Nuchal crest (inconstant)	Fusion to the middle third of the cervical part	Elevate the limb
<i>Rhomboideus cervicis</i>	RHC	Median raphe from l C2 to T3	Dorsal margin and angulus cranialis of the scapula	Elevate and protract the limb
<i>Rhomboideus thoracis</i>	RHT	Spinous process of T4 and T5	Dorsal margin and angulus caudalis of the scapula	Elevate and retract the limb
<i>Serratus ventralis cervicis</i>	SVC	Transverse processes of C4 to C7	Facies serrata	Stability of the limb in relation to the trunk; protract the limb
<i>Serratus ventralis thoracis</i>	SVT	Medium third of the 8 <sup>th</sup> or 9 <sup>th</sup> first ribs	Facies serrata	Stability of the limb in relation to the trunk; Retract the limb
<i>Trapezius Pars cervicalis</i>	TPC	Median raphe from C4 to C8	Spina scapulae	Elevate, protract and abduct the limb
<i>Trapezius Pars thoracica</i>	TPT	Median raphe from T1 to T9	Spina scapulae	Elevate, retract and abduct the limb

Table 3. Origin, insertion and action of forelimb intrinsic musculature of *L. gymnocercus*

Muscle	Abbrev.	Origin	Insertion	Main action
<i>Coracobrachialis</i>	CRB	Coracoid process	Processus coracoideus	Extension of shoulder
<i>Deltoideus p. scapularis</i>	DLS	Caudal surface of scapular spine	Tuberositas deltoidea	Flexion of shoulder
<i>Deltoideus p. acromialis</i>	DLA	Acromion	Tuberositas deltoidea and distally to medium third of humerus	Flexion of shoulder
<i>Infraspinatus</i>	INS	Borders of infraspinous fossa	Caudodistally on tuberculum majus	Flexion of shoulder
<i>Subscapularis</i>	SBS	Cranial and caudal limits of medial face of the scapula	Proximal margin of tuberculum minus	Adduction of shoulder
<i>Supraspinatus</i>	SPS	Borders of supraspinous fossa	Tuberculum majus	Extension of shoulder
<i>Teres major</i>	TMJ	Caudal angle and dorsal third of the scapula	Teres major tuberosity	Flexion of shoulder
<i>Teres minor</i>	TMI	Ventral third of caudal margin of the scapula	Distally to tuberculum majus	Flexion of shoulder
<i>Biceps brachii</i>	BBR	Supraglenoid tuberosity	Proximal third of radius and distally to medial coronoid process of ulna	Flexion of elbow and extension of shoulder
<i>Brachialis</i>	BRC	Caudolaterally in proximal third of humerus	Distally to medial coronoid process of ulna	Flexion of elbow
<i>Triceps brachii caput longum</i>	TBLo	Caudal margin of scapula	Proximal tip and caudal surface of olecranon tuber	Extension of elbow and flexion of shoulder
<i>Triceps brachii caput laterale</i>	TBLa	Tricipital line of humerus	Lateral elevation of olecranon tuber	Extension of elbow
<i>Triceps brachii caput mediale</i>	TBM	Proximally to tuberositas teres major on the proximal humeral medial surface	Medial elevation of olecranon tuber	Extension of elbow
<i>Triceps brachii caput accessorium</i>	TBA	Proximal caudal part of the neck of the humerus	Medial elevation of olecranon tuber	Extension of elbow
<i>Anconeus</i>	ANC	Lateral epicondilar crest and olecrani fossae	Lateral surface of olecranon	Extension of elbow
<i>Tensor fasciae antebrachii</i>	TFA	From aponeurosis with latissimus dorsi in the axillary region	Antebrachial fascia	Extension of elbow and tensioning of antebrachial fascia
<i>Brachioradialis</i>	BRR	Lateral supracondylar crest of humerus	Medial styloid process of humerus	Supination
<i>Extensor carpi radialis</i>	ECR	Lateral supracondylar crest of humerus	Tuberosity of metacarpals II and III	Extension of carpal joint
<i>Extensor digitorum</i>	EDC	Lateral epicondyle of	Processus extensorius	Extension of four

<i>communis</i>		humerus	of distal phalanx of digits II-V	main digits
<i>Extensor digitorum lateralis</i>	EDL	Lateral epicondyle of humerus	Processus extensorius of distal phalanx of digits (III)IV-V	Extension of two or three lateral digits
<i>Ulnaris lateralis</i>	UNL	Lateral epicondyle of humerus	Laterally on the base of metacarpal V	Flexion of carpal joint
<i>Supinator</i>	SUP	Lateral epicondyle of humerus	Cranial and medial surfaces of proximal radius	Supination
<i>Extensor digiti I et II</i>	EDI-EDII	Lateral distal half of ulna	Head of the metacarpal I and tendon of extensor digitorum communis to digit II	Extension of digits I and II
<i>Abductor digiti I longus</i>	ABIL	Lateral surface of radius and ulna	Base of metacarpal I	Extension and abduction of digit I
<i>Pronator teres</i>	PRT	Medial epicondyle of humerus	Middle third of the cranial surface of radial diaphysis	Pronation
<i>Flexor carpi radialis</i>	FCR	Medial epicondyle of humerus	Palmar surface of base of metacarpals II and III	Flexion of carpal joint
<i>Flexor digitorum superficialis</i>	FDS	Medial epicondyle of humerus	Palmar surface of base of middle phalanx	Flexion of digits II-V
<i>Flexor carpi ulnaris caput humerale</i>	FCUH	Medial epicondyle of humerus	Accessory carpal bone	Flexion of carpus
<i>Flexor carpi ulnaris caput ulnare</i>	FCUU	Caudal margin of proximal third of ulna	Accessory carpal bone	Flexion of carpus
<i>Flexor digitorum profundus caput humerale</i>	FDPH	Medial epicondyle of humerus	Flexor tubercle of the distal phalanx of the digits I-V	Flexion of digits I-V
<i>Flexor digitorum profundus caput radiale</i>	FDPR	Proximal second quarter of craniomedial surface of radius	Flexor tubercle of distal phalanx of the digits I-V	Flexion of digits I-V
<i>Flexor digitorum profundus caput ulnare</i>	FDPU	Caudal surface of ulna, distally from olecranon to medium third of ulna	Flexor tubercle of distal phalanx of digits I-V	Flexion of digits I-V
<i>Pronator quadratus</i>	PRQ	Medial surface of body of ulna	Medial surface of body of radius	Pronation
<i>Interflexorius</i>	IFL	From humeral head of m. flexor digitorum profundus	Fusion with tendons of m. flexor digitorum superficialis to digits II and III.	Flexion of digits II and III
<i>Flexor digitorum brevis</i>	FDB	From tendon of m. flexor digitorum superficialis to digit V	Proximal phalanx of digit V	Flexion of digit V
<i>Lumbricales</i>	LMB	Aponeurosis of tendons of m. flexor digitorum profundus	Proximal phalanx of digits III, IV and V	Flexion of digit III-V
<i>Interosseous I, II, III and IV</i>	INT	Basis of metacarpals II-V	Proximal sesamoids and proximal phalanx of digits II-V	Flexion of digits II-V

<i>Abductor digiti I brevis</i>	ABIB	Flexor retinaculum	Fusion with the tendon of abductor digiti I longus	Abduction of digit I
<i>Flexor digiti I brevis</i>	FDB	Radiate carpal ligament	Proximal sesamoid of digit I	Flexion of digit I
<i>Adductor digiti I</i>	ADI	Flexor retinaculum	Proximal phalanx of digit I	Adduction of digit I
<i>Abductor digiti V</i>	ABV	Accessory carpal bone	Proximal phalanx of digit V	Abduction of digit V
<i>Flexor digiti V</i>	FDV	From ligament of accessory carpal bone to metacarpal IV	Fusion with tendon of m. abductor digiti V	Flexion of digit V
<i>Adductor digiti V</i>	ADV	Radiate carpal ligament	Medial surface of metacarpal V	Adduction of digit V
<i>Adductor digit II</i>	ADII	Radiate carpal ligament	Axial surface of base of proximal phalanx of digit II	Adduction of digit II

---

Table 4. Arithmetic means and respective standard deviations of mass (M), mean fascicle length (Mfasc), physiological cross-sectional area (PCSA), and architectural indexes (AI) of the muscles of the thoracic limb in adult specimens of *L. gymnocercus* (n=8), according to sex.

Muscle	All individuals (n=8)				Males (n=5)				Females (n=3)			
	M (g)	Mfasc (cm)	PCSA (cm <sup>2</sup> )	AI	M (g)	Mfasc (cm)	PCSA (cm <sup>2</sup> )	AI	M (g)	Mfasc (cm)	PCSA (cm <sup>2</sup> )	AI
<b>ABIL</b>	1.00±0.13	0.71±0.19	1.38±0.45	0.08±0.03	0.97±0.09	0.73±0.24	1.33±0.51	0.08±0.03	1.04±0.18	0.68±0.11	1.46±0.43	0.07±0.01
<b>ANC</b>	1.65±0.47	1.67±0.52	0.91±0.35	0.34±0.14	1.89±0.31	1.68±0.61	1.04±0.39	0.30±0.16	1.25±0.45	1.64±0.45	0.70±0.13	0.40±0.12
<b>BBR</b>	7.15±1.36	1.55±0.42	4.45±1.40	0.16±0.04	7.42±1.41	1.46±0.52	4.98±1.49	0.15±0.05	6.71±1.42	1.71±0.08	3.57±0.73	0.18±0.02
<b>BRC</b>	4.29±0.74	3.49±0.77	1.17±0.32	0.33±0.07	4.48±0.56	3.59±0.90	1.20±0.41	0.34±0.08	3.96±1.03	3.31±0.63	1.11±0.16	0.31±0.04
<b>CLB</b>	5.35±1.62	6.83±0.74	0.74±0.21	0.64±0.08	5.38±1.41	6.96±0.63	0.74±0.20	0.67±0.09	5.30±2.27	6.62±1.02	0.75±0.28	0.59±0.02
<b>CLCe</b>	6.51±2.18	12.11±1.63	0.51±0.19	0.76±0.11	6.30±2.32	12.83±1.63	0.46±0.14	0.78±0.12	6.84±2.38	10.92±0.76	0.60±0.25	0.73±0.10
<b>CLM</b>	6.46±1.55	12.80±1.57	0.49±0.15	0.79±0.05	6.63±1.35	13.26±1.86	0.48±0.14	0.81±0.06	6.16±2.13	12.03±0.52	0.49±0.19	0.77±0.01
<b>CRB</b>	0.78±0.19	0.90±0.23	0.87±0.33	0.24±0.10	0.82±0.22	0.94±0.24	0.88±0.42	0.24±0.11	0.72±0.11	0.82±0.25	0.85±0.17	0.23±0.10
<b>DLA</b>	3.20±0.81	1.41±0.27	2.11±0.34	0.27±0.05	3.27±0.71	1.40±0.29	2.16±0.32	0.26±0.05	3.07±1.11	1.41±0.31	2.01±0.42	0.28±0.05
<b>DLS</b>	4.82±1.24	3.57±0.76	1.30±0.40	0.45±0.11	4.84±1.31	3.44±0.82	1.35±0.40	0.41±0.09	4.79±1.39	3.77±0.75	1.23±0.48	0.51±0.14
<b>ECR</b>	5.33±1.06	2.33±0.43	2.15±0.50	0.26±0.06	5.66±0.88	2.18±0.36	2.41±0.42	0.24±0.06	4.79±1.28	2.58±0.49	1.71±0.23	0.28±0.08
<b>EDC</b>	1.98±0.37	1.39±0.37	1.38±0.33	0.18±0.05	2.05±0.36	1.46±0.28	1.35±0.37	0.18±0.03	1.87±0.42	1.28±0.53	1.43±0.30	0.18±0.08
<b>EDL</b>	0.92±0.28	1.22±0.21	0.75±0.34	0.16±0.05	1.04±0.26	1.14±0.20	0.89±0.34	0.14±0.03	0.71±0.16	1.35±0.17	0.51±0.18	0.19±0.07
<b>FCR</b>	1.19±0.25	1.12±0.20	1.00±0.20	0.19±0.04	1.18±0.32	1.08±0.15	1.01±0.23	0.17±0.01	1.21±0.11	1.17±0.30	0.99±0.17	0.21±0.07
<b>FCUH</b>	2.70±0.41	1.03±0.23	2.54±0.57	0.09±0.02	2.90±0.32	0.95±0.17	2.88±0.24	0.08±0.01	2.36±0.31	1.16±0.29	1.97±0.52	0.11±0.03
<b>FCUU</b>	0.89±0.20	0.93±0.25	0.91±0.24	0.14±0.03	0.89±0.25	0.86±0.25	0.98±0.28	0.13±0.04	0.89±0.08	1.06±0.23	0.80±0.14	0.16±0.03
<b>FDPH</b>	8.73±1.08	1.44±0.31	5.65±1.60	0.12±0.04	8.76±1.34	1.24±0.13	6.30±1.70	0.10±0.01	8.69±0.71	1.77±0.22	4.56±0.65	0.16±0.03
<b>FDPR</b>	0.50±0.19	1.26±0.44	0.41±0.21	0.19±0.08	0.55±0.23	1.04±0.28	0.51±0.21	0.15±0.05	0.43±0.11	1.61±0.47	0.25±0.04	0.24±0.09
<b>FDPU</b>	0.90±0.26	0.80±0.18	1.07±0.26	0.09±0.02	0.96±0.31	0.80±0.20	1.13±0.32	0.08±0.03	0.81±0.12	0.80±0.16	0.95±0.07	0.09±0.01
<b>FDS</b>	2.65±0.49	1.30±0.60	2.32±1.14	0.12±0.07	2.80±0.58	1.06±0.51	2.84±1.09	0.09±0.04	2.40±0.10	1.70±0.60	1.45±0.60	0.17±0.08
<b>INS</b>	17.70±2.88	2.30±0.64	7.17±1.56	0.25±0.08	18.23±3.04	2.12±0.36	7.76±1.34	0.26±0.04	16.82±2.95	2.60±0.99	6.17±1.58	0.30±0.11
<b>LTD</b>	34.27±5.97	14.89±1.37	2.08±0.51	0.63±0.06	33.85±6.67	14.89±1.08	2.04±0.49	0.63±0.07	34.96±5.89	14.89±2.06	2.15±0.63	0.61±0.06
<b>OMT</b>	5.75±1.19	13.97±1.97	0.40±0.10	0.76±0.11	5.80±1.33	15.02±1.61	0.37±0.12	0.80±0.12	5.66±1.20	12.21±0.99	0.43±0.08	0.69±0.04

<b>PCD</b>	3.43±0.77	6.60±1.25	0.51±0.18	0.70±0.10	3.46±0.86	6.56±1.55	0.53±0.20	0.70±0.11	3.38±0.76	6.67±0.78	0.49±0.16	0.69±0.12
<b>PCP</b>	36.43±7.85	10.71±1.00	3.21±0.76	0.51±0.07	36.45±7.97	10.81±1.14	3.17±0.75	0.49±0.08	36.39±9.41	10.55±0.92	3.28±0.96	0.53±0.06
<b>PCT</b>	10.26±2.45	5.74±0.73	1.69±0.35	0.74±0.10	10.44±2.51	5.79±0.93	1.70±0.30	0.77±0.10	9.95±2.85	5.64±0.36	1.67±0.51	0.68±0.09
<b>PRQ</b>	0.90±0.27	0.50±0.05	1.70±0.43	0.05±0.00	0.90±0.30	0.52±0.04	1.64±0.50	0.05±0.00	0.90±0.26	0.47±0.06	1.79±0.34	0.05±0.01
<b>PRT</b>	0.97±0.29	0.85±0.32	1.16±0.42	0.16±0.06	1.08±0.29	0.85±0.36	1.29±0.43	0.16±0.06	0.79±0.22	0.84±0.32	0.95±0.35	0.14±0.07
<b>RHC</b>	3.51±1.00	5.13±1.09	0.63±0.11	0.45±0.07	3.90±1.11	5.40±1.16	0.66±0.11	0.48±0.05	2.85±0.07	4.69±1.00	0.58±0.10	0.39±0.07
<b>RHT</b>	6.91±1.07	3.20±0.92	2.14±0.54	0.54±0.12	7.12±1.17	3.35±1.08	2.13±0.66	0.56±0.11	6.56±0.99	2.93±0.68	2.16±0.36	0.50±0.16
<b>SBS</b>	13.80±2.37	1.04±0.25	12.61±2.17	0.14±0.03	14.45±2.31	1.05±0.33	13.27±2.44	0.13±0.03	12.70±2.47	1.01±0.08	11.50±1.29	0.14±0.02
<b>SPS</b>	23.30±4.91	3.15±0.58	6.69±1.24	0.32±0.06	24.93±3.26	3.18±0.65	7.17±1.27	0.31±0.07	20.60±6.74	3.09±0.58	5.90±0.80	0.32±0.03
<b>SUP</b>	0.50±0.08	1.10±0.52	0.48±0.17	0.33±0.13	0.51±0.09	1.07±0.63	0.52±0.18	0.30±0.15	0.47±0.07	1.14±0.35	0.41±0.14	0.36±0.11
<b>SVC</b>	16.47±2.17	7.21±0.90	2.04±0.37	0.56±0.09	17.01±2.38	7.35±1.05	2.09±0.48	0.59±0.09	15.58±1.82	6.99±0.77	1.95±0.04	0.51±0.05
<b>SVT</b>	17.50±4.00	2.79±0.70	5.47±2.18	0.37±0.11	18.42±4.64	2.66±0.85	5.94±2.74	0.38±0.12	15.98±2.71	3.02±0.35	4.70±0.36	0.36±0.09
<b>TBA</b>	5.48±1.27	4.17±0.79	1.23±0.17	0.45±0.09	5.63±1.41	4.29±0.94	1.23±0.17	0.46±0.11	5.23±1.23	3.96±0.57	1.23±0.20	0.43±0.06
<b>TBLa</b>	13.80±3.16	4.17±0.59	3.02±0.43	0.43±0.07	14.33±3.72	4.36±0.67	2.96±0.35	0.45±0.07	12.92±2.31	3.86±0.23	3.12±0.61	0.40±0.05
<b>TBLo</b>	39.66±8.61	3.30±0.52	10.99±1.88	0.30±0.04	40.82±9.82	3.44±0.54	10.88±2.27	0.31±0.04	37.72±7.60	3.05±0.47	11.16±1.39	0.28±0.03
<b>TBM</b>	6.76±1.40	3.40±0.53	1.89±0.54	0.38±0.07	7.02±1.46	3.33±0.46	2.02±0.67	0.35±0.07	6.32±1.46	3.51±0.73	1.66±0.09	0.41±0.08
<b>TFA</b>	1.46±0.38	5.50±1.17	0.26±0.06	0.64±0.10	1.57±0.36	5.32±1.48	0.29±0.04	0.61±0.09	1.27±0.42	5.81±0.37	0.21±0.06	0.68±0.14
<b>TMJ</b>	8.15±1.35	5.16±0.89	1.55±0.46	0.54±0.10	8.46±1.12	5.10±0.94	1.60±0.39	0.52±0.10	7.62±1.79	5.27±0.98	1.45±0.65	0.56±0.12
<b>TMI</b>	0.73±0.12	1.14±0.22	0.62±0.13	0.41±0.14	0.77±0.12	1.07±0.23	0.69±0.09	0.36±0.09	0.65±0.10	1.26±0.19	0.50±0.11	0.47±0.20
<b>TRC</b>	4.20±1.24	5.55±1.10	0.68±0.14	0.49±0.08	4.35±1.42	5.70±1.23	0.67±0.18	0.51±0.09	3.94±1.12	5.28±1.00	0.68±0.07	0.47±0.07
<b>TRT</b>	4.74±0.95	3.84±0.54	0.91±0.23	0.46±0.07	4.95±1.13	3.78±0.69	0.90±0.30	0.46±0.08	4.38±0.53	3.93±0.22	0.94±0.07	0.46±0.04
<b>UNL</b>	1.86±0.29	0.68±0.23	2.79±0.95	0.07±0.02	2.07±0.09	0.65±0.21	3.18±0.90	0.07±0.02	1.52±0.12	0.73±0.29	2.15±0.74	0.08±0.03

Table 5. Arithmetic means and respective standard deviations of architectural data normalized by geometric similarity of thoracic limb muscles of *L. gymnocercus* adults specimens (n=8), according to sex. Values followed by “\*” show significant differences ( $p < 0.05$ ) between sexes in Student’s t test. Mass (M), mean fascicle length (Mfasc), and physiological cross-sectional area (PCSA).

	All individuals (n=8)			Males (n=5)			Females (n=3)		
Muscle	M	Mfasc	PCSA	M	Mfasc	PCSA	M	Mfasc	PCSA
<b>ABIL</b>	0.19±0.03	0.41±0.11	0.45±0.14	0.18±0.02	0.42±0.14	0.43±0.14	0.20±0.03	0.39±0.06	0.49±0.15
<b>ANC</b>	0.30±0.07	0.95±0.28	0.30±0.11	0.34±0.04*	0.96±0.34	0.34±0.12	0.24±0.07*	0.95±0.24	0.23±0.04
<b>BBR</b>	1.32±0.14	0.89±0.24	1.46±0.41	1.34±0.14	0.83±0.29	1.62±0.44	1.27±0.17	0.99±0.04	1.19±0.18
<b>BRC</b>	0.79±0.09	2.00±0.42	0.38±0.10	0.82±0.07	2.05±0.50	0.39±0.13	0.75±0.13	1.91±0.32	0.37±0.05
<b>CLB</b>	0.99±0.26	3.92±0.44	0.24±0.06	0.98±0.23	3.98±0.42	0.24±0.06	0.99±0.35	3.83±0.56	0.25±0.08
<b>CLCe</b>	1.20±0.37	6.95±0.82	0.17±0.06	1.15±0.41	7.31±0.75	0.15±0.04	1.29±0.34	6.34±0.57	0.20±0.07
<b>CLM</b>	1.19±0.24	7.34±0.74	0.16±0.05	1.21±0.23	7.55±0.83	0.16±0.05	1.16±0.31	6.98±0.48	0.16±0.05
<b>CRB</b>	0.15±0.03	0.52±0.14	0.29±0.11	0.15±0.04	0.54±0.16	0.29±0.13	0.14±0.02	0.47±0.13	0.29±0.07
<b>DLA</b>	0.59±0.12	0.81±0.14	0.69±0.11	0.60±0.11	0.80±0.15	0.71±0.12	0.58±0.16	0.82±0.16	0.67±0.11
<b>DLS</b>	0.89±0.18	2.05±0.44	0.43±0.11	0.87±0.19	1.96±0.45	0.44±0.11	0.91±0.20	2.19±0.47	0.41±0.15
<b>ECR</b>	0.98±0.13	1.34±0.23	0.70±0.15	1.03±0.09	1.24±0.19	0.78±0.12*	0.91±0.17	1.49±0.24	0.57±0.06*
<b>EDC</b>	0.37±0.05	0.80±0.20	0.46±0.11	0.37±0.06	0.83±0.16	0.44±0.11	0.35±0.05	0.74±0.29	0.48±0.12
<b>EDL</b>	0.17±0.04	0.71±0.14	0.24±0.10	0.19±0.03*	0.66±0.14	0.28±0.09	0.14±0.02*	0.79±0.12	0.17±0.05
<b>FCR</b>	0.22±0.04	0.64±0.11	0.33±0.07	0.22±0.06	0.62±0.09	0.33±0.07	0.23±0.01	0.68±0.16	0.33±0.07
<b>FCUH</b>	0.50±0.07	0.59±0.13	0.84±0.20	0.53±0.04	0.54±0.09	0.94±0.13*	0.46±0.09	0.67±0.18	0.66±0.19*
<b>FCUU</b>	0.16±0.03	0.53±0.13	0.30±0.07	0.16±0.04	0.49±0.13	0.32±0.08	0.17±0.01	0.61±0.11	0.27±0.06
<b>FDPH</b>	1.62±0.17	0.83±0.19	1.85±0.47	1.60±0.22	0.71±0.09*	2.04±0.49	1.66±0.02	1.02±0.12*	1.53±0.23
<b>FDPR</b>	0.09±0.03	0.72±0.26	0.13±0.06	0.10±0.03	0.60±0.16	0.16±0.06	0.08±0.02	0.94±0.28	0.08±0.01
<b>FDPU</b>	0.17±0.04	0.46±0.09	0.35±0.08	0.17±0.04	0.45±0.10	0.37±0.10	0.16±0.03	0.46±0.09	0.32±0.04
<b>FDS</b>	0.49±0.07	0.75±0.35	0.76±0.38	0.51±0.09	0.60±0.29	0.93±0.37	0.46±0.04	0.99±0.36	0.49±0.21
<b>INS</b>	3.29±0.50	1.33±0.39	2.34±0.41	3.33±0.49	1.21±0.22	2.52±0.32	3.23±0.63	1.51±0.61	2.06±0.42
<b>LTD</b>	6.34±0.81	8.56±0.92	0.68±0.14	6.15±0.92	8.51±0.74	0.66±0.14	6.65±0.59	8.65±1.35	0.72±0.17

<b>OMT</b>	1.06±0.19	8.01±1.04	0.13±0.03	1.06±0.22	8.57±0.81*	0.12±0.04	1.08±0.18	7.08±0.62*	0.15±0.02
<b>PCD</b>	0.63±0.12	3.78±0.68	0.17±0.06	0.63±0.15	3.73±0.81	0.17±0.07	0.64±0.09	3.87±0.52	0.16±0.04
<b>PCP</b>	6.70±0.97	6.16±0.65	1.05±0.21	6.58±0.90	6.18±0.73	1.02±0.20	6.90±1.24	6.12±0.64	1.09±0.26
<b>PCT</b>	1.89±0.36	3.29±0.39	0.55±0.10	1.90±0.40	3.30±0.48	0.55±0.09	1.88±0.38	3.27±0.25	0.56±0.14
<b>PRQ</b>	0.17±0.05	0.29±0.02	0.56±0.15	0.17±0.06	0.29±0.02	0.54±0.17	0.17±0.05	0.27±0.03	0.60±0.13
<b>PRT</b>	0.18±0.04	0.48±0.18	0.38±0.13	0.19±0.04	0.48±0.19	0.42±0.14	0.15±0.03	0.49±0.19	0.32±0.12
<b>RHC</b>	0.64±0.14	2.94±0.57	0.21±0.03	0.70±0.15	3.06±0.57	0.21±0.03	0.55±0.05	2.73±0.63	0.19±0.03
<b>RHT</b>	1.28±0.15	1.84±0.53	0.70±0.16	1.30±0.16	1.92±0.62	0.69±0.20	1.25±0.14	1.70±0.41	0.72±0.10
<b>SBS</b>	2.55±0.29	0.59±0.14	4.14±0.61	2.63±0.29	0.60±0.18	4.32±0.73	2.41±0.27	0.59±0.04	3.85±0.23
<b>SPS</b>	4.30±0.69	1.80±0.29	2.21±0.41	4.54±0.39	1.81±0.32	2.35±0.47	3.89±0.97	1.78±0.29	1.97±0.19
<b>SUP</b>	0.09±0.01	0.63±0.28	0.16±0.05	0.09±0.01	0.61±0.35	0.17±0.06	0.09±0.01	0.66±0.19	0.14±0.05
<b>SVC</b>	3.05±0.27	4.14±0.53	0.67±0.11	3.10±0.33	4.20±0.66	0.68±0.15	2.97±0.15	4.04±0.31	0.66±0.03
<b>SVT</b>	3.21±0.47	1.60±0.39	1.79±0.67	3.32±0.57	1.51±0.47	1.92±0.85	3.04±0.28	1.75±0.18	1.58±0.13
<b>TBA</b>	1.01±0.18	2.38±0.39	0.41±0.06	1.02±0.20	2.44±0.46	0.40±0.08	0.99±0.15	2.29±0.31	0.41±0.05
<b>TBLa</b>	2.54±0.39	2.39±0.30	0.99±0.11	2.58±0.45	2.48±0.34	0.96±0.07	2.46±0.33	2.24±0.19	1.04±0.15
<b>TBLo</b>	7.27±0.91	1.89±0.27	3.60±0.45	7.33±1.02	1.96±0.27	3.51±0.52	7.16±0.88	1.77±0.25	3.74±0.35
<b>TBM</b>	1.25±0.19	1.95±0.31	0.62±0.17	1.27±0.21	1.90±0.30	0.65±0.21	1.20±0.19	2.03±0.38	0.56±0.02
<b>TFA</b>	0.27±0.06	3.16±0.66	0.08±0.02	0.29±0.06	3.04±0.84	0.09±0.01*	0.24±0.06	3.37±0.14	0.07±0.01*
<b>TMJ</b>	1.51±0.20	2.97±0.52	0.51±0.14	1.55±0.20	2.91±0.52	0.52±0.13	1.44±0.22	3.06±0.63	0.48±0.19
<b>TMI</b>	0.14±0.03	0.65±0.13	0.20±0.05	0.14±0.03	0.61±0.12	0.23±0.05	0.12±0.01	0.73±0.11	0.17±0.03
<b>TRC</b>	0.78±0.22	3.17±0.56	0.22±0.05	0.79±0.25	3.24±0.62	0.22±0.06	0.75±0.20	3.06±0.56	0.23±0.02
<b>TRT</b>	0.88±0.15	2.20±0.26	0.30±0.08	0.90±0.18	2.15±0.31	0.30±0.10	0.84±0.08	2.28±0.17	0.31±0.01
<b>UNL</b>	0.35±0.06	0.39±0.13	0.92±0.32	0.38±0.05*	0.37±0.11	1.05±0.33	0.29±0.04*	0.43±0.18	0.71±0.21

Table 6. Muscle mass percentage distribution according to the functional group, in different species of the order Carnivora. **ExS**: extensors of the shoulder joint; **FIS**: flexors of the shoulder joint; **ExE**: extensors of the elbow joint; **FIE**: flexors of the elbow joint; **ExC**: extensor of the carpal joint; **FIC**: flexors of the carpal joint; **ExD**: extensors of the phalangeal joints; **FID**: flexors of the phalangeal joints; **Sup**: supinators; **Pron**: pronators.

Species	Source	Family	n	ExS	FIS	ExE	FIE	ExC	FIC	ExD	FID	Sup	Pron
<i>L. gymnocercus</i>	Present study	<i>Canidae</i>	8	14.18	20.35	40.47	6.71	3.18	3.88	2.29	7.53	0.29	1.12
<i>C. thous</i>	Present study	<i>Canidae</i>	1	15.48	20.30	37.64	7.43	3.18	4.30	2.12	7.88	0.37	1.30
<i>C. familiaris (mongrel)</i>	Shahar and Milgrim (2005)	<i>Canidae</i>	4	13.11	20.73	40.56	6.78	3.07	5.39	2.08	7.42	0.28	0.58
<i>C. familiaris (Greyh.)</i>	Williams et al. (2008)	<i>Canidae</i>	7	14.38	21.57	44.56	5.80	2.49	3.37	2.62	4.85	0.00	0.37
<i>C. latrans</i>	Feeney (1999)	<i>Canidae</i>	1	11.80	20.82	39.92	7.04	3.28	5.28	1.82	9.11	0.40	0.55
<i>V. vulpes</i>	Feeney (1999)	<i>Canidae</i>	5	14.08	20.61	40.53	7.24	2.81	4.21	1.58	7.54	0.53	0.88
<i>U. cinereoargenteus</i>	Feeney (1999)	<i>Canidae</i>	4	16.06	20.63	39.56	6.10	3.32	4.54	1.57	6.81	0.52	0.87
<i>M. pennanti</i>	Feeney (1999)	<i>Mustelidae</i>	4	9.09	14.07	32.73	10.90	4.69	9.39	2.01	11.40	3.02	2.68
<i>T. taxus</i>	Moore et al. (2013)	<i>Mustelidae</i>	6	7.23	12.06	36.04	3.59	2.29	6.30	5.82	20.18	3.27	3.23
<i>A. cinerea</i>	Macalister (1870)	<i>Mustelidae</i>	1	9.10	16.24	34.58	6.24	4.94	7.31	3.64	9.88	4.94	3.13
<i>P. lotor</i>	Feeney (1999)	<i>Mustelidae</i>	2	10.45	20.89	30.21	12.51	1.56	6.22	2.85	9.59	3.11	2.59
<i>G. cuja</i>	Ercoli et al. (2014)	<i>Mustelidae</i>	2	12.86	11.32	38.04	7.68	3.51	7.57	3.80	10.17	2.62	2.44
<i>L. lynx</i>	Viranta et al. (2016)	<i>Felidae</i>	4	11.84	20.09	31.20	10.10	3.92	5.69	4.39	9.55	0.95	2.27
<i>A. jubatus</i>	Hudson et al. (2011)	<i>Felidae</i>	8	17.81	24.42	33.03	9.41	1.02	3.06	1.94	6.91	1.20	1.20
<i>L. pardalis</i>	Julik et al. (2012)	<i>Felidae</i>	1	14.25	24.60	26.77	9.93	2.91	5.07	3.53	8.11	2.93	1.90
<i>F. nigripes</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	15.37	25.40	29.54	8.96	1.92	5.14	3.92	6.61	0.99	2.15
<i>F. silvestris</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	13.41	20.14	32.17	9.58	3.62	5.42	4.09	8.60	0.92	2.05
<i>C. caracal</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	16.35	21.33	31.17	8.62	3.04	5.76	2.88	7.57	0.91	2.37
<i>P. uncia</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	12.83	22.86	32.37	8.87	3.01	4.05	4.15	8.12	1.56	2.18
<i>P. onca</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	17.17	18.84	31.50	7.17	3.61	8.38	2.70	5.82	2.34	2.47
<i>P. tigris</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	14.08	21.00	32.16	10.24	1.83	4.07	3.47	7.18	2.26	3.73
<i>P. leo</i>	Cuff et al. (2016)	<i>Felidae</i>	1	11.49	20.54	31.98	8.22	3.20	7.21	5.99	5.79	3.24	2.34
<i>H. hyaena</i>	Spoor and Badoux (1988)	<i>Hyaenidae</i>	1	14.70	26.70	25.35	7.89	3.81	6.28	4.08	10.36	0.27	0.56

Table 7. Mean mass percentage of intrinsic muscles for each functional group of the thoracic limb of specimens in the order Carnivora, grouped in canids, mustelids, and Feliformia. Values followed by different letters in the same row show statistically significant differences according to Tukey test ( $p < 0.05$ ).

<b>Grupos Funcionais</b>	<i>Canidae</i> ( <i>n</i> =7)	<i>Musteloidea</i> ( <i>n</i> =5)	<i>Feliformia</i> ( <i>n</i> =11)
ExS (%)	14.2 <sup>a</sup>	9.7 <sup>b</sup>	14.5 <sup>a</sup>
FIS (%)	20.7 <sup>a</sup>	14.9 <sup>b</sup>	22.4 <sup>a</sup>
ExE (%)	40.5 <sup>a</sup>	34.4 <sup>b</sup>	30.6 <sup>c</sup>
FIE (%)	6.7 <sup>a</sup>	8.2 <sup>ab</sup>	9.0 <sup>b</sup>
ExC (%)	3.1 <sup>a</sup>	3.4 <sup>a</sup>	2.9 <sup>a</sup>
FIC (%)	4.4 <sup>a</sup>	7.4 <sup>b</sup>	5.5 <sup>ac</sup>
ExD (%)	2.0 <sup>a</sup>	3.6 <sup>b</sup>	3.7 <sup>b</sup>
FID (%)	7.3 <sup>a</sup>	12.2 <sup>b</sup>	7.7 <sup>a</sup>
Sup (%)	0.3 <sup>a</sup>	3.4 <sup>b</sup>	1.6 <sup>c</sup>
Pron (%)	0.8 <sup>a</sup>	2.8 <sup>b</sup>	2.1 <sup>b</sup>
<b>Total (%)</b>	100	100	100

### FIGURE LEGENDS

**Fig. 1.** Schematic representation of the scapula of a female, adult specimen of *Lycalopex gymnocercus* (8576) evidencing muscle insertions. Lateral (**A**), medial (**B**), caudal (**C**), cranial (**D**), ventral (**E**), and dorsal (**F**) views. Intrinsic muscles: Biceps brachii (**BBR**), Coracobrachialis (**CRB**), Deltoideus p. acromialis (**DLA**), Deltoideus p. scapularis (**DLS**), Infraspinatus (**INF**), Teres minor (**TMI**), Teres major (**TMJ**), Subscapularis (**SBS**), Supraspinatus (**SPS**), Triceps brachii caput longum (**TBL<sub>o</sub>**), Extrinsic muscles: Omotransversarius (**OMT**), Rhomboideus cervicis (**RHC**), Rhomboideus thoracis (**RHT**), serratus ventralis (**SV**), trapezius pars cervicalis (**TPC**), Trapezius Pars thoracica (**TPT**). Scale bar = 10 mm.

**Fig. 2.** Schematic representation of the humerus of a female, adult specimen of *L. gymnocercus* (8576) evidencing muscle insertions. Caudal (**A**), cranial (**B**), lateral (**C**), medial (**D**), distal (**E**), and proximal (**F**) views, with details on the areas of muscle insertion of the extrinsic muscles Cleidobrachialis (**CLB**), Latissimus dorsi (**LTD**), Pectoralis profundus (**PCP**), Pectoralis descendens (**PCD**), Pectoralis transversus (**PCT**), and of the intrinsic muscles Anconeus (**ANC**), Brachialis (**BRC**), Brachioradialis (**BRR**), Coracobrachialis (**CRB**), Deltoideus p. acromialis / Deltoideus p. scapularis (**DLA/DLS**), Extensor digitorum comunis (**EDC**), Extensor digitorum lateralis (**EDL**), Extensor carpi radialis (**ECR**), Flexor digitorum profundus caput humerale (**FDPH**), Flexor digitorum superficialis (**FDS**), Flexor carpi radialis (**FCR**), Flexor carpi ulnaris caput humerale (**FCUH**), Infraspinatus (**INS**), Pronator teres (**PRT**), Teres major (**TMJ**), Teres minor (**TMI**), Subscapularis (**SBS**), Supinator (**SUP**), Supraspinatus (**SPS**), Triceps brachii caput laterale (**TBL<sub>a</sub>**), Triceps brachii caput accessorium (**TBA**), Triceps brachii caput mediale (**TBM**), and Ulnaris lateralis (**UNL**). Scale bar = 10 mm.

**Fig. 3.** Schematic representation of the radius and ulna of a female, adult specimen of *L. gymnocercus* (8576) evidencing muscle insertions. Caudal (A), cranial (B), lateral (C), medial (D), proximal (E), and distal (F) views, with details on the areas of muscle insertion of the intrinsic muscles Abductor digiti I longus (ABIL), Anconeus (ANC), Biceps brachii (BBR), Brachialis (BRC), Brachioradialis (BRR), Triceps brachii caput laterale (TBLa), Triceps brachii caput longum (TBLo), Triceps brachii caput mediale (TBM), Flexor carpi ulnaris caput ulnare (FCUU), Flexor digitorum profundus caput radiale (FDPR) Flexor digitorum profundus caput ulnare (FDPU), Extensor digiti I et II (EDI-EDII), Pronator quadratus (PRQ), Pronator teres (PRT), and Supinator (SUP). Scale bar = 10 mm.

**Fig. 4.** Schematic representation of the carpal, metacarpal, phalangeal and sesamoid bones of a female, adult specimen of *L. gymnocercus* (8576) evidencing muscle insertions. Dorsal (A), palmar (B), medial (C), and lateral (D) views, with details on the areas of muscle insertion of the intrinsic muscles Abductor digiti I brevis (ABIB), Abductor digiti I longus (ABIL), Abductor digiti V (ABV), Adductor digiti I (ADI), Adductor digiti I II (ADII), Adductor digiti V (ADV), Extensor digitorum comunis, Extensor digitorum lateralis, and Extensor digiti I and II ](EDC), Flexor digitorum profundus (FDP), Flexor digitorum superficialis (FDS), Flexor carpi radialis (FCR), Interosseous (INT), Lumbricales (LMB), Ulnaris lateralis (UNL), Flexor carpi ulnaris caput humerale and Flexor carpi ulnaris caput ulnare (FCUH and FCUU, respectively). Scale bar = 10 mm.

**Fig. 5.** Photomacrographs of the muscles in the lateral cervical region of four adult specimens of *L. gymnocercus*. The most common presentation was a well-developed m. rhomboideus capitis (A). However, variations with little developed (B) or absent (C) m. rhomboideus capitis were also observed. Another variation was a thin muscle strip (\*)

apparent in m. serratus ventralis cervicis in specimens that did not show m. rhomboideus capitis. M. serratus ventralis cervicis (**SVC**), m. rhomboideus cervicis (**RHC**), m. rhomboideus capitis (**RHCa**), m. splenius (**SPL**), and m. trapezius pars cervicalis (**TRC**). Scale bar: 10 mm.

**Fig. 6.** Photomacrographs of the dorsal region of the right hand of a female specimen (8433) of *L. gymnocercus* evidencing three possible tendon insertions (\*) of m. extensor carpi radialis (**ECR**), tendon of m. extensor digitorum communis (**EDC**), m. abductor digiti I longus (**ABIL**), and tendon of m. extensor digiti I et II (**EDI-EDII**) insertion (**arrow**). Scale bar 10 mm.

**Fig. 7.** Scatter graph showing fiber length and PCSA of muscles in the human lower limb. Fiber length is proportional to muscle excursion, and PCSA is proportional to maximum muscle force. Thus, this graph can be used to compare relative force and excursion of muscles within the thoracic limb of adult specimens of *L. gymnocercus* (n = 8).

**Fig. 8.** Cluster analysis of mass percentage of intrinsic muscles according to the functional group in the thoracic limb of species in the Carnivora order.

**Fig. 9.** Dendrogram on the discriminatory analysis with Ward's minimum variance method and Euclidian distance based on the mass percentage of muscles according to the functional group in specimens of the Carnivora order.

**Fig. 10.** Photomacrograph of the muscles of the pectoral region of an adult specimen of *L. gymnocercus* evidencing the division of m. pectoralis profundus in three parts: carnial (**PCP'**), medial (**PCP''**), and caudal (**PCP'''**). M. pectoralis descendens (**PCD**), m. pectoralis transversus (**PCT**), m. tensor fasciae antebrachii (**TFA**), and m. latissimus dorsi (**LTD**). Scale bar: 10 mm.

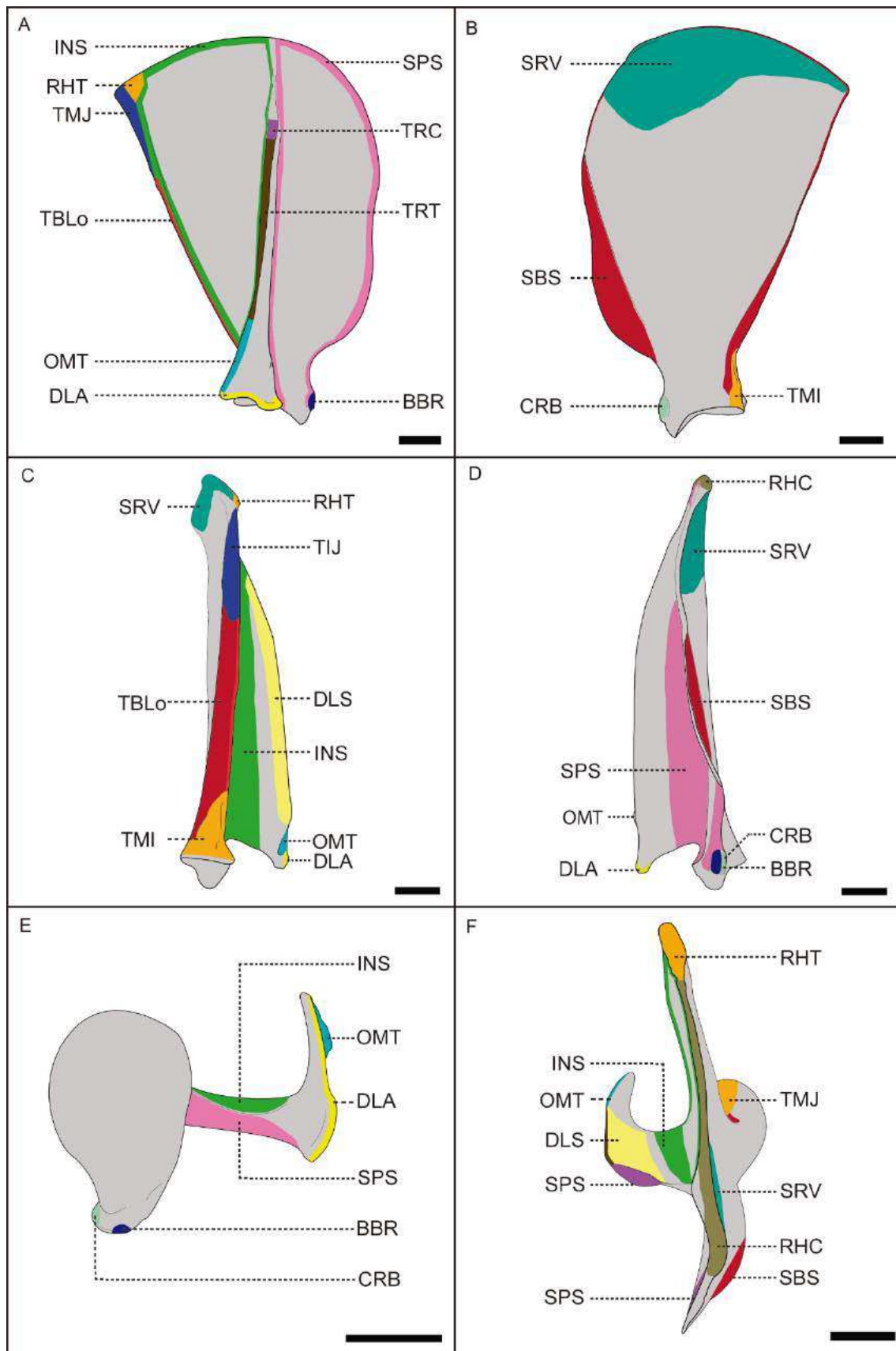


Figure 1

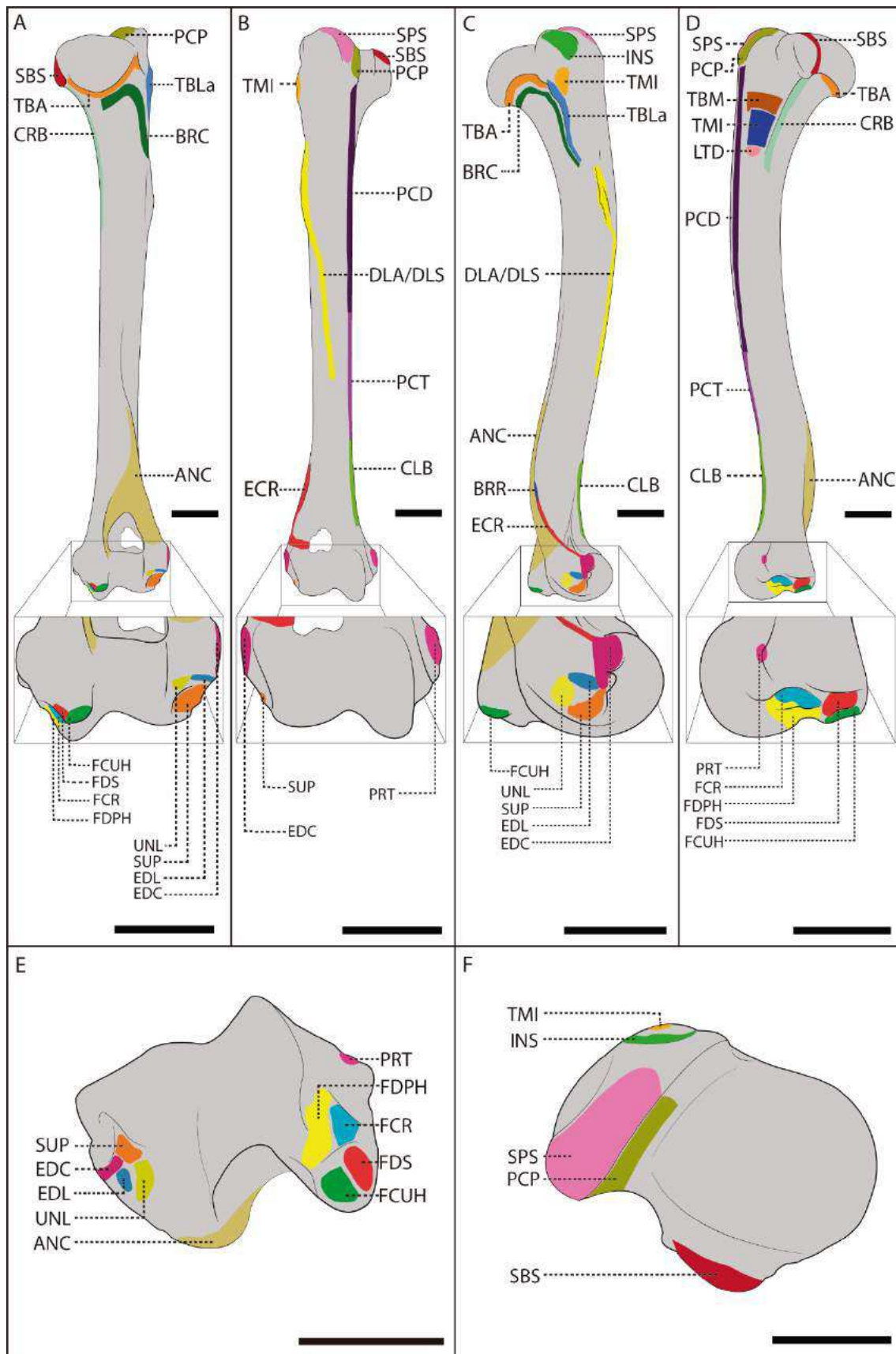


Figure 2

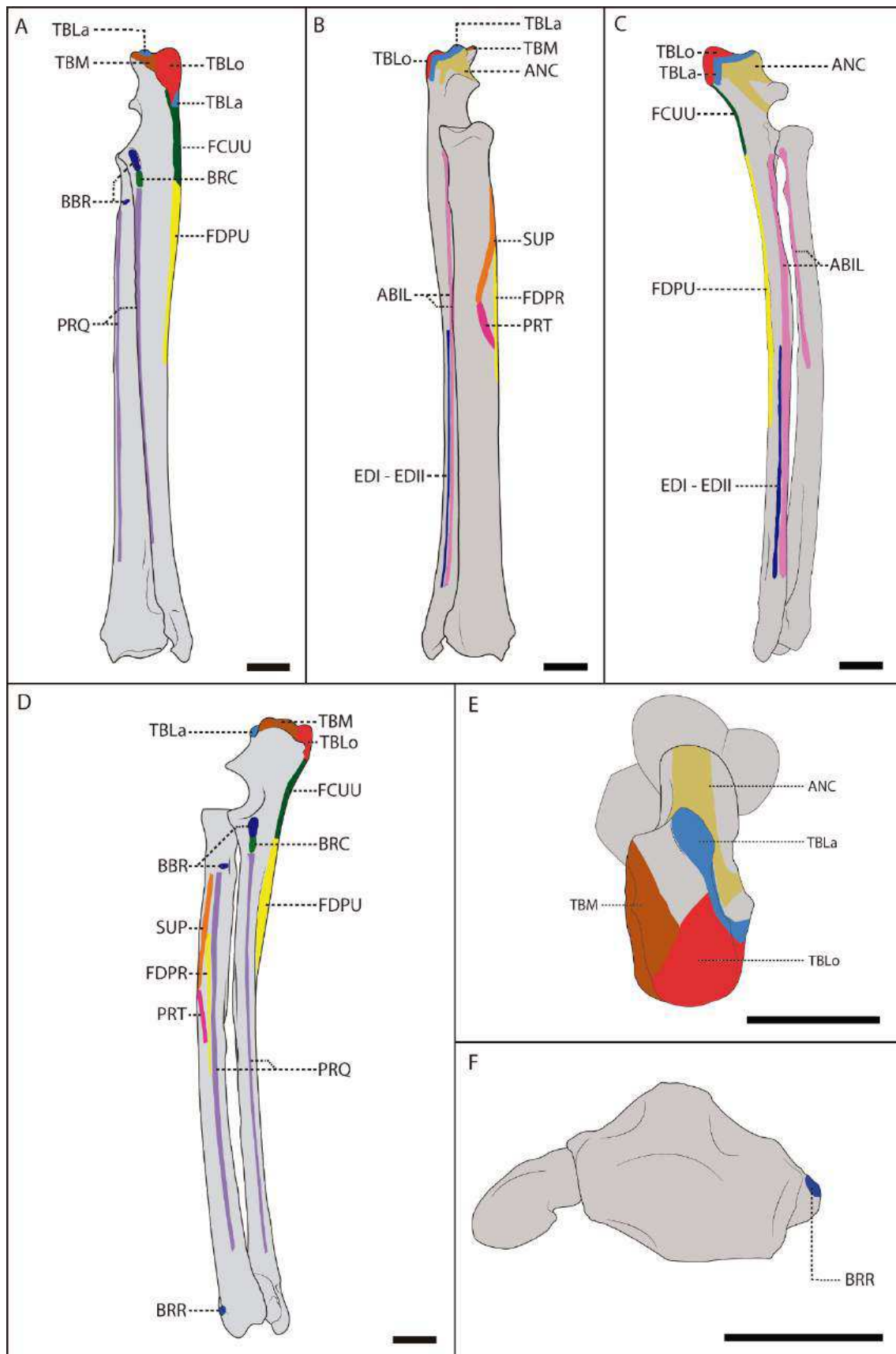


Figure 3

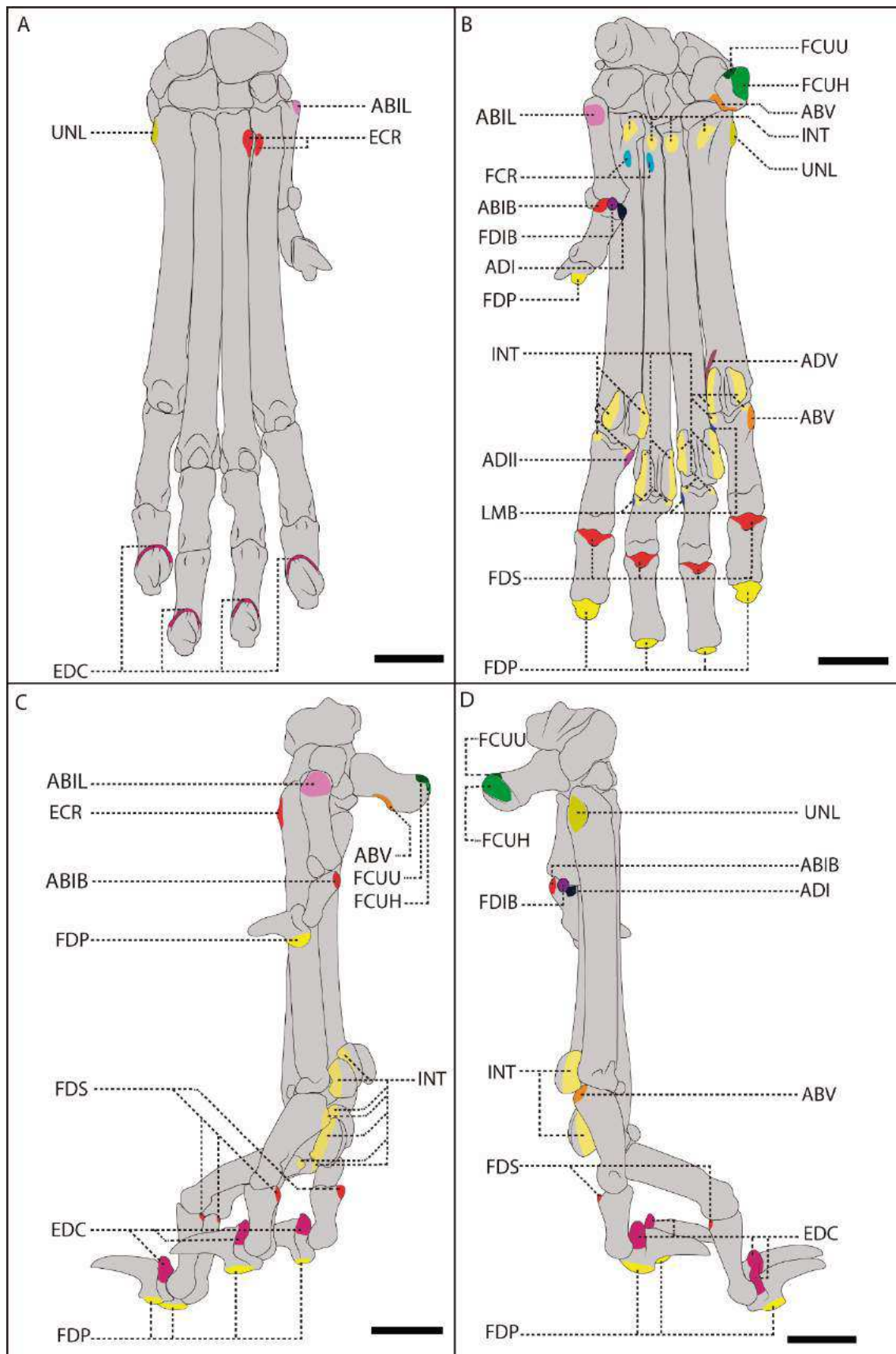


Figure 4

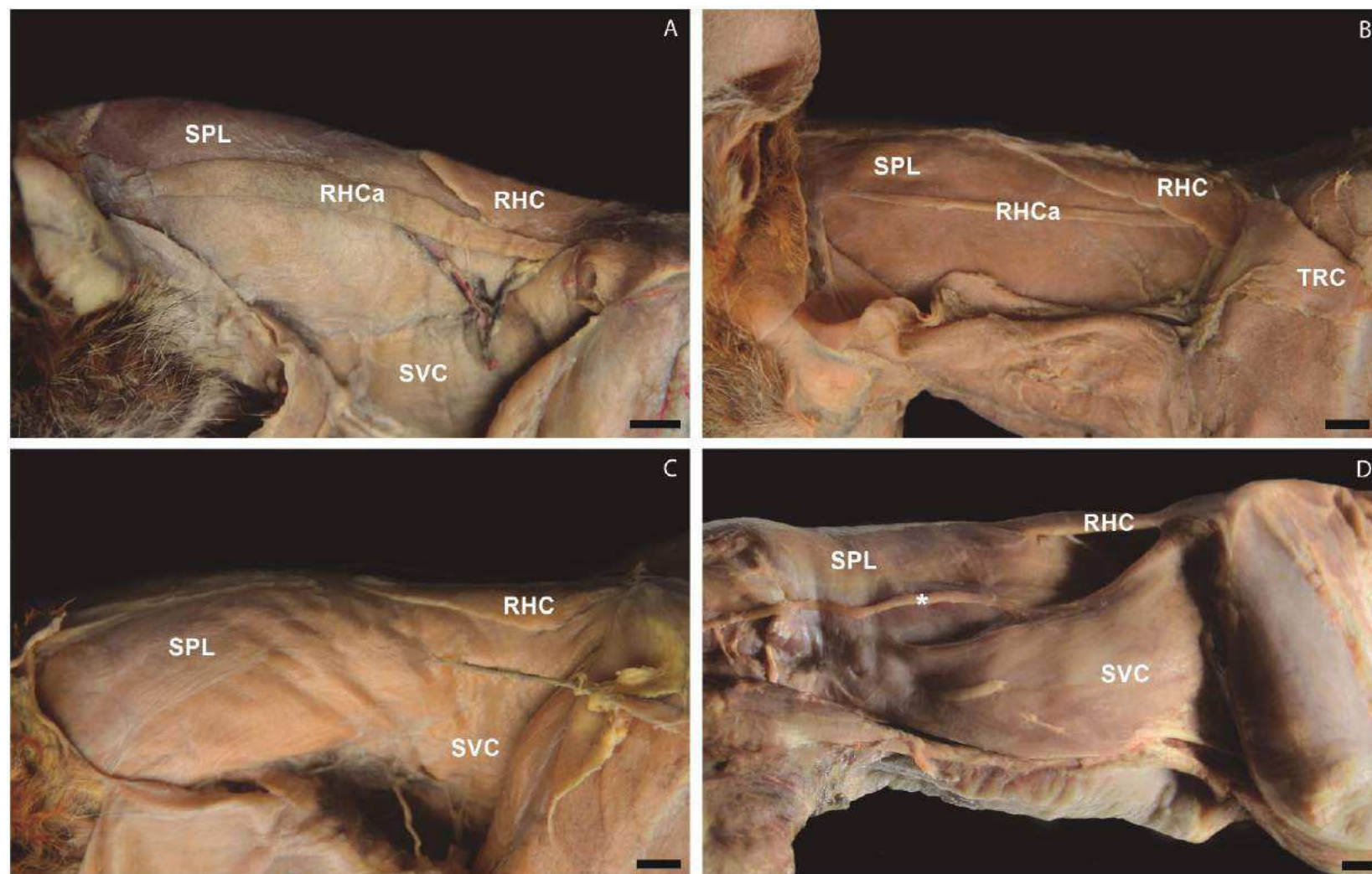


Figure 5

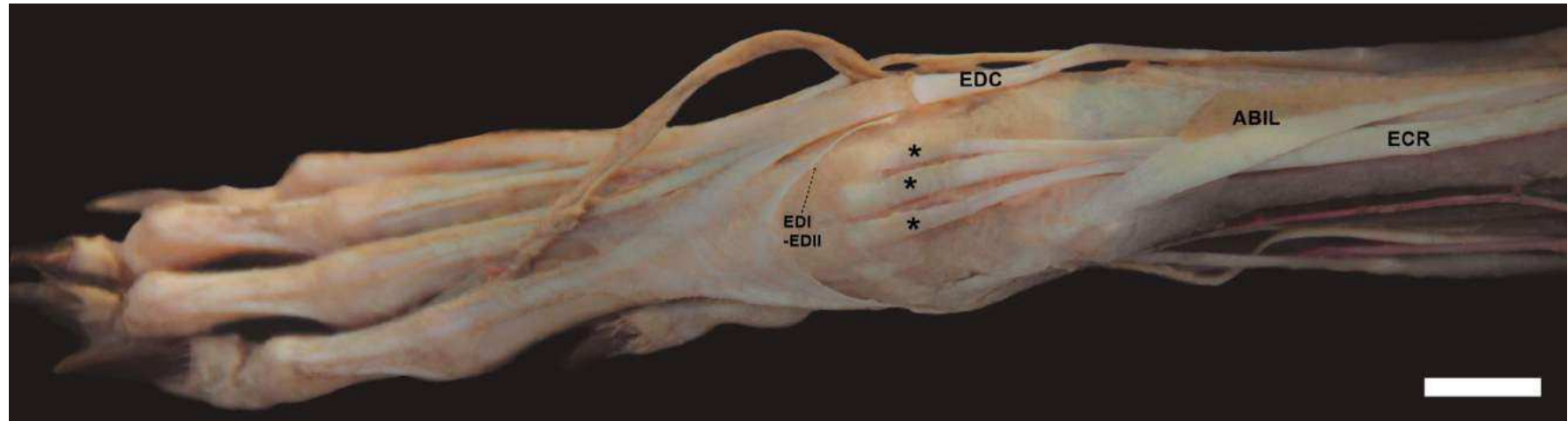


Figure 6

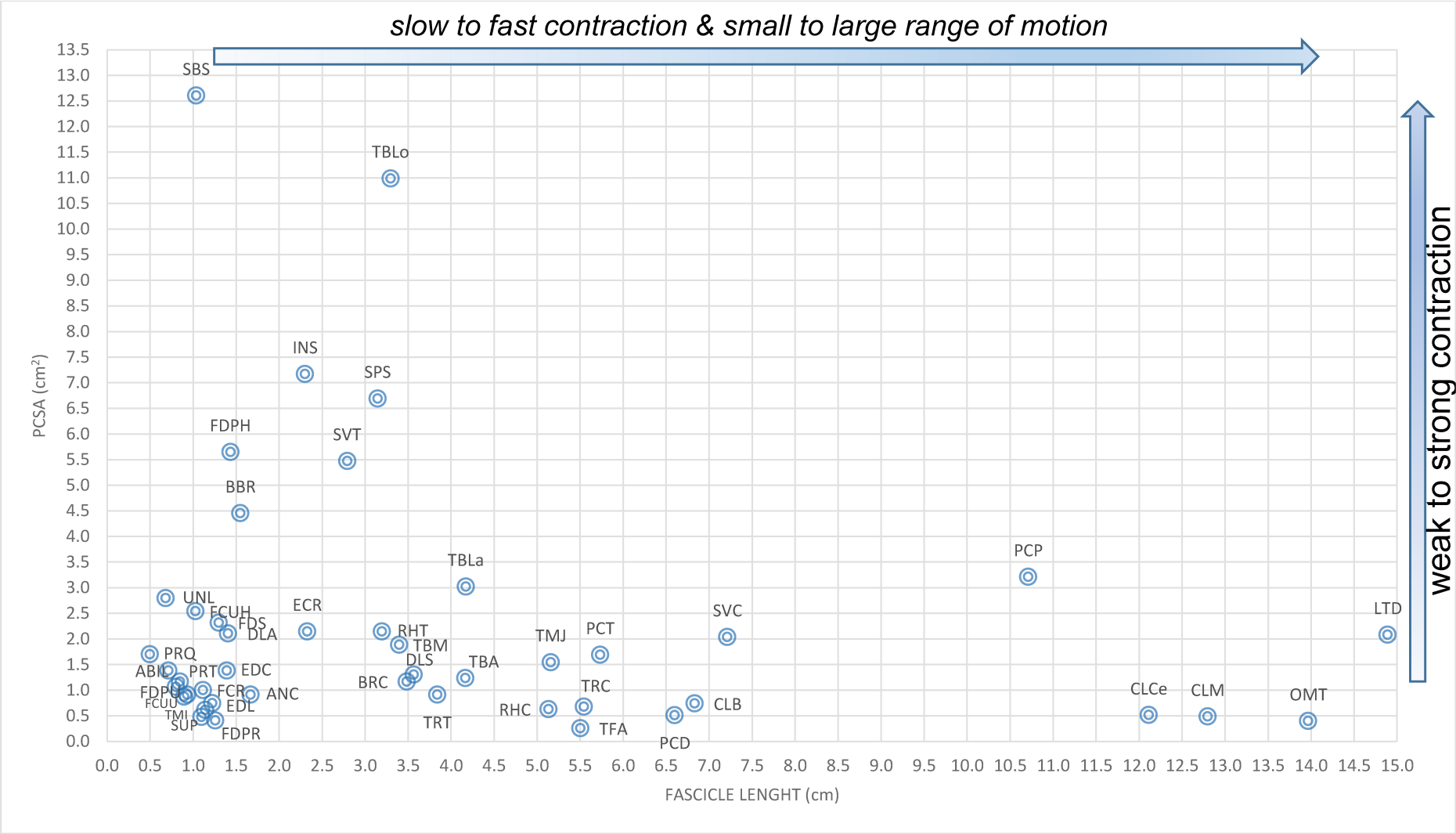


Figure 7

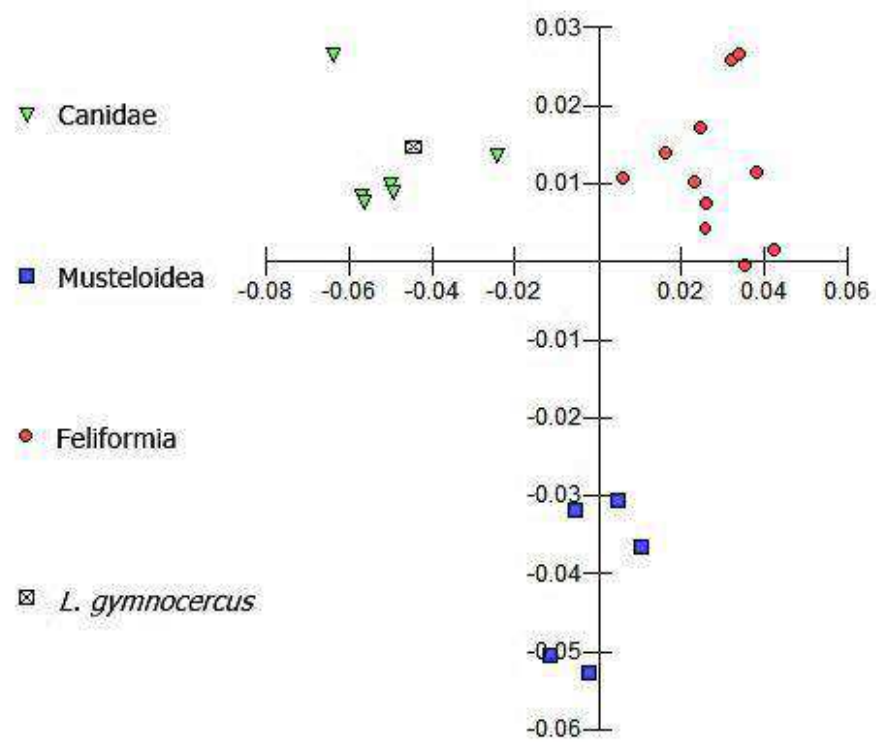


Figure 8

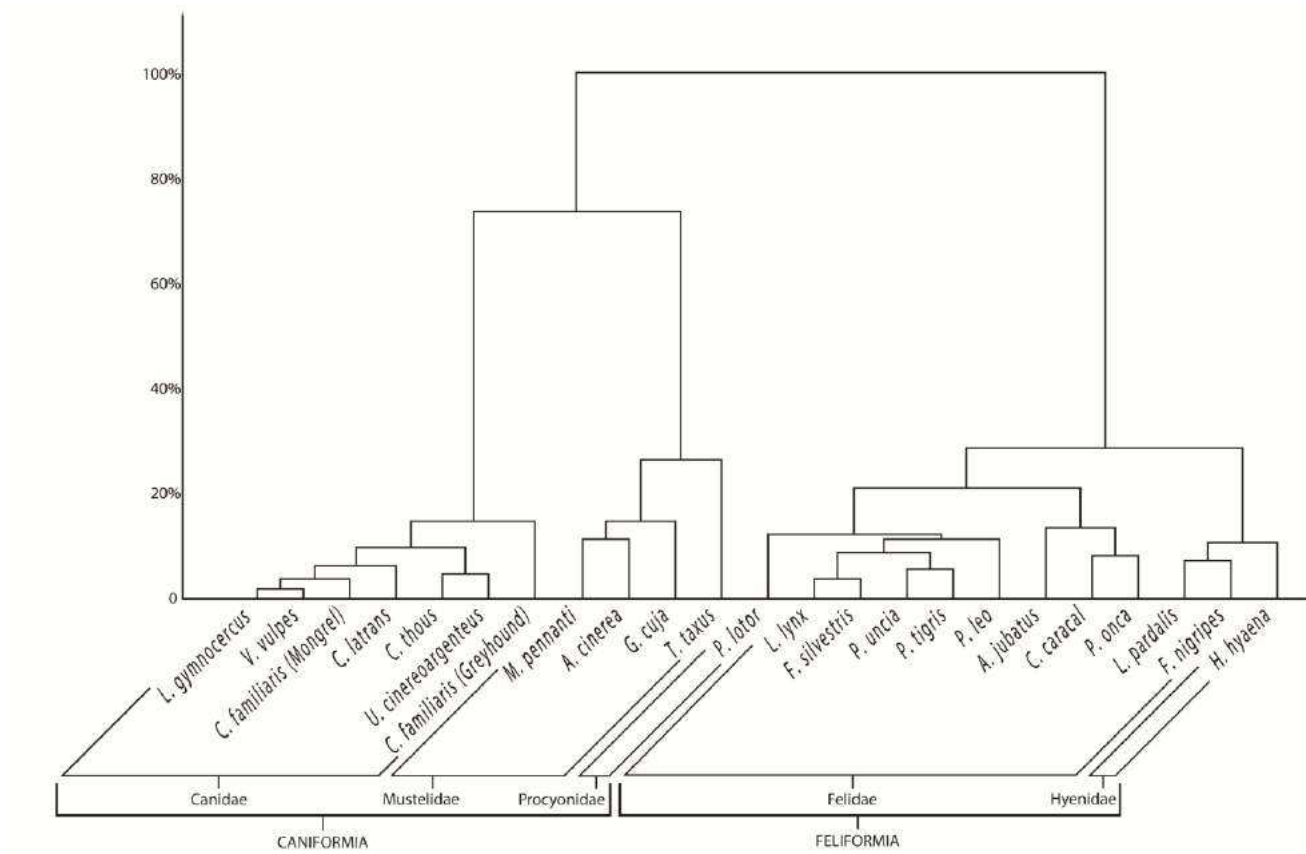


Figure 9

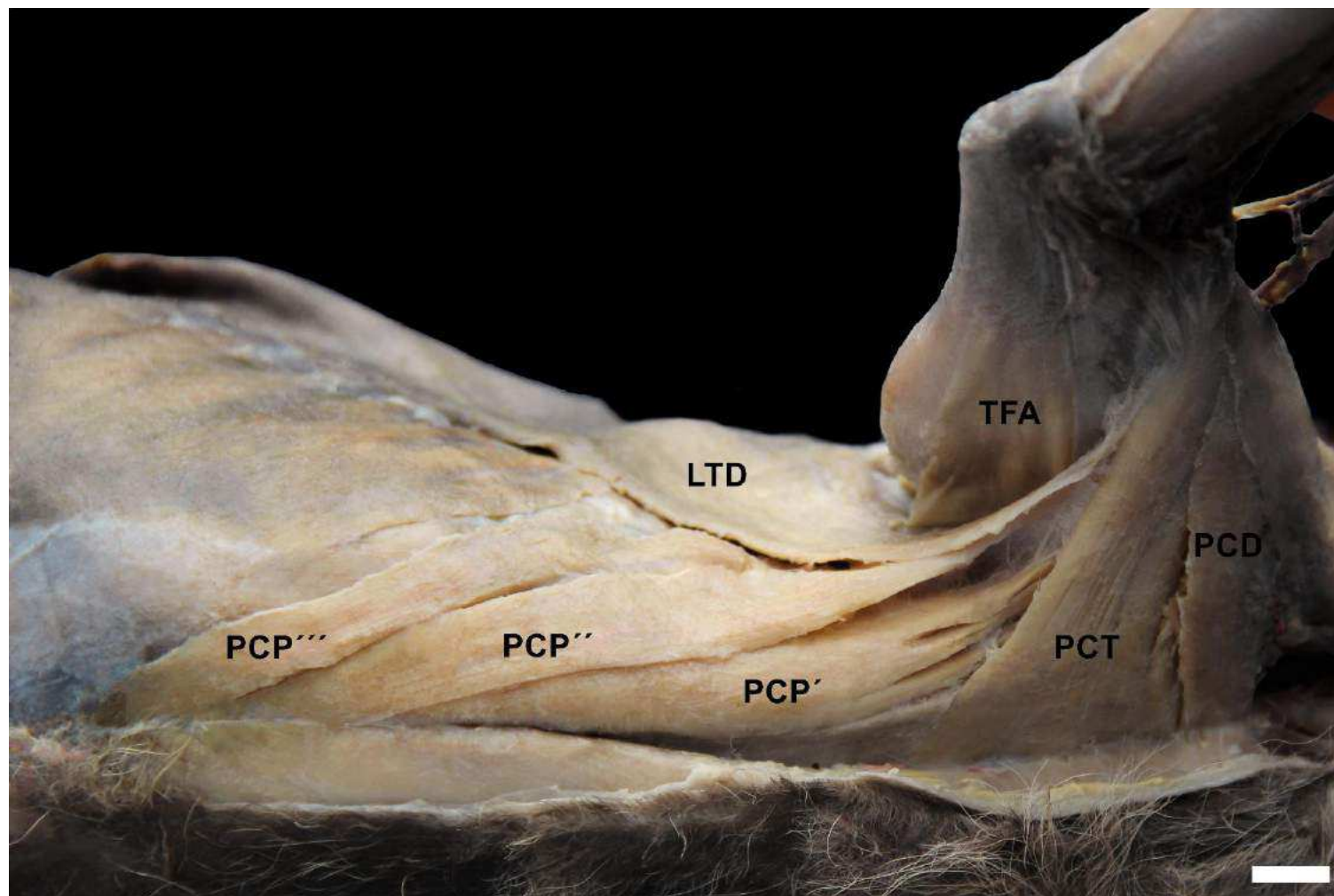


Figure 10

## Capítulo 4

### Brachial Plexus in the Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): a Descriptive and Comparative Analysis

THE ANATOMICAL RECORD 00:00–00 (2016)

## Brachial Plexus in the Pampas Fox (*Lycalopex gymnocercus*): a Descriptive and Comparative Analysis

PAULO DE SOUZA JUNIOR,<sup>1,2\*</sup> NATAN DA CRUZ DE CARVALHO,<sup>1</sup>  
KARINE DE MATTOS,<sup>1</sup> MARCELO ABIDU FIGUEIREDO,<sup>3</sup>  
AND ANDRÉ LUIZ QUAGLIATTO SANTOS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratory of Animal Anatomy, Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Uruguaiana, RS, Brazil

<sup>2</sup>Laboratory of Wild Animals Teaching and Research, Federal University of Uberlândia (UFU), Uberlândia, MG, Brazil

<sup>3</sup>Department of Animal Biology, Animal Anatomy Area, Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ), Seropédica, RJ, Brazil

#### ABSTRACT

Twenty thoracic limbs of ten *Lycalopex gymnocercus* were dissected to describe origin and distribution of the nerves forming brachial plexuses. The brachial plexus resulted from the connections between the ventral branches of the last three cervical nerves (C6, C7, and C8) and first thoracic nerve (T1). These branches connected the suprascapular, subscapular, axillary, musculocutaneous, radial, median and ulnar nerves to the intrinsic musculature and connected the brachiocephalic, thoracodorsal, lateral thoracic, long thoracic, cranial pectoral and caudal pectoral nerves to the extrinsic musculature. The C7 ventral branches contribute most to the formation of the nerves (62.7%), followed by C8 (58.8%), T1 (40.0%) and C6 (24.6%). Of the 260 nerves dissected, 69.2% resulted from a combination of two or three branches, while only 30.8% originated from a single branch. The origin and innervation area of the pampas fox brachial plexus, in comparison with other domestic and wild species, were most similar to the domestic dog and wild canids from the neotropics. The results of this study can serve as a base for comparative morphofunctional analysis involving this species and development of nerve block techniques. Anat Rec, 00:000–000, 2016. © 2016 Wiley Periodicals, Inc.

**Key words:** Azarás fox; forelimb; peripheral nervous system; thoracic limb; wild carnivorans

#### INTRODUCTION

*Lycalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814), known as the pampas fox, Azara's fox or Azara's zorro, is a wild canid with distribution restricted to southern Brazil, eastern Argentina and Uruguay, eastern Bolivia and western Paraguay. It inhabits the Pampas biome and part of the Campos Gerais biome (Mata Atlântica domain) until the transition area with the Cerrado biome (Langguth, 1975). Its total length varies from 86.0 to 106.0 cm and its body mass is between 3 and 8 Kg. It has a thin snout, yellowish-gray fur on its back, pale underparts and furry tail. In addition, it has solitary

Grants: This research was supported by Veterinary Tutorial Education Program from Federal University of Pampa.

\*Correspondence to: Paulo de Souza Junior, Laboratory of Animal Anatomy, Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Uruguaiana, RS, Brazil. Tel: +55 55-81458393/Fax: +55 55-39110200 E-mail: paulosouza@unipampa.edu.br

Received 17 February 2016; Revised 29 June 2016; Accepted 27 July 2016.

DOI 10.1002/ar.23509

Published online 00 Month 2016 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

and nocturnal habits and an omnivorous diet, composed of small vertebrates, insects and plants (Eisenberg and Redford, 1999; Hunter, 2011). Included in the Appendix II of CITES (CITES, 2014), it is often targeted for eradication by livestock breeders and hunted for its fur besides facing habitat destruction (Jiménez et al., 2008). Detailed studies of the anatomy of the pampas fox are limited to describing its encephalic vascularization (Depedrini and Campos, 2003; Depedrini and Campos, 2007), the topography of its lumbar intumescence and medullary conus (Souza Junior et al., 2014c) and lumbosacral plexus formation (Lorenzao et al., 2016).

Since thoracic limbs not only act in locomotion, but also serve to capture prey, analysis of their morphology can reveal good predictors of numerous ecological variables, such as the size and kind of the prey, the locomotor repertoire, the role in supporting the body mass and the habitat (Meachen-Samuels and Van-Valkenburgh, 2009). Although the study of the musculature of the limbs is adequate for a functional understanding, knowledge of the nerves that stimulate those muscles is essential for systematic studies of the physiology of locomotion (Yoshitomi et al., 2012). The brachial plexus of nerves is usually formed by a varied pattern of junctions between the ventral branches of the sixth, seventh and eighth cervical spinal nerves (C6, C7, and C8) and the first and second thoracic spinal nerves (T1 and T2) (Getty, 1986). The nerves run through the intertransversal muscles, crossing the ventral edge of the scalenus muscle and extending to the limb through the axillary space. Their fibers travel short distances and segregate into variable combinations to form the nerves that supply the muscles and skin of the thoracic limb (Evans and De Lahunta, 2013).

Comparative study of the formation of the brachial plexus between species has attracted interest since the nineteenth century (Paterson, 1887), but according to Johnson et al. (2010), its understanding remains one of the most challenging areas of contemporary anatomy. Variations in the levels of origins of the brachial plexus can be related to genetic and embryonic factors, represented by the position in which the buds of limbs develop in relation to the neural axis. According to Carpenter (1978), the more cephalic this region is, the more cranial will be the branches that participate in forming the plexus. Comparative anatomic analyses of the brachial plexus can also corroborate the hypothesis that during the evolutionary process a cranial migration occurred of the spinal nerves that take part in forming this plexus (Parada et al., 1989). From an applied standpoint, the morphofunctional study of this plexus facilitates diagnosis of neuromuscular dysfunctions and guides development of regional nerve block techniques (Johnson et al., 2010).

Despite ample morphofunctional knowledge of the brachial plexus of domestic dogs and cats (Allam et al., 1952; Sharp et al., 1990; Sharp et al., 1991; Aubert et al., 2004), descriptions containing both the origin and distribution of this plexus in wild carnivores still scarce. These are restricted to *Ursus maritimus* (Matsushima, 1966 apud Yoshitomi et al., 2012), *Arctocephalus australis* (Souza et al., 2010), *Atelocynus microtis* (Pinheiro et al., 2013), *Leopardus pardalis* (Chagas et al., 2014) and *Cerdocyon thous* (Souza Junior et al., 2014b) and most of these studies are based on dissection of only one or two individuals.

Because of this lack of anatomical knowledge, the aim of this study was to describe the origin and ramifications of the brachial plexus of *L. gymnocercus*. Thus, the results can be useful for veterinary procedures in the species, as well as provide a base for studies of functional aspects, evolutionary biology and zoology.

## MATERIALS AND METHODS

We analyzed the thoracic limbs and respective brachial plexuses of ten adult specimens of *Lycalopex gymnocercus* (seven males and three females) found dead on highways in the southwestern part of the state of Rio Grande do Sul, Brazil. The Brazilian Institute of Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA) approved the study (IBAMA/SISBIO authorization no. 33667-1). The cadavers were transported to the Laboratory of Animal Anatomy of Federal University of Pampa (UNIPAMPA), Uruguaiana, Rio Grande do Sul, Brazil, where they were fixed with subcutaneous, intramuscular and intracavity injection of an aqueous solution of 50% buffered formaldehyde and then immersed in a low-density polyethylene plastic box containing the same solution at 10% for at least 14 days before dissection.

Macroscopic dissections were carried out to reveal the muscles and the origins and ramifications of the nerves forming the brachial plexus. After complete removal of the skin and fasciae, we made two sagittal incisions in the pectoral musculature, extending from the manubrium to the xyphoid levels, followed by abduction of the limbs to provide more axillary space for dissection of the nerves. The axillary and brachial vessels' arrangement were recorded in relation to the nerves and then they were removed. For better visualization of the cervical and thoracic ventral branches, we removed the musculature that covered the intervertebral foramina and vertebral bodies with tweezers and a Farabeuf chisel (10 mm). The transverse processes were removed with pliers and the spinal medulla was exposed ventrally by abrasion of the vertebral bodies with a pear-tipped vulcanite drill bit coupled to a power drill (Black & Decker, 9.6V®). The nerves formations were determined carefully after epineurium removal. The nerves were denominated in conformity with *Nomina Anatomica Veterinaria* (2012), except for the brachiocephalic nerve, which was designated according to Evans and De Lahunta (2013).

Finally, we took photos with a digital camera (Canon® EOS Rebel T3i, 16MP) and made schematic drawings of all the plexuses. The data containing the origins of each nerve were tabulated in spreadsheets and t-tests were performed for comparison of the mean numbers of branches forming the plexuses between antimers and sexes, at 5% significance, with the BioEstat 5.3® software.

## RESULTS

The macrodissections allowed systematizing and documenting the components of the brachial plexus in the 10 *Lycalopex gymnocercus* specimens. The 20 plexuses resulted from the connections between the ventral branches of the last three cervical spinal nerves (C6, C7, and C8) and the first thoracic spinal nerve (T1). These branches connected the suprascapular, subscapular,

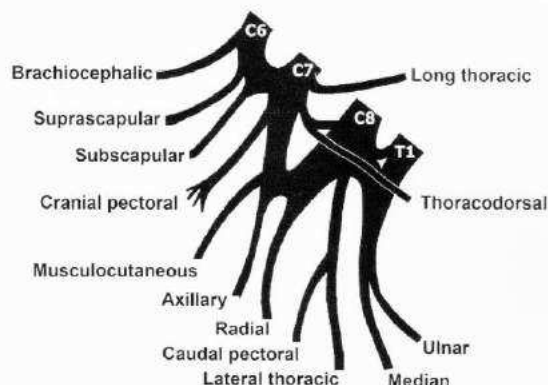


Fig. 1. Diagram of the most common origin and distribution of the nerves of the brachial plexus of *Lycalopex gymnocercus*.

axillary, musculocutaneous, radial, median and ulnar nerves to the intrinsic musculature and connected the brachiocephalic, thoracodorsal, lateral thoracic, long thoracic, cranial pectoral and caudal pectoral nerves to the extrinsic musculature (Figs. 1 and 2). The phrenic nerve, although not part of the plexus, started from C7 in all the plexuses.

When considering the set of 13 nerves dissected in the 20 plexuses ( $n = 260$ ), we found that the ventral branches of C7 contributed most to the nerve formation (62.7%), followed by C8 (58.8%), T1 (40.0%) and C6 (24.6%). The sum of the number of ventral branch contributions to form the 20 plexuses did not differ between antimers: there were exactly 242 in each side (Fig. 3). All told, 484 ventral branches formed 260 nerves and each nerve was formed, on average, by a combination of nearly two branches (1.86 branches/nerve). With respect to the sexes, each nerve was formed by an average of 1.86 branches in both males and females. There was no significant difference ( $\alpha = 0.05$ ) between the number of contributions of the branches between the sexes ( $P$ -value = 0.9651) or antimers ( $P$ -value = 1.00).

The origin of the nerves was exactly symmetrical in two male individuals (20%). The differences found in the origin of the nerves between the right and left plexuses of a single individual were restricted to at most three different branch contributions.

The origin of each nerve and its motor innervation are shown in Tables 1 and 2.

The suprascapular nerve entered in the groove between the supraspinatus and subscapularis muscles, accompanied by suprascapular vessels. The nerve crossed to the lateral surface, innervated the supraspinatus muscle and passed ventral to the acromion to reach infraspinatus muscle. The subscapular was a single and short nerve that became divided in two branches to innervate the subscapular muscle and ended restricted to the medial face of the limb.

The axillary nerve was proximally accompanied by axillary artery and entered the space between subscapular and teres major muscles. At this level, it divided into a short part to supply subscapular and teres major muscles and a long part that crossed to the lateral surface of the limb to innervate both parts of deltoideus and

teres minor muscle. This last part followed distally, parallel to caudal circumflex humeral artery and axillobrachial vein, and originated the cranial lateral cutaneous nerve. This nerve ran distally accompanied by the cephalic vein and, at the level of flexor surface of the elbow, anastomosed with a superficial branch from radial nerve. From this point, it followed distally to the forearm and became the cranial cutaneous antebrachial nerve.

The musculocutaneous nerve ran close to the caudal margin of biceps brachii muscle and offered a small branch to the coracobrachialis muscle, a large proximal branch to the biceps brachii and a distal branch to the brachial muscle. A communicating branch to the median nerve emerged just proximal to the distal branch to the brachial muscle. The distal continuation of musculocutaneous nerve was the medial cutaneous antebrachial nerve, which passed over pronator teres muscle and ended at the level of distal radius.

The radial was the largest nerve and innervated more muscles than any other. It passed between the axillary vessels and crossed from medial to lateral surface in the space between long and medial heads of triceps brachii muscle. In this pathway, the radial nerve gave branches to tensor fascia antebrachial muscle and to all heads of triceps brachii muscle. Distally the nerve followed on the lateral surface of brachial muscle and divided into two main branches: deep and superficial. The deep distributed branches to all cranio-lateral muscles of the forearm and ended at the level of distal radius. The superficial branch was cutaneous and ran cranially in the forearm. It divided into lateral and medial parts at the level of the third of the radius. Both parts followed distally, parallel to the cephalic vein, and ended on the dorsal surface of the paw. The medial branch joined the cranial lateral cutaneous brachial nerve.

The median and ulnar nerves arose together and enveloped by a delicate fascia. The median diverged from ulnar nerve at the level of proximal humerus but didn't give off branches until it reached the medial epicondyle. The muscular branches of the median nerve supplied all of the caudomedial muscles of the forearm, excepting flexor carpi ulnaris. Finally, the nerve followed distally in the forearm accompanied by the median vessels and finished in the palmar surface of the paw.

The ulnar nerve was the most caudally located nerve of the plexus in the arm. This nerve followed along with the medial head of the triceps brachii muscle, crossed caudally to the medial epicondyle and deepened under the ulnar head of the flexor carpi ulnaris. It gave off muscular branches to both heads of flexor carpi ulnaris and to the humeral head of the deep digital flexor. Proximally in the arm the ulnar nerve originated the caudal cutaneous antebrachial nerve directed to the olecranon region. At the level of the middle third of the forearm, the ulna nerve originated a palmar and a dorsal branch that ended in the palmar surface of the paw.

The brachiocephalic nerve passed cranially to the shoulder joint, supplied cleidobrachialis muscle and continued as a cutaneous nerve to the cranial part of the arm. Among the nerves that supplied the extrinsic musculature, only the brachiocephalic originated a cutaneous branch. The cranial and caudal pectoral nerves had a short path until reached the corresponding pectorales muscles. The long thoracic nerve passed on the lateral

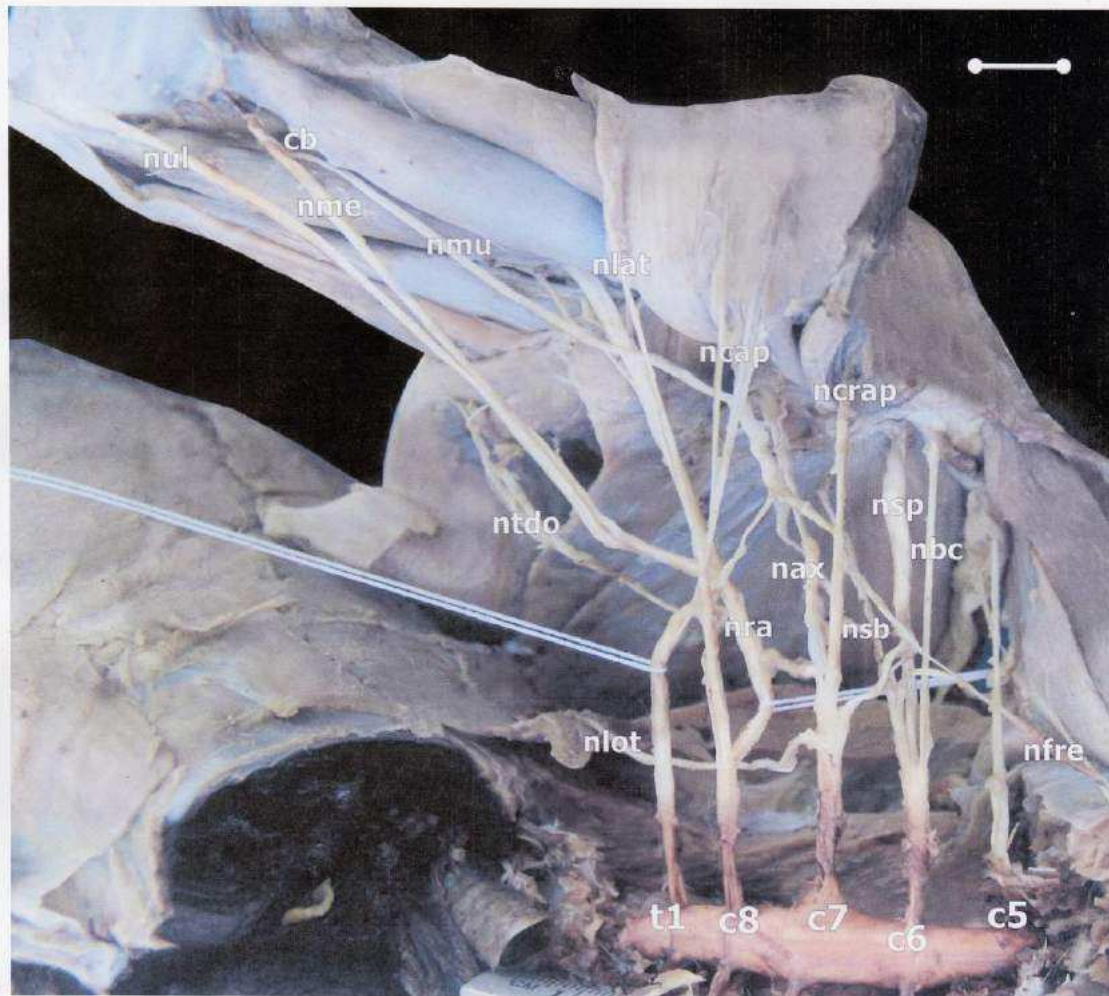


Fig. 2. Origin and ramification of the right brachial plexus of an adult male *Lycalopex gymnocercus* (ventromedial view). c5, c6, c7, c8, cervical segments 5, 6, 7 and 8; t1, thoracic segment 1; nbc, brachiocephalic nerve; nax, axillary nerve; ncrap, cranial pectoral nerves; ncap, caudal pectoral nerves; nme, median nerve; nra, radial nerve; nsb,

subscapular nerve; nsp, suprascapular nerve; ntido, thoracodorsal nerve; nlot, long thoracic nerve; nlat, lateral thoracic nerve; nmu, musculocutaneous nerve; ntl, ulnar nerve; cb, communicating branch between musculocutaneous and median nerves; nfre, phrenic nerve (cranially folded). Scale bar 1cm.

surface of the thoracic part of the serratus ventralis muscle to supply it. The thoracodorsal nerve accompanied the thoracodorsal vessels deep to the latissimus dorsi muscle. The thoracic lateral nerve followed together with the thoracic lateralis vessels, dorsally to the dorsal margin of deep pectorales and medially to axillary lymph nodes.

The axillary artery was situated caudally to the musculocutaneous nerve, medially to the radial nerve and cranially to the common trunk of the median and ulnar nerves. The brachial artery was located just caudal to musculocutaneous nerve and cranially to the median and ulnar nerves. The median artery followed the

median nerve along its course in the antebrachium, both deeply protected by forearm muscle.

## DISCUSSION

### Origin of the Brachial Plexus

The brachial plexus of *Lycalopex gymnocercus* started from the ventral spinal branches C6, C7, C8 and T1 in the 20 limbs analyzed. This coincides with the most frequent formation (58.62%) of the plexuses of domestic dogs, although the contribution of C5 and/or T2 was also observed by Allam et al. (1952). This formation of the brachial plexus has also been confirmed in the other

## BRACHIAL PLEXUS OF THE PAMPAS FOX

5

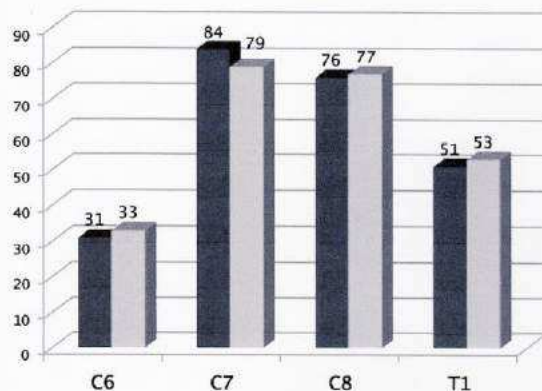


Fig. 3. Graph representing the total number of contributions of the ventral branches (segments C6, C7, C8 and T1) between antimers in the formation of the brachial plexuses ( $n = 20$ ) of *Lycalopex gymnocercus* (left limb: dark grey columns; right limb: light grey columns).

carnivores for which the brachial plexus has been described: domestic cats (Getty, 1986; Aubert et al., 2004), *Arctocephalus australis* (Souza et al., 2010), *Atelocynus microtis* (Pinheiro et al., 2013), *Cerdocyon thous* (Souza Junior et al., 2014b) and *Leopardus pardalis* (Chagas et al., 2014) and. Without specifying the species, Paterson (1887) reported that in "foxes" only four branches form the brachial plexus, without mentioning which ones, but we assume they are the same ones found in *L. gymnocercus* since C6, C7, C8 and T1 form the plexus in all mammals studied so far. Non-carnivorous species having similar origin of the plexus are: *Connochaetes sp.*, *Camelus sp.*, *Coendou prehensilis*

(Paterson, 1887), sheep and goats (Getty, 1986), *Capri-cornis crispus* (Atoji et al., 1987), *Chinchilla lanigera* (Gamba et al., 2007), *Mazama gouazoubira* (Melo et al., 2007; Vieira et al., 2013) and *Okapia johnstoni* (Endo et al., 2009).

According to Allam et al. (1952), this configuration of the brachial plexus, practically confined to four ventral spinal branches, is associated with a certain limitation of movements accompanied by an absence of a clavicle and by concomitant adaptive simplifications of the shoulder muscles. Species that use forelimbs for climbing, digging, running, swimming and grappling or handling preys or food tend to have the brachial plexus formed usually by five or usually six or even more ventral branches. This is the case of the primates *Presbytis hosey*, *Cebus capucinus* (Paterson, 1887), *Cebus apella* (Ribeiro et al., 2005), *Papio ursinus* (Booth et al., 1997), *Pongo pygmaeus* (Kawashima et al., 2006), *Lagothrix lagothericha* (Cruz and Adami, 2010) and humans (Uysal et al., 2003). Other species that exhibit a varied repertoire of movements in the forelimbs, like the monotremes (Koizumi and Sakai, 1997), *Myocastor coypus* (Pop et al., 1997), *Bradypus variegatus* (Amorim Junior et al., 2003), *Hydrochaeris hydrochaeris* (Fioretto et al., 2003), *Agouti paca* (Scavone et al., 2008), *Tamandua tetradactyla* (Cruz et al., 2012) and *Myrmecophaga tridactyla* (Souza et al., 2014), also have five or more ventral branches forming brachial plexus.

By contrast, species that use the forelimbs essentially to support the weight and to walk (cursorials) exhibit four ventral branches with an eventual minor contribution of a fifth branch. This occurs in most of the ungulates as the case of domestic herbivores (Magilton et al., 1968) and wild ruminants like the *Capri-cornis crispus* (Atoji et al., 1987) and *Mazama gouazoubira* (Vieira et al., 2013).

TABLE 1. Origin and frequency of the nerves of the brachial plexus that supply the intrinsic muscles of the thoracic limb ( $n = 20$ ) of *Lycalopex gymnocercus*

Nerves	Origin	Frequency	%	Innervated muscle
<i>Suprascapularis</i>	C6	4	20	<i>Supraspinatus</i> and <i>infraspinatus</i> .
	C6 e C7	15	75	
	C7 e C8	1	5	
<i>Subscapularis</i>	C6 e C7	18	90	<i>Subscapularis</i> .
	C7	1	5	
	C7 e C8	1	5	
<i>Musculocutaneus</i>	C6 e C7	4	20	<i>Coracobrachialis</i> , <i>biceps brachii</i> and <i>brachialis</i> .
	C6, C7 e C8	1	5	
	C7	6	30	
	C7 e C8	8	40	
	C7, C8 e T1	1	5	
<i>Axillary</i>	C6, C7 e C8	2	10	<i>Subscapularis</i> , <i>teres major</i> , <i>teres minor</i> and <i>deltoideus</i> (pars acromialis and scapularis).
	C7	6	30	
	C7 e C8	12	60	
<i>Radial</i>	C7 e C8	2	10	<i>Tensor fasciae antebrachii</i> , <i>triceps brachialis</i> , <i>anconeus</i> and <i>craniolateral forearm muscles</i> .
	C7, C8 e T1	14	70	
	C8 e T1	4	20	
<i>Median</i>	C7 e C8	2	10	<i>Pronator teres</i> , <i>flexor carpi radialis</i> , <i>flexor digitorum profundus</i> , <i>flexor digitorum superficialis</i> and <i>pronator quadratus</i> .
	C7, C8 e T1	2	10	
	C8 e T1	14	70	
<i>Ulnar</i>	T1	2	10	<i>Flexor carpi ulnaris</i> and <i>flexor digitorum profundus</i> .
	C7 e C8	2	10	
	C7, C8 e T1	2	10	
	C8 e T1	14	70	
	T1	2	10	

**TABLE 2.** Origin and frequency of the nerves of the brachial plexus that supply the extrinsic muscles of the thoracic limb ( $n = 20$ ) of *Lycalopex gymnocercus*

Nerves	Origin	Frequency	%	Innervated muscle
<i>Brachiocephalic</i>	C6	20	100	<i>Clidobranchialis</i>
<i>Long thoracic</i>	C7	20	100	<i>Serratus ventralis thoracis</i>
<i>Thoracodorsal</i>	C7 e C8	10	50	<i>Latissimus dorsi</i>
	C7, C8 e T1	4	20	
	C8	1	5	
	C8 e T1	5	25	
<i>Lateral thoracic</i>	C7, C8 e T1	7	35	<i>Pectorales profundus and cutaneous trunci</i>
	C8	2	10	
	C8 e T1	9	45	
	T1	2	10	
<i>Cranial pectoral</i>	C6 e C7	1	5	<i>Pectorales superficiales</i>
	C7	8	40	
	C7 e C8	4	20	
	C7, C8 e T1	2	10	
	C8	2	10	
	C8 e T1	3	15	
<i>Caudal pectoral</i>	C7, C8 e T1	7	35	<i>Pectorales profundus</i>
	C8	2	10	
	C8 e T1	9	45	
	T1	2	10	

Although the C7 ventral branch, alone or in combination, predominated as the origin of the majority of nerves in all the plexuses analyzed (62.7%), its contribution was greater for nerves that supply extrinsic muscles, whose motor importance is less. The C8 branch was present in the formation of 58.8% of the nerves, especially those running to the intrinsic muscles. Therefore, lesions in C8 can have greater functional repercussion. When considering the possible combinations between branches, those between C8 and T1 were the most common in forming the nerves in all the plexuses (22.3%), predominantly to intrinsic muscles.

The most cranial point of origin of the brachial plexuses of *L. gymnocercus* was the C6 ventral branch in all the individuals dissected. According to Parada et al. (1989), during the evolutionary process, the origin of this plexus ascended in the cranial direction, reaching the fourth cervical spinal nerve in some apes and the third in humans. However, the presence of C4 in the formation of the plexus of monotremes (Koizumi and Sakai, 1997), sloths (Amorim Júnior et al., 2003), capybaras (Fioretto et al., 2003) and collared peccary (Moura et al., 2007) shows that the origin in the most cranial branches is not characteristic of more recent species. The genus *Lycalopex* arose more recently on the evolutionary scale than did many of these species, but the origin of the plexus is in a more caudal segment. These results are in line with those reported by Carpenter (1978) and Moura et al. (2007), who suggest that changes in the origin of the plexus are due to variations in the insertion position of the buds of the limbs in relation to the neural axis.

Of the total of 260 nerves whose origin we studied, 69.2% started from a combination of two or three ventral spinal branches, while only 30.8% came from a single branch. Of the 140 nerves that supply the intrinsic muscles, 84.2% had more than one origin, suggesting greater complexity and functional relevance of these nerves. The important radial nerve, which supplies the large majority of the extensor muscles, always originated from a combination of two (30%) or three branches (70%).

Although all the *L. gymnocercus* plexuses derived from C6, C7, C8 and T1, there were some variations in the formation of each nerve, including between antimers of the same animal, as also verified in the capybara by Fioretto et al. (2003). According to Johnson et al. (2010), variations in the neural architecture of the brachial plexus are more the rule than an exception. In a study of 200 plexuses of human fetuses, Uysal et al. (2003) observed that only 46.5% had an organization considered typical, while the majority (53.5%) had some significant variation in relation to the expected pattern. After analyzing 100 brachial plexus of human cadavers, Malukar and Rathva (2011) reported a high incidence of variations, including absence of nerves and bilateral variation.

Variations in the patterns of origin and ramification of brachial plexus can be explained through neuronal growth cones behaviors during embryonic development. Alterations in signaling between mesenchymal cells and neuronal growth cones can lead to significant variations that would persist postnatally (Dent et al., 2003).

Among 25 published studies of the anatomy of the brachial plexus of wild species, in more than half the authors did not employ more than five specimens (Pateron, 1887; Wakuri and Kano, 1966; Koizumi and Sakai, 1997; Aydin, 2003; Fioretto et al., 2003; Cruz and Adami, 2010; Souza et al., 2010; Kikuchi et al., 2011; Cruvinel et al., 2012; Cruz et al., 2012; Yoshitomi et al., 2012; Pinheiro et al., 2013; Prestes et al., 2013; Vieira et al., 2013). Therefore, such variations might not have been noted in various reports. However, we believe the sample of 10 cadavers used in this study is sufficient to reveal the existence of variations, and because we only used roadkill cadavers, the specimens reflect the characteristics of typical individuals in the wild without any bias introduced by captivity.

Although the sample was mainly composed of males (70%), we did not observe differences in the number or complexity of the plexuses between the sexes. Nevertheless, a more sex-balanced sample might have elucidated this aspect better. Melo et al. (2007) reported that the

origin of the brachial plexus of the gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*) is more cranial and the distribution is more complex in males than females.

The authors of primate studies have conjectured that the brachial plexus can vary in the pattern of ramifications depending on its position in relation to the axillary artery (Kikuchi et al., 2011). The axillary artery was located between the continuations of the ventral branches of C7 and C8, which coincides with that described for the majority of primates, including human beings (Johnson et al., 2010; Kikuchi et al., 2011) and with the descriptions of domestic dogs (Allam et al., 1952).

The anatomical relationships of the thoracic limb bones and vessels with the nerves of the brachial plexus in *L. gymnocercus* were very similar to the domestic dog. Thus, it is reasonable to suggest that the same anatomical landmarks and techniques for needle placement during brachial plexus anesthetic block in dogs (Futema et al., 2002; Campoy et al., 2008; Mahler and Adogwa, 2008) may also be effective in pampas fox. For the same reasons, ultrasound-guided needle insertion, as performed in dogs (Campoy et al., 2010), might also improve the rate of success of anesthetic block in pampas fox. However, electrophysiological and pharmacological studies would provide even more support.

In the brachial plexus of domestic animals, the ventral branches ramify into roots, some of which join to form the trunks of the plexus. In opposition, the brachial plexus of human and non-human primates (Cruz and Adami, 2010; Johnson et al., 2010; Kikuchi et al., 2011), as well as monotremes (Koizumi and Sakai, 1997), *Hystrix cristata* (Aydin, 2003), *Sciurus vulgaris* (Aydin, 2011), *Hippopotamus amphibius* (Yoshitomi et al., 2012), *Tamandua tetradactyla* (Cruz et al., 2012) and *Bradypus torquatus* (Cruz et al., 2013), typically demonstrate trunk arrangements: superior or cranial, middle, and inferior or caudal portions, with each trunk grossly representing the union of the cervical nerves, C5 and C6, C7, C8 and T1, respectively. More than two divisions start from each trunk, a ventral division and a dorsal division, which join to constitute cords: dorsal, lateral, and medial. In contrast, only Allam et al. (1952), in dogs, reported the existence of cord formation (superior, middle, and inferior) interposed with the roots and nerves destined to the musculature, although in this case, trunks were not observed. In the pampas fox, however, there is only one trunk, which involves the median and ulnar nerves. The construction of the plexus in trunks and cords, however, does not constitute a morphological pattern. Instead, a distinct and well-defined root arrangement predominates, similar to that found in domestic mammals.

#### Distribution of the Nerves to the Intrinsic Musculature

From a grouped mode it can be verified that among the nerves that supply the intrinsic musculature of the thoracic limb of *L. gymnocercus*, those whose innervation areas terminate at the proximate level of the humerus-radial-ulnar joint (suprascapular, subscapular, axillary and musculocutaneous) originate from the more cranial branches of the plexus, i.e., C6, C7, and less commonly C8. The others (radial, median and ulnar), which

continue to the distal regions of the limb to supply extensor and flexor muscles of the carpus and digits, come mainly from C8 and T1, with occasional contributions from C7. Besides this, the nerves with proximally restricted location originated in several cases from a single branch, which practically did not occur in those following a distally longer path.

**Suprascapular nerve.** With predominant origin at C6 and C7 (75%) in *L. gymnocercus*, the suprascapular nerve was formed similarly to the nerve in domestic dogs (Allam et al., 1952; Getty, 1986), *Arctocephalus australis* (Souza et al., 2010), *Atelocynus microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *Cerdocyon thous* (Souza Junior et al., 2014b). An electrophysiological study of six domestic dogs revealed that the suprascapular nerve received evoked potentials from the ventral branches of C6 and C7 in all the animals evaluated (Sharp et al., 1991). This reinforces the functional importance of these branches for this nerve in canids. The origin only at C6 (20%) occurs in domestic cats (Getty, 1986) and *Leopardus pardalis* (Chagas et al., 2014). In the pampas foxes studied here, formation by C7 and C8 (5%) occurred in only one limb, something that has not been reported in other species.

Fioretto et al. (2003) suggest that the ample origin of the suprascapular nerve in some species results from the need for intense and coordinated movement of the scapular musculature during swimming. It can thus be assumed that this musculature for swimming is less functional in canids, resulting in the origin of this nerve in only one or two ventral branches, as found in *L. gymnocercus* and other canids. Contrary to this hypothesis, *A. australis* is a carnivore with thoracic limbs adapted for swimming in which the suprascapular nerve is formed by the same two branches mentioned for those canids.

With respect to the pathway and supply to the supraspinal and infraspinous muscles, the arrangement was similar to that of the domestic dog (Allam et al., 1952; Getty, 1986; Evans and De Lahunta, 2013), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In *A. australis* (Souza et al., 2010) the nerve only innervates the subscapular and supraspinal muscles.

**Subscapular nerve.** The subscapular nerve had three distinct origins, the most common being from C6 and C7 (90%). This is in line with the dissections reported by Allam et al. (1952) and Getty (1986) as well as the electrophysiological studies of Sharp et al. (1991) for domestic dogs. Among carnivores, this same origin has been reported to predominate in domestic cats (Getty, 1986), *L. pardalis* (Chagas et al., 2014) *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In one plexus, the nerve originated exclusively from C7, which has also been reported in *A. australis* (Souza et al., 2010). In the canid *A. microtis* it was found to originate only from C6 (Pinheiro et al., 2013). In one *L. gymnocercus* plexus, we observed the formation of the subscapular nerve by the combination of C7 with small contribution from C8 (5%), something absent in the descriptions of other species. Its pathway as a single nerve on the medial face of the subscapular muscle with distal ramification to supply this

muscle was similar to that described by Allam et al. (1952) and by Evans and De Lahunta (2013) in domestic dogs, by Pinheiro et al. (2013) in *A. microtis* and by Souza Junior et al. (2014b) in *C. thous*.

**Axillary nerve.** Even though C7 was identified as the origin of the axillary nerve in all the *L. gymnocercus* plexuses dissected, we noted three formation patterns of this nerve, with the combination of C7 and C8 being predominant (60%), as also observed in the *Canis familiaris* (Getty, 1986; Evans and De Lahunta, 2013), *A. australis* (Souza et al., 2010) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The second most common origin of the axillary nerve in *L. gymnocercus* was C7 alone (30%), as also found in dogs by Allam et al. (1952). In *L. pardalis* and *A. microtis* the axillary was found to come from C6 and C7 (Chagas et al., 2014; Pinheiro et al., 2013). The axillary nerve of one female pampas fox started from branches C6, C7 and C8, something that has not been reported for any other carnivore species. Its innervation pattern is similar to that reported for domestic dogs by Getty (1986) and Evans and De Lahunta (2013), for *A. microtis* by Pinheiro et al. (2013), for domestic cats, *Puma concolor* and *Panthera onca* by Sánchez et al. (2013) and for *C. thous* by Souza Junior et al. (2014b). In *A. australis*, it supplies the subscapular, teres major and deltoid muscles (Souza et al., 2010). The rest of its fine ramifications in *L. gymnocercus* were cutaneous.

The axillary nerve originated the cranial lateral cutaneous brachial nerve, which distally continued as a cranial lateral cutaneous antebrachial nerve, similar to that reported by Getty (1986) and Evans and De Lahunta (2013) in the domestic dog and by Sánchez et al. (2013) in the domestic cat, *P. concolor* and *Panthera onca*. The anastomosis of the cranial lateral cutaneous brachial nerve with the medial division of superficial branch of the radial nerve was also recognized in *L. gymnocercus* similar to that described in Carnivores (Arlamowska-Palider, 1970).

**Musculocutaneous nerve.** Although irregular in its formation, the musculocutaneous nerve of *L. gymnocercus* always started at branch C7, usually with contributions from C6 and C8, which coincides with the description for domestic cats by Getty (1986) and dogs by Getty (1986) and Evans and De Lahunta (2013). The electrophysiological studies of Sharp et al. (1990) of domestic dogs confirm the importance of C7 for the musculocutaneous nerve, by concluding that most of the evoked potential to the nerve comes from this branch. The most common origin of this nerve in *L. gymnocercus* was C7 combined with C8 (40%), similar to the pattern reported for cats (Getty, 1986). Origin solely from C7 was the second most common pattern (30%), as also reported for dogs by Allam et al. (1952). In 20% of the plexuses the musculocutaneous nerve started from C6 and C7, as also described for the carnivores *L. pardalis* (Chagas et al., 2014), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In *A. australis*, its origin is more caudal, including contribution from T1 (Souza et al., 2010). Branch T1 contributed to the musculocutaneous nerve in only one (5%) *L. gymnocercus* plexus, in combination with C7 and C8. This

shows the ample variation regarding the nerve's origin among species.

The innervation territory exhibited an arrangement similar to that of the carnivores *Canis familiaris* (Evans and De Lahunta, 2013), *Felis catus*, *Puma concolor* (Sánchez et al., 2013), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The proximal muscular branch in *L. gymnocercus* supplied the brachial biceps muscle, as also reported for the domestic dog (Allam et al., 1952; Getty, 1986), *A. australis* (Souza et al., 2010) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In domestic cats (Getty, 1986) the proximal branch also supplies the coracobrachialis muscle. The distal branch in *L. gymnocercus* innervated only the brachial muscle, as also reported for dogs (Allam et al., 1952). In *A. australis* (Souza et al., 2010), this branch also innervates the brachial biceps muscle.

The communicating branch between the musculocutaneous and median nerves was present in all the *L. gymnocercus* plexuses, as also observed in the domestic dog (Allam et al., 1952) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). This might be functionally important, because it may permit continuing transmission of stimuli even after injury to one of these nerves (Sharp et al., 1990). This communicating branch also carries efferent fibers from musculocutaneous to median nerve to supply the paw (Kitchell et al., 1980). In humans, the presence of a communicating branch between these nerves is regarded as one of the most common variations of brachial plexus (El Falougy et al., 2013). The studies of this specific variation in humans alerted for unusual clinical signs and caution during surgical approaches (Arques, 2015), mentioned ontogenetic and developmental aspects (Saeed and Rufai, 2003), claimed for comparative studies in mammals (Iwamoto et al., 1990), but didn't speculate functional advantages.

The musculocutaneous nerve continued distally in the forearm as a medial cutaneous antebrachial nerve, with a cutaneous area that comprised the craniomedial surface of the forearm, just as described in the domestic dog (Evans and De Lahunta, 2013), domestic cat and *P. concolor* (Sánchez et al., 2013).

**Radial nerve.** The radial nerve, the largest of all those composing the plexus, was formed predominantly by branches C7, C8 and T1 (70%) in *L. gymnocercus*, as is also the case in the carnivores *Canis familiaris* (Allam et al., 1952; Getty 1986; Evans and De Lahunta, 2013), *Felis catus* (Guimarães et al., 2007), *A. australis* (Souza et al., 2010) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The C8 branch was present in the formation of all 20 radial nerves in the *L. gymnocercus* specimens dissected. This is coherent with the observations of Sharp et al. (1991) in domestic dogs, where C8 made the largest contribution in tests of evoked potential to this nerve, as well as with studies of the formation of this nerve in other domesticated and wild species. In the canid *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013), the radial nerve was reported to come from C7 and C8, as was the case in 10% of the pampas fox plexuses. Origin from C8 and T1 (20% here) has not been reported in any other carnivore species, except from 20% of *C. thous* specimens analyzed by Souza Junior et al. (2014b). The fact that the radial nerve occurred formed by three different roots in 70% of

the *L. gymnocercus* plexuses is related to its motor importance, since its branches innervate all the extensor muscles of the elbow, carpus and digits, besides the supinator and long abductor muscles of the first digit. Therefore, the innervation area of its branches was similar for dogs (Getty, 1986; Evans and De Lahunta, 2013), *A. australis* (Souza et al., 2010), domestic cats, *P. concolor*, *P. onca* (Sánchez et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The radial nerve originated a well developed (superficial) cutaneous branch, typically found in lower placental animals (Arlamowska-Palider, 1970).

Both lateral and medial branches of the superficial branch of the radial nerve provided the cutaneous innervation of craniolateral and craniomedial surfaces of the forearm and dorsal surface of the paw in the *L. gymnocercus*, as described in the domestic dog (Evans and De Lahunta, 2013), domestic cat (Guimarães et al., 2007), *P. concolor* and *P. onca* (Sánchez et al., 2013). However, the caudal lateral cutaneous brachial and the lateral cutaneous antebrachial nerves, described in the domestic cats (Getty, 1986) and dogs (Evans and De Lahunta, 2013), were not recognized in the pampas fox.

**Median and ulnar nerves.** The median and ulnar nerves originated together in a single trunk, predominantly formed by branches C8 and T1 (70%), which is in agreement with the electrophysiological findings of Sharp et al. (1990), who reported that the main part of the evoked potential to these nerves in dogs also came from C8 and T1. The existence of a common trunk for the ulnar and median nerves has been described in domestic carnivores (Getty, 1986), *A. australis* (Souza et al., 2010) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b) without the participation of the musculocutaneous and cranial pectoral nerves.

The median nerve of *L. gymnocercus* has the same origin and distribution as described for domestic dogs by Getty (1986) and Evans and De Lahunta (2013), although Allam et al. (1952) did not mention any contribution of C7, but of T2 instead, in some of the 58 plexuses dissected. Comparatively, the median nerve has been reported to start from C8 and T1 in *A. australis* (Souza et al., 2010). The contribution of C7, C8 and T1, found in only 10% of the *L. gymnocercus* plexuses, has also been described domestic cats (Getty, 1986), *L. pardalis* (Chagas et al., 2014) and *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013). The median nerve distribution to muscles is similar to domestic dogs (Allam et al., 1952), cats (Sánchez et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In *A. australis* (Souza et al., 2010), the median nerve was found to be responsible for innervation of the pronator quadratus, pronator teres, flexor carpi radialis and both superficial and deep digital flexors muscles.

For the dog ulnar nerve, there is a slight divergence between the descriptions of Allam et al. (1952) and Getty (1986), with the latter mentioning a contribution of C7, something also found in 20% of the pampas fox plexuses. Allam et al. (1952) mentioned that the median and ulnar nerves of 29 dogs came only from C8 and T1, with occasional contribution from T2. In the dissections performed, T2 did not contribute to any nerve. Sharp et al. (1990) also observed that C8 and T1 participated in the formation of the ulnar nerve in all six dogs analyzed, while C7 contributed in only one individual and gave

rise to only 1% of the efferent fibers to this nerve, going to the ulnar flexor of the carpus muscle. In *L. gymnocercus*, the median and ulnar traveled in a common trunk to the middle third of the medial face of the arm, from where the ulnar nerve continued along a more caudal path to the medial epicondyle of the humerus to innervate portions of the deep flexor muscles of the digits and the ulnar flexor of the carpus. The pathway and distribution area of this nerve are identical to those described by Allam et al. (1952) and Evans and De Lahunta (2013) in domestic dogs, in *A. australis* (Souza et al., 2010) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The majority origin of the ulnar nerve in C8 and T1 (70%) has also been reported in carnivores like domestic cats (Getty, 1986), *L. pardalis* (Chagas et al., 2014), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). Origin from C7 and C8, which occurred in 10% of the pampas fox plexuses, was not described in the carnivores studied. In *A. australis* (Souza et al., 2010), the origin was from C8, T1 and T2.

The cutaneous nerves originated by median and ulnar nerves provided cutaneous innervation to caudal surface of the forearm and palmar surface of the paw in the *L. gymnocercus* as described for the domestic dog (Getty, 1986; Evans and De Lahunta, 2013).

#### Distribution of the Nerves to the Extrinsic Musculature

These nerves originated in ample and diversified form from roots C7 to T1. The C6 branch formed the brachiocephalic nerve in all the limbs but contributed to the formation of the cranial pectoral nerve in only one limb. According to Fioretto et al. (2003), the extensive origin of these nerves reflects their ample innervation areas, since the extrinsic musculature reaches regions more distant from the limb.

**Brachiocephalic nerve.** The brachiocephalic nerve came from C6 in all the *L. gymnocercus* plexuses and showed a path and innervation area in the cleido-brachial muscle similar to that described for dogs (Evans and De Lahunta, 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). Although anatomical and electrophysiological studies often mention the contribution of C7 in forming this nerve in dogs, C6 is indicated as its main branch (Allam et al., 1952; Sharp et al., 1991). While it is not listed in *Nomina Anatomica Veterinaria* (2012), we agree with authors who have described in the plexus of dogs (Allam et al., 1952; Sharp et al., 1991; Evans and De Lahunta, 2013) because of its origin at C6 and the fact it supplies an important extrinsic muscle of the limb. Thus, morphologically it participates in the brachial plexus. In *L. gymnocercus*, along with the long thoracic nerve it was a nerve with constant formation. As in the dog (Evans and De Lahunta, 2013), the brachiocephalic nerve was the only nerve to the extrinsic musculature that also formed a cutaneous nerve.

**Long thoracic nerve.** With invariant origin at C7 in the 20 *L. gymnocercus* plexuses dissected, the long thoracic nerve followed a horizontal path and stood out from the others in the thoracic portion of the serratus ventralis muscle, supplying it. This description of origin, route and innervation area is identical to that of the

domestic dog (Evans and De Lahunta, 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The origin of this nerve from C7 and C8 has been reported, among various species, in the domestic dog (Getty, 1986) and *A. australis* (Souza et al., 2010).

**Pectoral nerves.** The cranial pectoral nerves in *L. gymnocercus* had six different starting points, with predominance of C7 alone (40%). This result agrees with that reported by Getty (1986) and Evans and De Lahunta (2013) for dogs, in which this nerve is highly irregular with respect to branches and origin, but most often comes from C6, C7 and C8, alone or in combinations. This was also verified in 75% of the *L. gymnocercus* plexuses, while 25% had discrete contributions from T1. The cranial pectoral nerves supplied the superficial pectoral muscle, as also reported for the dog (Getty, 1986), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b).

The caudal pectoral nerves also presented different formation patterns, but the combination of C8 and T1 predominated (45% of the cases), as also described for *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). The T1 branch was present in 90% of the plexuses, confirming the more caudal origin in comparison with the cranial pectoral nerve. In studying six domestic dogs, Sharp et al. (1991) determined that C8 participated in the formation of all the caudal pectoral nerves, while T1 contributed in 66% and C7 in only 16%. The innervation distribution went to different areas of the deep pectoral muscle, as in dogs (Getty, 1986), *A. australis* (Souza et al., 2010), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b).

Some reports have described the origin of the pectoral nerves together, resulting in a larger number of roots in their formation. These studies reveal, for example, that the pectoral nerves come from C7 and C8 in domestic cats (Getty, 1986), C7, C8 and T1 in *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and C6, C7, C8 and T1 in *A. australis* (Souza et al., 2010).

**Thoracodorsal nerve.** The thoracodorsal nerve came from the combination of C7 and C8 in 50% of the *L. gymnocercus* plexuses dissected, and also received a contribution from T1 in 45% of the cases. According to Evans and De Lahunta (2013), this nerve is formed by branch C8 with possible contributions from C7 and/or T1 in dogs, the same pattern observed in the pampas fox. In analyzing evoked potentials, Sharp et al. (1991) found that C7 and C8 were the most functional branches for this nerve in dogs. The thoracodorsal nerve has been reported to start from C6 alone in *A. australis* (Souza et al., 2010), C8 alone in *L. pardalis* (Chagas et al., 2014) and C8 and T1 together in *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In the pampas fox, it was responsible exclusively for innervation of the latissimus dorsi muscle, as also the case for domestic dogs (Evans and De Lahunta, 2013), *A. australis* (Souza et al., 2010), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b).

**Lateral thoracic nerve.** The lateral thoracic nerve in *L. gymnocercus* started predominantly from C8

and T1 (45%), although other formations with discrete contributions from C7 also occurred in 35% of the cases. This formation between C8 and T1 has also been reported as most common in domestic dogs (Getty, 1986; Sharp et al., 1991; Evans and De Lahunta, 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). Its innervation area included parts of the deep pectoral and cutaneous muscles of the trunk near the axillary regions, as also reported for the domestic dog (Evans and De Lahunta, 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). In *A. australis* (Souza et al., 2010) it only innervates the cutaneous muscle of the trunk.

In conclusion, the brachial plexus of the pampas fox, *L. gymnocercus*, has identical origin and similar ramification to other carnivores species, especially domestic dogs (Allam et al., 1952), *A. microtis* (Pinheiro et al., 2013) and *C. thous* (Souza Junior et al., 2014b). Indeed, *L. gymnocercus*, *C. thous* and *A. microtis* inhabit the Neotropics and have the same number of chromosomes (74) (Pessutti et al., 2001). Therefore, it appears reasonable to assume that the similarities in the morphology of brachial plexus can reflect some phylogenetic proximity of these species. Studies of the plexuses of other wild canids may provide stronger evidence of that supposition.

## LITERATURE CITED

- Allam MW, Lee DG, Nulsen FG, Fortune EA. 1952. The anatomy of the brachial plexus of the dog. *Anat Rec* 114:173-179.
- Amorim Jr AA, Amorim MJAAL, Silva DR, Pimentel DS, Araújo FP, Alvim MMS. 2003. Origem do plexo braquial no bicho-preguiça (*Bradypus variegatus* SHINZ, 1825). *Int. J. Morphol* 21:54.
- Arlamowska-Palider A. 1970. Morphological studies on the main branches of the radial nerve in mammals. *Acta Theriol* 15:185-197.
- Arques HF. 2015. Communication between the median and musculocutaneous nerve. an anatomical study. *Int J Pharm Bio Sci* 6:951-957.
- Atoji Y, Yoshitaka S, Sugimura M. 1987. Brachial and Lumbosacral plexuses and brain of the Japanese serow. In: Soma H, editor. *The biology and management of Capricornis and related Mountain Antelopes*. Amsterdam: Springer. p 257-268.
- Aubert L, Carozzo C, Devillaire AC, Crevier-Denoix N, Moissonnier P. 2004. Macro and microanatomical characterization of the cat brachial plexus. *Cells Tissues Organs* 176:205-210.
- Aydin A. 2003. Brachial plexus of the porcupine (*Hystrix cristata*). *Vet Med* 48:301-304.
- Aydin A. 2011. The spinal nerves that constitute the brachial plexus in the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Vet Med* 56:405-408.
- Booth KK, Baloyi FM, Lukhele OM. 1997. The brachial plexus in the chacma baboon (*Papio ursinus*). *J. Med. Primatol* 26:196-203.
- Campoy L, Martin-Flores M, Looney AL, Erb HN, Ludders JW, Stewart JE, Gleed RD, Asakawa M. 2008. Distribution of a lidocaine-methylene blue solution staining in brachial plexus, lumbar plexus and sciatic nerve blocks in the dog. *Vet Anaesth Analg* 35:348-354.
- Campoy L, Bezuidenhout AJ, Gleed RD, Martin-Flores M, Raw RM, Santare CL, Wang AL. 2010. Ultrasound-guided approach for axillary brachial plexus, femoral nerve, and sciatic nerve blocks in dogs. *Vet Anaesth Analg* 37:144-153.
- Carpenter MB. 1978. *Neuroanatomia Humana*, 7th ed. Rio de Janeiro: Interamericana.
- CITES. Appendices I, II and III. Geneva: CITES Secretariat, 2014.
- Chagas KLS, Fé LCM, Pereira LC, Branco E, Lima AR. 2014. Descrição morfológica do plexo braquial de jaguatirica (*Leopardus pardalis*). *Biotemas* 27:171-176.
- Cruvinel AC, Mota PS, Lopes GC, Rosa MCB, Zampieri MM, Birck AJ, Filadelpho AL, Guimarães GC. 2012. Anatomia do Plexo Braquial do Tamanduá Mirim (*Tamandua tetradactyla*). *Revta Cient. Eletr. Med. Vet* 10:19.

- Cruz GAM, Adami M, Almeida AEFS, Silva EAAC, Faria MMMD, Pinto MGF, Silva RDG. 2012. Características anatômicas do plexo braquial de tamandua-mirim (*Tamandua tetradactyla* Linnaeus, 1758). *Rev Bras Saúde Prod Anim* 13:712-719.
- Cruz GAM, Adami M. 2010. Anatomia do plexo braquial de macaco-barrigudo (*Lagothrix lagotherica*). *Pesq Vet Bras* 30:881-886.
- Cruz GAM, Adami M, Oliveira VL. 2013. Características anatômicas do plexo braquial de bicho-preguiça-de-coleira (*Bradypus torquatus* Illiger, 1811). *Biotemas* 26:195-201.
- Dent EW, Tang F, Kalil K. 2003. Axon guidance by growth cones and branches: common cytoskeletal and signaling mechanisms. *Neuroscientist* 9:343-353.
- Depedrini JS, Campos R. 2003. A systematic study of the brain base arteries in the pampas fox (*Dusicyon gymnocercus*). *Braz J Morphol Sci* 20:181-188.
- Depedrini JS, Campos R. 2007. Systematization, distribution and territory of the caudal cerebral artery on the surface of the brain in pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*). *Braz J Morphol Sci* 24:126-136.
- Eisenberg JF, Redford KH. 1999. Mammals of the neotropics: the central neotropics (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil), vol. 3. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- El Falougy H, Selmeciova P, Kubikova E, Stenova J, Haviarova Z. 2013. The variable communicating branches between musculocutaneous and median nerves: a morphological study with clinical implications. *Bratisl Lek Listy* 114:290-294.
- Endo H, Koyabu D, Hayashida A, Oishi M, Kawada S, Komiya T. 2009. The brachial plexus adapted to the semi-elongated neck in the ocapí. *Mamm Study* 34:209-212.
- Evans HE, De Lahunta A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*, 4th ed. Philadelphia: Saunders Elsevier.
- Fa bio Futema DVM, MS, Denise Tabacchi Fantoni DVM, PhD, Jose Otavio Costa Auler Jr MD, PhD, Silvia Renata Gaido Cortopassi DVM, PhD, Andrea Acaui DVM & Angelo Joa Stopiglia.
- Fioretto ET, Castro MFS, Guidi WL, Mainardi R, Souza RR, Ribeiro AACM. 2003. Gross anatomical organization of the capybara's (*Hydrochaeris hydrochaeris*) brachial plexus. *Anat. Histol Embryol* 32:169-174.
- Futema F, Fantoni DT, Auler JOC, Cortopassi SRG, Acaui A, Stopiglia AJ. 2002. A new brachial plexus block technique in dogs. *Vet Anaesth Analg* 29:133-139.
- Gamba CB, Castro TF, Rickes EM, Pereira MAM. 2007. Sistematização dos territórios nervosos do plexo braquial em chinchila (*Chinchilla lanigera*). *Braz J Vet Res an Sci* 44:283-289.
- Getty R. 1986. *Anatomia dos Animais Domésticos*, 5th ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Guimarães GC, Machado MRF, Santos ALQ, Miglino MA, Cattelan JW. 2007. Origem, ramificação e distribuição do nervo radial no braço do gato doméstico (*Felis catus domesticus*, Linnaeus 1758). *Braz J Vet Res an Sci* 44:261-267.
- Hunter L. 2011. *Carnivores of the world*. Princeton: University Press.
- International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature. 2012. *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5th ed. Knoxville, TN: Editorial Committee.
- Iwamoto S, Kimura K, Takahashi Y, Konishi M. 1990. Some Aspects of Communicating Branch of the Musculocutaneous and Median Nerves in Man. *Okajimas Folia Anat Jpn* 67:47-52.
- Jiménez JE, Lucherini M, Novaro AJ. 2008. *Pseudalopex gymnocercus*. In: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1" <www.iucnredlist.org>, accessed online in: 17 Feb 2016.
- Johnson EO, Vekris M, Demesticha T, Soucacos PN. 2010. Neuroanatomy of the brachial plexus: normal and variant anatomy of its formation. *Surg Radiol Anat* 32:291-297.
- Kawashima T, Yoshitomi S, Sasaki H. 2006. Nerve Fibre Tracing of Branches to the Coracobrachialis Muscle in a Bornean Orangutan (*Pongo pygmaeus pygmaeus*). *Anat Hist Embryol* 36:19-23.
- Kikuchi Y, Oishi M, Shimizu D. 2011. Morphology of brachial plexus and axillary artery in bonobo (*Pan paniscus*). *Anat Histol Embryol* 40:68-72.
- Kitchell RL, Whalen LR, Bailey CS, Lohse CL. 1980. Electrophysiological studies of cutaneous nerves of the thoracic limb of the dog. *Am J Vet Res* 41:61-76.
- Koizumi M, Sakai T. 1997. On the morphology of the brachial plexus of the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*) and the echidna (*Tachyglossus aculeatus*). *J Anat* 190:447-455.
- Langguth A. 1975. Ecology and Evolution in the South American Canids. In: Fox MW, editor. *The wild Canids: their systematics, behavioral ecology and evolution*. Washington: Dogwise Publishing p 192-206.
- Lorenção CJ, Zimpel AV, Novakoski E, Silva AA, Martinez-Pereira MA. 2016. Comparison of the lumbosacral nerves formation in Pampas Fox (*Pseudalopex gymnocercus*) and Crab-eating-fox (*Cerdocyon thous*) in Relationship to Plexus Models in Dogs. *Anat Rec* 299:361-369.
- Magilton JH, Getty R, Ghoshal NG. 1968. A comparative morphological study of the brachial plexus of domestic animals (goat, sheep, ox, pig and horse). *Iowa State J Sci* 42:245-279.
- Mahler SP, Adogwa AO. 2008. Anatomical and experimental studies of brachial plexus, sciatic, and femoral nerve-location using peripheral nerve stimulation in the dog. *Vet Anaesth Analg* 35: 80-89.
- Malukar O, Rathva A. 2011. A study of 100 cases of brachial plexus. *Nat J Comm Med* 2:166-170.
- Matsushima R. 1966. The brachial plexus in the polar bear. *Hiroshima J Med Sci* 13:4-5.
- Meachen-Samuels JA, Van-Valkenburgh B. 2009. Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. *J Morphol* 270: 729-744.
- Melo SR, Gonçalves AF, de Castro Sasahara TH, Fioretto ET, Gerbasi SH, Machado MRF, Guimarães GC, Ribeiro AA. 2007. Sex-related Macrostructural Organization of the Deer's Brachial Plexus. *Anat Histol Embryol* 36:295-299.
- Moura CEB, Albuquerque JFG, Magalhães MS, Silva NB, Oliveira MF, Papa PC. 2007. Análise comparativa da origem do plexo braquial de catetos (*Tayassu tajacu*). *Pesq Vet Bras* 27:357-362.
- Parada H, Pineda UH, Lagunas EM, Vidal HA. 1989. Variaciones anatómicas de las ramas raquídeas que constituyen los troncos de origen del plexo braquial. *An Anat Norm* 7:22-26.
- Paterson AM. 1887. The limb plexuses of mammals. *J Anat Physiol* 21:611-634.
- Pessutti C, Santiago MEB, Oliveira LTF. 2001. Order Carnivora, Family Canidae (Dogs, foxes and maned wolves). In: Fowler ME, Cubas ZS, editors. *Biology, Medicine and Surgery of South American Wild Animals*, Ames: Iowa State University Press. p 279-290.
- Pinheiro LL, Souza DC, Branco E, Souza ACB, Pereira LC, Lima AR. 2013. Descrição do plexo braquial do cachorro-do-mato-de-orelhas-curtas (*Atelocynus microtis* - Selater, 1882): relato de caso. *Biotemas* 26:203-209.
- Prestes FO, Guimarães RT, Birck AJ, Filadelfo AL, Guimarães GC, Barcelos RP. 2013. Origem e distribuição do plexo braquial no veado catingueiro (*Mazama gouazoubira*). *Revta Cient. Eletr. Med. Vet* 9:20.
- Pop C, Jacob S, Ganta C. 1997. The Plexus Brachialis in *Myocastor coypus*. *Anat Histol Embryol* 26:260.
- Ribeiro AR, Prada ILS, Barros RAC, Silva DCO. 2005. Origem do plexo braquial do macaco *Cebus apella*. *Braz J Vet Res Anim Sci* 42:143-149.
- Saeed M, Rufai AA. 2003. Median and Musculocutaneous Nerves: Variant Formation and Distribution. *Clin Anat* 16:453-457.
- Sánchez HL, Silva LB, Rafasquino MB, Mateo AG, Zuccolilli GO, Portiansky EL, Alonso CR. 2013. Anatomical study of the forearm and hand nerves of the domestic cat (*Felis catus*), puma (*Puma concolor*) and jaguar (*Panthera onca*). *Anat Histol Embryol* 42:99-104.
- Scavone ARF, Machado MRF, Guimarães GC, Oliveira FS, Gerbasi SHB. 2008. Análise da origem e distribuição dos nervos periféricos do plexo braquial da paca (*Agouti paca* Linnaeus, 1766). *Cienc Anim Bras* 9:1046-1055.
- Sharp JW, Bailey CS, Johnson RD, Kitchell RL. 1990. Spinal Nerve Root Origin of the Median, Ulnar and Musculocutaneous Nerves and their Muscle Nerve Branches to the Canine Forelimb. *Anat. Histol Embryol* 19:359-368.
- Sharp JW, Bailey CS, Johnson RD, Kitchell RL. 1991. Spinal root origin of the radial nerve and nerves innervating shoulder muscles of the dog. *Anat. Histol Embryol* 20:205-214.

- Souza DAS, Castro TF, Franceschi RC, Silva Filho RP, Pereira MAM. 2010. Formação do plexo braquial e sistematização dos territórios nervosos em membros torácicos de lobos marinhos *Arctocephalus australis*. *Braz J Vet Res An Sci* 47: 168–174.
- Souza PR, Cardoso JR, Araujo LBM, Moreira PC, Cruz VS, Araujo EG. 2014. Gross Anatomy of the Brachial Plexus in the Giant Anteater (*Myrmecophaga tridactyla*). *Anat Histol Embryol* 43: 341–345.
- Souza JP, Carvalho NC, Mattos K, Santos ALQ. 2014a. Origens e ramificações do plexo braquial no cachorro-do-mato *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766). *Pesq Vet Bras* 34:1011–1023.
- Souza JP, Mattos K, Carvalho NC, Santos ALQ. 2014b. Topography of the lumbar intumescence and medullary conus in *Lycalopex gymnocercus*. *R Bras Ci Vet* 21:173–177.
- Uysal II, Seker M, Karabulut AK, Buyukmumeu M, Ziylan T. 2003. Brachial plexus variations in human fetuses. *Neurosurgery* 53: 676–684.
- Vieira LG, Ribeiro PRQ, Lima MO, Souza RR, Valdes SAC, Santos ALQ. 2013. Origens e ramificações do plexo braquial do veado catigüeiro *Mazama gouazoubira* (Artiodactyla: Cervidae). *Biotemas* 26:137–146.
- Wakuri H, Kano Y. 1966. Anatomical study of the Plexus brachialis of an Indian elephant (*Elephas maximus* L.). *Bull. Azabu Vet. Coll* 15:1–12.
- Yoshitomi S, Kawashima T, Murakami K, Takayanagi M, Inoue Y, Aoyagi R, Sato F. 2012. Anatomical architecture of the Brachial Plexus in the Common Hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) with Special Reference to the Derivation and Course of its Unique Branches. *Anat Histol Embryol* 41:280–285.

## ANEXO A

### Instruções aos autores do periódico “Pesquisa Veterinária Brasileira”, referente ao artigo do Capítulo 2.

#### INSTRUÇÕES AOS AUTORES

Os artigos devem ser submetidos através do Sistema Scholar One, link <<https://mc04.manuscriptcentral.com/pvb-scielo>>, com os arquivos de texto na versão mais recente do Word e formatados de acordo com o modelo de apresentação disponíveis no ato de submissão e no site da revista ([www.pvb.com.br](http://www.pvb.com.br)). Devem constituir-se de resultados de pesquisa ainda não publicados e não considerados para publicação em outro periódico.

Apesar de não serem aceitas comunicações (Short communications) sob a forma de “Notas Científicas”, não há limite mínimo do número de páginas do artigo enviado.

Embora sejam de responsabilidade dos autores as opiniões e conceitos emitidos nos artigos, o Conselho Editorial, com a assistência da Assessoria Científica, reserva-se o direito de sugerir ou solicitar modificações aconselháveis ou necessárias. Os artigos submetidos são aceitos através da aprovação pelos pares (peer review).

**NOTE:** Em complementação aos recursos para edição da revista é cobrada taxa de publicação (paper charge) no valor de R\$ 2.000,00 por artigo editorado, na ocasião do envio da prova final, ao autor para correspondência.

1. Os artigos devem ser organizados em Título, ABSTRACT, RESUMO, INTRODUÇÃO, MATERIAL E MÉTODOS, RESULTADOS, DISCUSSÃO, CONCLUSÕES, Agradecimentos e REFERÊNCIAS:

a) o **Título** deve ser conciso e indicar o conteúdo do artigo; pormenores de identificação científica devem ser colocados em MATERIAL E MÉTODOS.

b) O(s) Autor(es) deve(m) sistematicamente abreviar seus nomes quando compridos, mas mantendo o primeiro nome e o último sobrenome por extenso, como por exemplo:

Paulo Fernando de Vargas Peixoto escreve Paulo V. Peixoto (inverso, Peixoto PV); Franklin Riet-Correa Amaral escreve Franklin Riet-Correa (inverso, Riet-Correa E.). Os artigos devem ter no máximo 8 (oito) autores;

c) o **ABSTRACT** deve ser uma versão do RESUMO em português, podendo ser mais explicativo, seguido de “INDEX TERMS” que incluem palavras do título;

d) o **RESUMO** deve conter o que foi feito e estudado, indicando a metodologia e dando os mais importantes resultados e conclusões, seguido dos “TERMS DE INDEXAÇÃO” que incluem palavras do título;

e) a **INTRODUÇÃO** deve ser breve, com citação bibliográfica específica sem que a mesma assuma importância principal, e finalizar com a indicação do objetivo do artigo;

f) em **MATERIAL E MÉTODOS** devem ser reunidos os dados que permitam a repetição da experimentação por outros pesquisadores. Em experimentos com animais, deve constar a aprovação do projeto pela Comissão de Ética local;

g) em **RESULTADOS** deve ser feita a apresentação concisa dos dados obtidos. Quadros (em vez de Tabelas) devem ser preparados sem dados supérfluos, apresentando, sempre que indicado, médias de várias repetições. É conveniente expressar dados complexos, por gráficos (=Figuras), ao invés de apresentá-los em Quadros extensos;

h) na **DISCUSSÃO** devem ser discutidos os resultados diante da literatura. Não convém mencionar artigos em desenvolvimento ou planos futuros, de modo a evitar uma obrigação do autor e da revista de publicá-los;

i) as **CONCLUSÕES** devem basear-se somente nos resultados apresentados;

j) **Agradecimentos** devem ser sucintos e não devem aparecer no texto ou em notas de rodapé;

k) a Lista de **REFERÊNCIAS**, que só incluirá a bibliografia citada no artigo e a que tenha servido como fonte para consulta indireta, deverá ser ordenada alfabética e cronologicamente, pelo sobrenome do primeiro autor, seguido dos demais autores (todos), em caixa alta e baixa, do ano, do título da publicação citada, e, abreviado (por extenso em casos de dúvida), o nome do periódico

ou obra, usando sempre como exemplo os últimos fascículos da revista ([www.pvb.com.br](http://www.pvb.com.br)).

2. Na elaboração do texto devem ser atendidas as seguintes normas:

a) A digitação deve ser na fonte **Cambria, corpo 10, entre-linha simples**; a página deve ser no formato **A4, com 2cm de margens** (superior, inferior, esquerda e direita), o texto deve ser corrido e não deve ser formatado em duas colunas, com as legendas das Figuras no final (logo após as REFERÊNCIAS). As Figuras e os Quadros devem ter seus arquivos fornecidos separados do texto. Os nomes científicos devem ser escritos por extenso no início de cada capítulo.

b) a redação dos artigos deve ser concisa, com a linguagem, tanto quanto possível, no passado e impessoal; no texto, os sinais de chamada para notas de rodapé serão números arábicos colocados em sobrescrito após a palavra ou frase que motivou a nota. Essa numeração será contínua por todo o artigo; as notas deverão ser lançadas ao pé da página em que estiver o respectivo número de chamada, sem o uso do “Inserir nota de fim”, do Word. Todos os Quadros e todas as Figuras têm que ser citados no texto. Estas citações serão feitas pelos respectivos números e, sempre que possível, em ordem crescente. **ABSTRACT** e **RESUMO** serão escritos corriqueiramente em um só parágrafo e não devem conter citações bibliográficas.

c) no rodapé da primeira página deverá constar **endereço profissional completo de todos os autores (na língua do país dos autores), o e-mail do autor para correspondência e dos demais autores**. Em sua redação deve-se usar vírgulas em vez de traços horizontais;

d) siglas e abreviações dos nomes de Instituições, ao aparecerem pela primeira vez no artigo, serão colocadas entre parênteses, após o nome da instituição por extenso;

e) citações bibliográficas serão feitas pelo sistema “autor e ano”; artigos de até dois autores serão citados pelos nomes dos dois, e com mais de dois, pelo nome do primeiro, seguido de “et al.”, mais o ano; se dois artigos não se distinguirem por esses elementos, a diferenciação será feita através do acréscimo de letras minúsculas ao ano. **Artigos não consultados na íntegra pelo(s) autor(es), devem ser diferenciados, colocando-se no final da respectiva referência, “(Resumo)” ou “(Apud Fulano e o ano.)”**; a referência do artigo que serviu de fonte, será incluída na lista uma só vez. A menção de comunicação pessoal e de dados não publicados é feita no texto somente com citação de Nome e Ano, colocando-se na lista das Referências dados adicionais, como a Instituição de origem do(s) autor(es). Nas citações de artigos colocados cronologicamente entre parênteses, **não se usará vírgula entre o nome do autor e o ano, nem ponto-e-vírgula após cada ano**, como por exemplo: (Priester & Haves 1974, Lemos et al. 2004, Krametter-Froetcher et. al. 2007);

f) a Lista das **REFERÊNCIAS** deverá ser apresentada em **caixa alta e baixa**, com os nomes científicos em **itálico (grifo)**, e **sempre em conformidade com o padrão adotado nos últimos fascículos da revista**, inclusive quanto à ordenação de seus vários elementos.

3. Os gráficos (=Figuras) devem ser produzidos em 2D, com colunas em branco, cinza e preto, sem fundo e sem linhas. A chave das convenções adotadas será incluída preferentemente, na área do gráfico (=Figura); evitar-se-á o uso de título ao alto do gráfico (=Figura).

4. As **legendas explicativas das Figuras** devem conter informações suficientes para que estas sejam compreensíveis, (até certo ponto autoexplicativas, independente do texto).

5. Os **Quadros** devem ser explicativos por si mesmos. Entre o título (em negrito) e as colunas deve vir o cabeçalho entre dois traços longos, um acima e outro abaixo. **Não há traços verticais, nem fundos cinzas**. Os sinais de chamada serão alfabéticos, recomeçando, se possível, com “a” em cada Quadro; as notas serão lançadas logo abaixo do Quadro respectivo, do qual serão separadas por um traço curto à esquerda.

## ANEXO B

### Instruções aos autores do periódico “*The Anatomical Record*”, referente ao artigo do Capítulo 3.

The manuscript should have uniform style according to *The Anatomical Record*, as detailed below. It should be written in English and be as concise as possible, without omitting relevant results. Literature surveys, overly detailed methods, or extensive bibliographies will not be published.

Supplemental material will be published electronically by *The Anatomical Record*. However, supplemental material is limited to video clips, 3-D files, sound files, and/or description of detailed methods. Not permitted as supplementary material is primary data (results), such as digital images, schemas, or data tables. Primary data are to be included as part of the manuscript files so that reviewers can evaluate the data. The editorial office will look at uploaded files and if digital image files, schema files, or data table files are uploaded as supplemental material, the editorial office will contact the corresponding author to correct the submission. Review will be delayed until the correction is made to the uploaded submission.

Text should be supplied in a format compatible with Microsoft Word for Windows. Mac users are asked to save their files with their appropriate file extension (i.e., .doc, .xls, .tif, .eps, etc.). For example, when saving a Word document on a Mac, please add a suffix of ".doc". **ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central) does NOT accept .pdf files.**

Abbreviations and style of references are contained in the current edition of the CBE style manual (sixth edition, 1994, Council of Biology Editors, Inc., Suite 230 N. Michigan Ave., Chicago, IL 60601). Spelling reference is to the current edition of Webster's International Dictionary. In items of nomenclature, this journal adheres to the principles specified in Nomina Anatomica, Nomina Embryologica, Nomina Anatomica Veterinaria, and Nomina Anatomica Avium, where appropriate.

Manuscripts should be subdivided into the following sequence:

Title Page  
Abstract  
Text  
Acknowledgments  
Literature Cited  
Footnotes  
Tables  
Figure Legends

Each subdivision should start on a new page.

**Title page:** The first page of the manuscript should include:

Title of paper  
Full name of author(s)  
Institutional affiliation and complete address  
Telephone and facsimile numbers and e-mail address of the corresponding author  
Running title not to exceed 45 letters and spaces

Individual and address to whom correspondence concerning manuscript should be sent

All grant information in the following format: Grant sponsor(s): \_\_\_\_\_; Grant number(s): \_\_\_\_\_.

**Abstract:** Submit an abstract of 250 words or less that will serve in lieu of a concluding summary. The abstract must be written in complete sentences. It should concisely state the significant findings without reference to the rest of the paper. Append three to eight key words at the end of the abstract for the purposes of citing your work by the secondary services.

**Text:** This is divided into an Introduction, Materials and Methods, Results, and Discussion sections.

**Literature Cited:**

Text references to literature should be arranged chronologically by author's name followed by year of publication:

. . . studies by Gheerbrandt et al., (2005) reveal

. . . studies by Geisler and Uhen (2005) shown

. . . a recent report (Buchholtz, 2007)

. . . (Uhen, 2007)

When references are made to more than one paper by the same author, published in the same year, they are to be designated in the text as (Kelley, 1970a,b) and in the literature list as follows:

Kelley RO. 1970a. An electron microscopic study of mesenchyme during development of interdigital spaces in man. *Anat Rec* 168:43-54.

Kelley RO. 1970b. Fine structure of apical, digital and interdigital cells during limb morphogenesis in man. In: *Proceedings of the VIIth International Congress of Electron Microscopy*. Vol. III: p 381-382.

Literature Cited is to be arranged alphabetically in the following style: Author's name (or names), year of publication, complete title, volume, and inclusive pages.

*Journal:*

Bartsiokas A. 2002. Hominid cranial bone structure: a histological study of Omo 1 specimens from Ethiopia using different microscopic techniques. *Anat Rec* 267:52-59.

Bräuer G, Collard M, Stringer C. 2004. On the reliability of recent tests of the Out of Africa hypothesis for modern human origins. *Anat Rec* 279:701-707.

Broadfield DC, Holloway RL, Mowbray K, Silvers A, Yuan MS, Márquez M. 2001. Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): a new *Homo erectus* from Indonesia. *Anat Rec* 262:369-379.

Bruner E, Manzi G. 2005. CT-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Ital. *Anat Rec* 285:643-657.

Bush EC, Simons EL, Allman JM. 2004. High-resolution computed tomography study of the cranium of a fossil anthropoid primate, *Paraphithecus grangeri*: new insights into the evolutionary history of primate sensory systems. *Anat Rec* 281:1083-1087.

Martin RD, MacLarnon AM, Phillips JL, Dobyns WB. 2006. The Flores hominid: new species or microcephalic dwarf? *Anat Rec* 288:1123-1145.

*Book Chapter:*

Depew MJ, Tucker AS, Sharpe PT. 2002. Craniofacial development. In: Rossant J, Tam PPL, editors. *Mouse Development: Patterning, Morphogenesis and Organogenesis*. San Diego: Academic Press. p 421-498.

**Book:**

Sternberger LA. 1986. Immunocytochemistry. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons.

**Footnotes:** Number footnotes to the text consecutively. The corresponding reference numbers must be clearly indicated in the text. Additional references to the identical footnote must be numbered with the next consecutive number, for example:

<sup>1</sup> Material used for this experiment was . . .

<sup>2</sup> provided by . . .

<sup>3</sup> See footnote 2, page . . .

Type table footnotes directly beneath the table and number them 1, 2, 3 etc. They must not be numbered in sequence with text footnotes.

**Tables:** All tables must be cited in the text and have titles. Table titles should be complete but brief. Information other than that defining the data should be presented as footnotes. Since tabular matter is expensive to reproduce, it should be simple and uncomplicated with as few vertical and horizontal rules as possible.

**Figure legends:** All figures must be cited in the text and must have legends. Number figures, including charts and graphs, consecutively throughout the text. Give text references to figures only in terms of the figure number. Whenever possible, integrate figures into the text. Group figures to fit a single page with their appropriate legend. References to relevant text passages can often reduce the length of legends and avoid redundancy.

**Abbreviations:** Spell out all nonstandard abbreviations the first time used. Abbreviations for all figures should be listed alphabetically and placed before the first figure in which they are mentioned, e.g.,

AchE                      Acetylcholinesterase

CP                        Cortical Plate

Smc                      Primary somatosensory cortex

V                         Ventral

**Digital Illustrations:** *The Anatomical Record* is known for its free-of-charge publication of high-quality figures. To maintain this level of quality, it is necessary to require images to be submitted and processed with this goal in mind. Therefore, when preparing digital art, please submit figures in separate .tif or .eps file formats, with the following attributes:

- CMYK format for color figures (color figures are FREE to all authors)
- 300 DPI/PPI for picture-only (without text of any kind) figure files
- 600 DPI/PPI for figures containing pictures and line elements (i.e., text labels, thin lines, arrows, etc.)
- 1200 DPI/PPI for black and white images such as line drawings, graphs, or charts

Scaling, cropping, and rotating should be performed in the originating application. To ensure that your figures will not be too large to upload, be sure to adjust the height and width to approximately 2500 pixels. If the figure(s) does not meet the specifications shown above (including not exceeding the maximum size of 2500 pixels), please use graphics software (e.g., Adobe Photoshop or Illustrator) to modify the figure(s).

**ATTENTION AUTHORS:** Please verify that figure files meet the printer's specifications for format and resolution, at the time that you submit the original version of your manuscript. **Note that .tif (or .eps) file formats for figures (black and white, color, and grayscale) is recommended.** We recommend creating your graphics, with all fonts and scale bars included, using Photoshop, Illustrator, or Freehand and then uploading the figure files into ScholarOne Manuscripts (formerly known as Manuscript Central). File formats that are NOT acceptable are JPG/JPEG, GIF, ONG, PCX, PNG, XBM, Word, and Excel. **For further guidance on preparing digital figure files, authors are encouraged to visit <http://cjs.cadmus.com/da/applications.asp>** . Figure files that do not

conform to the required format and resolution will delay review of your manuscript, because the editorial office will return the files to you for correction before sending your manuscript to reviewers.

**Cover Illustrations:** Authors are encouraged to submit CMYK color figures for consideration as cover illustrations. These figures must be submitted with the manuscript, preferably sized to 21 x 26 cm, with 600 DPI/PPI resolution.

**Care and Use of Experimental Animals:** *The Anatomical Record* and the American Association of Anatomists require that all studies involving experimental animals be conducted in a humane manner and in accordance with all local, state and federal guidelines for the care and utilization of laboratory animals. Husbandry of the animals must meet the [NIH Guidelines for the Care and Use of Laboratory Animals](#). Each manuscript must include details of the a) food and water regimen, b) light cycles, c) appropriate tranquilizers, analgesics, anesthetics, and care performed in association with all surgical procedures, d) manner by which the animals were euthanized, including drugs and their dosages, and e) written assurance that an Institutional Animal Care and Use Committee (or equivalent) approved the protocol.

**Protection of Human Subjects:** *The Anatomical Record* and the American Association of Anatomists also require that all studies involving human subject adhere to the principles of the Declaration of Helsinki or research in Human Beings. Each manuscript must include details of the a) number of subjects, b) age, c) gender, d) women, children and other minorities, e) inclusion and exclusion criteria, and f) written assurance that an Institutional Review Board (or equivalent) approved the protocol.

**AAA Guidelines for Research Involving Human Subjects and Vertebrate Animals:** The authors signify by submission of their manuscript that research involving use of human subjects—including research for educational studies—has been conducted according to the principles of the Declaration of Helsinki and [Title 45, U.S. Code of Federal Regulations, Part 46, Protection of Human Subjects, Revised November 13, 2001](#), unless regulated by more restrictive state or local laws. Research involving vertebrate animals must adhere to [AAA's Guiding Principles in the Care and Use of Animals](#). For investigations involving human subjects or vertebrate animals, a statement of protocol approval from an Institutional Review Board (IRB) or Institutional Animal Care and Use Committee (IACUC) or its equivalent, respectively, must be included in the Methods section of the paper. Editors/Associate Editors are expected to refuse papers in which evidence of adherence to these principles is not stated explicitly.

#### MISCELLANEOUS

- Do not hyphenate words at the end of the lines.
- Corrections to the manuscript should be typed or printed legibly in ink.
- Do not begin sentences with abbreviations.
- Spell out the word Figure in the text except when it appears in parentheses: Figure 2, (Figs. 4-6).
- Always spell out numbers when they stand as the first word in a sentence, abbreviations cannot follow such numbers. Numbers indicating time, weight and measurements are to be in Arabic numerals when followed by abbreviations (e.g., 2mm; 1sec; 3ml). In general, write out the numbers one to ten in the text. All higher numbers should be given as numerals.
- The metric system should be used for all measurements, weights, etc.
- The author will be asked to sign a [Copyright Transfer Agreement](#) transferring rights to the publisher, who reserves copyright.
- It is the current policy to underwrite all normal black-and-white tabular and illustration costs.