

ALBÉRICO JOSÉ DE MOURA SALDANHA FILHO

10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37

# **Evolução dos Tipos de Comportamentos Sociais em *Trinomys* (Rodentia:Echimyidae)**

Salvador

2007

38 ALBÉRICO JOSÉ DE MOURA SALDANHA FILHO

39

40

41

42

43

44 **Evolução dos Tipos de Comportamentos**

45 **Sociais em *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae)**

46

47

48

49

50

Dissertação apresentada ao Instituto

51

de Biologia da Universidade Federal

52

da Bahia, para a obtenção de Título

53

de Mestre em Ecologia e

54

Biomonitoramento.

55

Orientador: Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha.

56

57

58

59

60

61

62

63

Salvador

64

2007

65

## Dedicatória

---

  
66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

90

A Peu, meus Pais,

91

Alcides, Tia Cici,

92

meus Avós,

93

e Tia Dora.

94

95

96  
97  
98  
99  
100  
101  
102  
103  
104  
105  
106  
107  
108  
109  
110  
111  
112  
113  
114  
115  
116  
117  
118  
119  
120  
121  
122  
123  
124  
125  
126  
127  
128

---

Biblioteca Central Reitor Macêdo Costa - UFBA

Saldanha Filho, Albérico José de Moura.

Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia : Echimyidae) /  
Albérico José de Moura Saldanha Filho. - 2008.  
73 f. : il.

Inclui anexos.

Orientador : Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, 2007.

1. Roedor. 2. Animais - Comportamento. 3. Mamífero. 4. Evolução (Biologia). I. Rocha,  
Pedro Luís Bernardo da. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III.Título.

### Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a) Iara Sordi Joachim Bravo (UFBA) Prof(a). Dr(a) Josmara Bartolomei Fregoneze

Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha

Orientador

---

129

130

## Agradecimentos

---

131 A Deus por estar sempre ao meu lado.

132 Ao Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha pela sua excelente orientação, por ter apostado  
133 no meu potencial para pesquisa, seu exemplo como pesquisador sério, ético e metódico.  
134 Com certeza, um pesquisador possuidor de um talento excepcional que levo como  
135 referencial na minha vida. Ao ser humano Peú: possuidor de um caráter como poucos que  
136 conheço, e que se tornou “família” quando a minha estava distante.

137 Ao Prof. Dr. Charbel Niño El-Hani pelos seus ensinamentos e contribuições, os quais  
138 tornaram mais interessantes esse trabalho.

139 Aos meus pais e minhas irmãs pelo amor, incentivo e apoio ao meu crescimento  
140 profissional e pessoal.

141 Ao meu irmão Alcides por todo amor, amizade e apoio.

142 Aos membros da banca examinadora, Dr.a Iara Sordi Joaquim Bravo e Dr.a Josmara  
143 Bartolomei Fregoneze, pelas suas contribuições para tornar esse trabalho melhor.

144 Aos Drs. Alexandre Reis Percequillo e Dr. Gilson Ximenez pela identificação da espécie  
145 de *Trinomys* da Mata Atlântica.

146 Aos meus avós, pelo amor, incentivo, exemplo e apoio integral a realização desse sonho.

147 As minhas tias Mirna, Dora, Landa e Cici; meus tios Roberto, Fred e George; minhas  
148 primas Maíra, Jacira, Bartira e Andira; meus primos Pedro e Estevan por todo amor, apoio  
149 incentivo e acolhimento em Salvador.

150 Aos meus amigos-irmãos: Luciano Machado, Junior Machado e Carlos Lyra por estarem  
151 sempre ao meu lado. Sem vocês essa caminhada teria sido bem mais difícil.

152 Aos meus professores do Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento, por seus preciosos  
153 ensinamentos, os quais contribuíram para o meu crescimento profissional e pessoal. Em  
154 especial ao professores Dr. Marcelo Felgueiras Napoli e Dra. Blandina Felipe Viana.

155 A Jussara Neves Cavalcante Gomes por todo apoio e socorro.

156 Aos amigos Agustín Camacho, Vitor Rios e Thiago de Sá pelos preciosos ensinamentos  
157 em estatística.

158 Aos colegas e amigos do LVT, os quais contribuíram com suas críticas e sugestões para  
159 tornar esse trabalho mais interessante, e em especial a: Érica Sena, Jorge Nei Freitas,  
160 Diego Canário, Thiago Serafini, Alice Torres, Carol Pinho, Aline Carmo, Ilai Moradillo,  
161 Tatiane Barduke, Taissa Prazeres, André Mendonça, Wilton Fahning e Roberta  
162 Damasceno.

163 Aos meus amigos (as): Bruno Cosme, Chandra Mara e Mônica Abud por todo o apoio.

164 À minha família baiana: Leyla Mariane, Agustín Camacho e Milena Camardelli.

165 A Aloísio Cardoso por seu apoio na coleta do *Trinomys albispinus minor* em Morro do  
166 Chapéu.

167 À Dra. Flora Acuña Juncá por ter dado apoio à coleta de *Thrichomys apereoides* na região  
168 de Feira de Santana.

169 À Universidade Federal da Bahia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e  
170 Biomonitoramento.

171 À FAPESB pela bolsa de Mestrado e pelo auxílio financeiro que possibilitaram a  
172 realização de parte deste projeto.

173 Ao IBAMA por ter cedido a licença de coleta dos animais.

174 Ao Projeto Manati / PETROBRAS e a ERM do Brasil pelo apoio nas coletas.

175 À CPRM por apoiar nossa estadia na Região de Morro do Chapéu.

176 Muito obrigado!

## Índice

---

177		
178	<b>Introdução geral</b>	<b>7</b>
	Referências Bibliográficas (Introdução)	12
	<b>Capítulo 1- Manuscrito do artigo</b>	<b>19</b>
	Abstract	20
	Resumo	21
	Introdução	23
	Materiais e Métodos	25
	Espécies analisadas	25
	Coleta e manutenção	26
	Procedimento experimental	27
	Coleta de dados	29
	Análise dos dados	30
	Resultados	33
	Discussão	38
	Referências Bibliográficas	44
	Tabelas	54
	Figuras	57
	<b>Conclusão geral</b>	<b>63</b>
	Anexo (normas da revista)	65
179		
180		
181		
182		
183		
184		
185		
186		
187		
188		
189		

## INTRODUÇÃO GERAL

190  
191  
192  
193  
194  
195  
196  
197  
198  
199  
200  
201  
202  
203  
204  
205  
206  
207  
208  
209  
210  
211  
212

Socialidade representa um traço complexo e variável dentro dos diferentes grupos animais (Nevo *et al.* 1992; Jarvis & Bennet 1993; Lacey & Sherman 2007; MacDonald *et al.* 2007; Nevo 2007), e a compreensão da sua evolução representa um tópico de interesse para os ecólogos (Wolff & Sherman 2007).

Para se analisar a evolução do comportamento sob um contexto filogenético, é necessário que se utilize um grupo supostamente monofilético (Amorim 2005; Honeycutt *et al.* 2007). É através de uma filogenia robusta, com a polarização dos caracteres de interesse, que se forma uma estrutura que permite fazer inferências sobre a evolução de vários traços, tais como os comportamentais (Honeycutt *et al.* 2007). Estudos comparativos que fazem uso de filogenias para revelar padrões e processos evolutivos são os mais adequados, pois permitem mapear o caráter (ex: comportamental) de interesse na filogenia, e isso fortalece as conclusões evolutivas (Gittleman & Luh 1992; Miller & Wenzel 1995; Ebensperger 1998). Os cladogramas são usados não apenas para inferir relações de parentesco entre taxa, mas também para reconstruir as histórias evolutivas de caracteres de interesse (Miller & Wenzel 1995).

Tais estudos vêm sendo desenvolvidos para vários grupos animais, incluindo mamíferos (Guttman *et al.* 1975; Nevo *et al.* 1975; Livoreil *et al.* 1993; Mandier & Gouat 1996; Pellis & Iwaniuk 1999; Nevo *et al.* 2007; Freitas *et al.* 2008), aves (Prum 1990; Edwards & Naeem 1993), peixes (Gittleman 1981), abelhas (Bosch & Rust 2001; Alcock 2005) e aranhas (Evans 1998; Japyassú & Viera 2002; Japyassú *et al.* 2003; Pereira *et al.* 2004; Japyassú & Macagnan 2004; Japyassú & Jotta 2005).

213 A grande diversidade de modos de socialidade em roedores (Lacey & Wiczorek  
214 2003; Lacey & Sherman 2007) o tornam um grupo adequado para a investigação da  
215 biologia social (Lacey & Solomon 2003).

216 Os Hystricognathi da América do Sul, que exibem uma grande diversidade de  
217 modos de vida, estrutura social e ocupam vários tipos de habitats (Ebensperger & Cofre  
218 2001), são tidos como um modelo adequado à contribuição da ampliação do conhecimento  
219 sobre evolução da socialidade (Ebensperger 1998; Tang-Martinez 2003; Ebensperger &  
220 Blumstein 2006). Entretanto, informações ecológicas e comportamentais das espécies  
221 pertencentes a esse grupo permanecem, em grande parte, desconhecidas (Ebensperger  
222 1998; Tang-Martinez 2003).

223 Dentro dos Hystricognathi, as espécies das famílias Echimyidae e Caviidae, por  
224 exemplo, podem ser usadas para se estudar comparativamente a evolução do  
225 comportamento social (Tang-Martinez 2003). A família Echimyidae é a que possui a maior  
226 diversidade de tipos ecomorfológicos, possuindo espécies terrestres, arborícolas, semi-  
227 fossórios e semi-aquáticas (Galewski et al. (2005). Equimiídeos habitam áreas de florestas  
228 e savanas (Nowak 1999) desde a América Central até o norte da Argentina na América do  
229 Sul (Moojen 1948; Eisenberg & Redford 1999; Leite & Patton 2002), sendo que a maior  
230 parte das espécies vive na Bacia Amazônica.

231 Os roedores do gênero *Trinomys* preenchem os requisitos necessários à realização  
232 de uma análise evolutiva do comportamento com base na filogenia, devido ao fato de  
233 apresentarem espécies com diferentes graus de afiliação (Freitas *et al* 2008) e com uma  
234 filogenia bem resolvida (Lara & Patton 2000; Carvalho & Salles 2004; Leal-Mesquita et.  
235 al. 1992; Galewski et al. 2005).



236           Nosso grupo de pesquisa tem se dedicado recentemente à descrição e análise do  
237 comportamento de *T. yonenagae* e das demais espécies incluídas no presente estudo.

238 Abaixo, citamos alguns dos trabalhos desenvolvidos por nosso grupo.

239           Freitas et al. (2003) avaliaram a intensidade da afiliação em *Trinomys yonenagae*,  
240 usando variáveis individuais (número de quadrados cruzados; tempo de permanência nos  
241 quadrados laterais e número de contatos) e variáveis diádicas (distância; duração de  
242 contato e número de vocalizações), encontrando níveis elevados de afiliação tanto entre  
243 indivíduos pertencentes a um mesmo grupo social como entre indivíduos pertencentes a  
244 grupos distintos. Se os recursos disponíveis fossem limitados poderia ocorrer a seleção de  
245 baixos níveis de afiliação entre indivíduos pertencentes a grupos distintos. Com base nisso,  
246 os autores sugeriram que a limitação não sistemática de recursos não deve ter sido muito  
247 importante na evolução dessa espécie, e que outras pressões seletivas (predação, por  
248 exemplo) devem ter sido mais importantes.

249           Neves (2004) analisou as diferenças sexuais dos repertórios comportamentais e as  
250 seqüências comportamentais de *T. yonenagae* em cativeiro e descobriu que as fêmeas  
251 exibiram uma maior quantidade de tipos de comportamentos do que os machos, e que esse  
252 aumento teve relação com o acréscimo de tipos de comportamentos relacionados com  
253 contato físico. Essa autora também encontrou uma frequência muito baixa de  
254 comportamentos agressivos.

255           Rios (2005) estudou as seqüências comportamentais exibidas por díades intra-  
256 sexuais de machos e fêmeas de *T. yonenagae* em situação de cativeiro utilizando  
257 modelagem computacional. O autor utilizou dados obtidos a partir de encontros entre  
258 díades de fêmeas e díades de machos, para criar um modelo computacional semelhante à  
259 situação experimental. Com base no método de semivariograma (o qual permite analisar se  
260 uma série temporal é persistente ou não) foi analisada a tendência que um animal tem de

261 agir em resposta a outro é maior ou menor em uma determinada espécie. Os resultados  
262 mostraram que as fêmeas foram mais ativas do que os machos e exibiram uma maior  
263 quantidade de situações de contato, e que provavelmente a variação individual tem um  
264 efeito maior do que a socialidade na determinação de agir/não agir. Dando continuidade a  
265 esse trabalho Rios (2007) está analisando, em cativeiro, a evolução da socialidade em  
266 roedores pertencentes à família Echimyidae, através do uso de simulação computacional.

267 Freitas et al. (2008) analisaram a evolução da socialidade em *Thrichomys*  
268 *apereoides*, *Trinomys minor*, *T. i. denigratus* e *T. yonenagae* com base nos índices de  
269 distância e de afiliação entre indivíduos. Os resultados desse trabalho mostraram que *T.*  
270 *yonenagae* foi à espécie mais afiliativa, enquanto que *Thrichomys apereoides* e *Trinomys*  
271 *minor* foram as menos afiliativas, com *T. i. denigratus* exibindo uma afiliação  
272 intermediária.

273 Alves (2005) descreveu o repertório comportamental de *T. yonenagae* em situação  
274 de pós-captura, e comparou-os com os tipos de comportamentos exibidos em laboratório.  
275 Não foram encontradas alterações significativas dos comportamentos sociais entre animais  
276 estudados em situação de pós-captura e em laboratório. Atualmente, Alves (2007) através  
277 da análise de seqüências comportamentais, está avaliando a influência do tempo de  
278 permanência em cativeiro sobre o comportamento de *T. yonenagae*.

279 Embora Streilein (1982a, b) tenha elaborado um repertório dos comportamentos  
280 agonísticos de *Thrichomys apereoides*, foi Souza (2007) quem descreveu pela primeira  
281 vez, de modo mais completo, o repertório comportamental dessa espécie em situação de  
282 pós-captura. Esse estudo descreveu 28 tipos de comportamentos sociais. Esse estudo não  
283 encontrou diferenças entre os sexos quanto ao número de tipos de comportamentos sociais.  
284 O estudo desenvolvido por Souza (2007) preencheu uma lacuna existente no estudo dessa

285 espécie, visto que, até então, não havia sido desenvolvido nenhum estudo detalhado de seu  
286 repertório comportamental.

287 Barduke (2007) analisou o repertório comportamental de *Trinomys iheringi*  
288 *denigratus* e investigou seqüências comportamentais de interação. Esse estudo não  
289 encontrou diferença significativa entre os repertórios exibidos por machos e fêmeas,  
290 encontrando um pequeno número de tipos de comportamentos agonísticos e uma baixa  
291 freqüência de seqüências comportamentais agonísticas. Com base nesses resultados,  
292 Barduke (2007) sugeriu que *T. i. denigratus* é uma espécie com baixo nível de  
293 agressividade.

294 O objetivo do presente trabalho é compreender a evolução dos tipos de  
295 comportamentos sociais em 3 espécies de *Trinomys* que exibem diferentes níveis de  
296 afiliação, com base em uma análise comparativa e sob um contexto filogenético. Testamos  
297 à hipótese de que as espécies e o sexo diferem quanto aos tipos de comportamentos  
298 exibidos, e que as mais afiliativas exibem uma maior quantidade de tipos de  
299 comportamentos importantes na manutenção de grupos sociais. Com isso, esperamos  
300 encontrar diferenças nos comportamentos relacionados com o aumento de afiliação nessas  
301 espécies.

302

303

304

305

306

307

308

309

310 **Referências Bibliográficas (Introdução Geral)**

311

312 Alcock, J. 2005. *Animal Behavior: Na Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc. 564p.

313 Alves, I. M. M. 2005. Análise de unidades comportamentais exibidas por díades de

314 *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em laboratório e em situação de pós-captura.

315 Monografia. IBIO-UFBA.

316 Alves, I. M. M. 2007. O comportamento pode ser modificado em função do tempo de

317 permanência em cativeiro? Um estudo de caso com *Trinomys yonenagae* (Rodentia:

318 Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento-UFBA.

319 Amorim, D. S. 2005: Fundamentos de sistemática filogenética. Editora Holos. Ribeirão

320 Preto-SP.

321 Barduke, T. V. 2007. Estudo do Repertório Comportamental e das Sequências

322 Comportamentais do rato-de-espinho (*Trinomys iheringi denigratus*) durante Interações

323 Sociais Induzidas. Monografia. Instituto de Biologia-UFBA.

324 Bejder, L; Fletcher, D & Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of

325 social animals. *Animal Behaviour*, 56: 719-725.

326 Bosch, J; Maeta Y & Rust, R. A. 2001. Phylogenetic Análisis of Nesting Behavior in the

327 Genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavior*, 94: 617-627.

328 Carvalho, G. A. S & L. O. Salles. 2004. Relationships among extant and fóssil echimyids

329 (Rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linn. Soc.* 142: 445-477.

330 Ebensperger, L. A. 1998. Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as

331 study models. *Rev. Chil. Hist. Nat*, 71: 65-77.

332 Ebensperger, L. A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta*

333 *Ethol*, 46: 115-144.

334 Ebensperger, L. A & Cofré, H. 2001. On the evolution of group-living in the New World

335 cursorial hystricognath rodents. *Behav. Ecol.* 12: 227-236.

- 336 Ebensperger, L. A & Blumstein, D. T. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents  
337 is linked to predators and burrow digging. *Behav. Ecol.* 17: 410-418.
- 338 Edwards, S, V & Naeem, S. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in  
339 perching birds. *The American Naturalist*, 141 (5): 754-789.
- 340 Eisenberg, J. F & Redford, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics: The Central*  
341 *Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia and Brazil. Vol. 3. The University of Chicago Press.*  
342 609p.
- 343 Evans, T. 1998. Factors influencing the evolution of social behaviour in Australian crab  
344 spiders (Araneae: Thomisidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 205-219.
- 345 Freitas, J. N; El-Hani, C. N & Rocha, P. L. B. 2003. Affiliation in the Torch Tail Rat,  
346 *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a sand-dwelling rodent from Brazilian  
347 Semiarid Caatinga: Evolutionary Implications. *Revista de Etologia*, vol. 5, n° 2: 61-73p.
- 348 Freitas, J. N; Rocha, P. L. B & El-Hani, C. N. 2008. Affiliation in four echimyid rodent  
349 species based in intrasexual dyadic encounters: evolutionary implications. *Ethology*, 114:  
350 389-397.
- 351 Galewski, T; Mauffrey, J. F; Leite, Y. L. R; Patton, J. M & Douzery, E. J. P. 2005.  
352 Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia:  
353 Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Mol. Phylogenet. Evol.* 34: 601-  
354 615.
- 355 Gittleman, J. L. 1981. The Phylogeny of Parental Care in Fishes. *Animal Behaviour*, 29:  
356 936-941.
- 357 Gittleman, J. L & Luh, H-K. 1992. On comparing comparative methods. *Ann. Rev. Ecol.*  
358 *Syst*, 23: 383-404.
- 359 Guttman, R; G. Naftali & E. Nevo. 1975. Aggression patterns in three chromosome forms  
360 of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Animal Behaviour* 23: 485-93.

- 361 Honeycutt, R. L; Frabotta, L. J & Rowe, D. L. 2007. Rodent Evolution, Phylogenetics and  
362 Biogeography. In: Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective (Wolff, J.  
363 O & Sherman, P. W; org). The University of Chicago Press. 8-23.
- 364 Japyassú, H. F & Viera, C. 2002. Predatory plasticity in *Nephilengys Cruentata* (Araneae:  
365 Tetragnathidae): relevante for phylogeny reconstruction. Behaviour, 139: 529-544.
- 366 Japyassú, H. F; Macagnan, C. R & Knysak, I. 2003. Eggsac recognition in *Loxosceles*  
367 *gaucho* (Araneae, Sicariidae) and the evolution of maternal care in spiders. The Journal of  
368 Arachnology, 31: 90-104.
- 369 Japyassú, H. F & Macagnan, C. R. 2004. Fishing for prey: the evolution of a New  
370 Predatory Tactic Among Spiders (Araneae, Pholcidae). Revista de Etologia, 6: 79-94.
- 371 Japyassú, H. F & Jotta, G. 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina* Levi 1963  
372 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. Biota Neotropica,  
373 5: 1-15.
- 374 Jarvis, J. U. M. Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat  
375 colonies. 1981. Science 212: 571-73.
- 376 Jarvis, J. U. M & N. C. Bennett. 1993. Eusociality has evolved independently in two  
377 genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. Behavioral  
378 Ecology and Sociobiology 33: 253-60.
- 379 Lacey, E. A. 2000. Spatial and Social Systems of Subterranean Rodents. In: Life  
380 Underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E. A; Patton, J. L & Cameron,  
381 G. N; eds). University of Chicago Press. Pp: 257-296.
- 382 Lacey, E. A & Solomon, N. G. 2003. Social biology of rodents: trends, challenges and  
383 future directions. Journal of Mammalogy, 84 (4): 1135-1140.
- 384 Lacey, E. A & Wieczorek, J. R. 2003. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid  
385 perspective. Journal of Mammalogy, 84 (4): 1198-1211.

- 386 Lacey, E. A & P. W. Sherman. 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: Rodent  
387 Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W;  
388 eds). University of Chicago Press. Pp. 243-254.
- 389 Lara, M. C & Patton, J. L. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus  
390 *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. Zoological Journal of  
391 Linnean Society, 130: 661-686.
- 392 Leal-Mesquita, E. R; Yonenaga-Yassuda, Y; Chu, T. H & Rocha, P. L. B. 1992.  
393 Chromosomal characterization and comparative cytogenetic analysis of two species of  
394 *Proechimys* (Echimyidae: Rodentia) from the Caatinga domain of the State of Bahia,  
395 Brazil. Caryologia, vol. 45 (2): 197-212.
- 396 Leite, Y. L. R & Patton, J. L. 2002. Evolution of South American Spiny Rats (Rodentia:  
397 Echimyidae): The Star-phylogeny Hypothesis Revisited. Molecular Phylogenetics and  
398 Evolution, 25: 455-464.
- 399 Livoreil, B; Gouat, P & Baudoin, C. 1993. A comparative study of social behaviour of two  
400 sympatric ground squirrels (*Spermophilus spilosoma*, *S. mexicanus*). Ethology, 93: 236-  
401 246.
- 402 MacDonald, D. W; E. A. Herrera & A. B. Taber. 2007. Social Organization and Resource  
403 Use in Capybaras and Maras. In: Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary  
404 Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 393-  
405 402.
- 406 Mandier, V & Gouat, P. 1996. A laboratory study of social behaviour of pairs of females  
407 during the reproductive season in *Spermophilus spilosoma* and *Spermophilus mexicanus*.  
408 Behavioural Processes, 37: 125-136.
- 409 Miller, J. S & Wenzel, J. W. 1995. Ecological characters and phylogeny. Annu. Ver.  
410 Entomol, 40: 389-415.

- 411 Moojen, J. 1948. Speciation in the Brazilian Spiny Rats (Genus *Proechimys*, family  
412 Echimyidae). Univ. Kansas. Pub. Mus. Nat. Hist. 1: 301-406.
- 413 Neves, E. S. 2004. Diferenças sexuais do repertório comportamental de *Trinomys*  
414 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e seqüências comportamentais exibidas por díades de  
415 fêmeas em situação de cativeiro. (Monografia). Curso de Ciências Biológicas-UFBA. 56p.
- 416 Neves, E. S; Burger, R; Prazeres, T; Rocha, P. L. B & Queiroz, J. 2007. Predator Risk  
417 Assessment by Rodents: understanding the fundamentals of footdrumming in *trinomys*  
418 *yonenagae* (echimyidae). Artigo em preparação.
- 419 Neves, E. S; Longo, B; Rocha, P. L. B & Queiroz, J. 2007. Localized Immediate Early  
420 Gene Expression Related to Playbacks of Footdrumming in *trinomys yonenagae*  
421 (echimyidae). Artigo em preparação.
- 422 Nevo, E; G. Naftali & R. Buttman. 1975. Aggression patterns and speciation. Proceedings  
423 of the National Academy of Science (USA) 72: 3250-54.
- 424 Nevo, E. S. Simson; G. Heth & A. Beiles. 1992. Adaptive pacifistic behaviour in  
425 subterranean mole rats in the Sahara Desert, contrasting to and originating from  
426 polymorphic aggression in Israeli species. Behaviour 123: 70-76.
- 427 Nevo, E. 2007. Evolution of Pacifism and Sociality in Blind Mole-Rats. In: Rodent  
428 Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W;  
429 eds). University of Chicago Press. Pp. 291-302.
- 430 Nowak, R. M. 1999. Walker's Mammals of the World. Vol I e II. 6° ed. The Johns  
431 Hopkins University Press. 1921p.
- 432 Pellis, S. M & Iwaniuk A, N. 1999. The roles of phylogeny and sociality in the evolution  
433 of social play in muroid rodents. Animal Behaviour, 58: 361-373.



- 434 Pereira, W; Elpino-Campos, A; Del-Claro, K & Machado, G. 2004. Behavioral Repertory  
435 of the Neotropical Harvestman *Ilhaia Cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of*  
436 *Arachnology*, 32: 22-30.
- 437 Prum, R. O. 1990. Phylogenetic Analysis of the Evolution of Display Behavior in the  
438 Neotropical Manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*, 84: 202-231.
- 439 Rios, V. P. 2005. Seqüências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys*  
440 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em situação de cativeiro e análise de séries temporais  
441 de comportamentos utilizando modelagem computacional. (Monografia). Curso de  
442 Ciências Biológicas-UFBA.79p.
- 443 Rios, V. P. 2007. Análise da evolução da socialidade em roedores equimiídeos (Rodentia:  
444 Echimyidae) em cativeiro, usando simulação computacional. Dissertação de Mestrado.  
445 Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento-UFBA.
- 446 Souza, D. C. S. 2007. Repertório comportamental de *Thrichomys apereoides* (Rodentia,  
447 Echimyidae) em semi-cativeiro. Artigo em preparação.
- 448 Streilein, K. E. 1982a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (I).  
449 Climate and Faunal Composition. *Annals of Carnegie Museum Pittsburgh*. 79-107p.
- 450 Streilein, K. E. 1982b. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga (V).  
451 Agonistic behavior and overview. *Annals of Carnegie Museum Pittsburgh*. 345-369p.
- 452 Tang-Martínez, Z. 2003. Emerging themes and future challenges: forgotten rodents,  
453 neglected questions. *J. Mammal*, 84: 1212-1227.
- 454 Wolff, J. O & Sherman, P. W. 2007. Rodent Societies as Model Systems. In: *Rodent*  
455 *Societies: Na Ecological & Evolutionary Perspective* ( Wolff, J. O & Sherman, P. W;  
456 org.). The University of Chicago Press. 3-7.
- 457
- 458

**459 MANUSCRITO PARA APRECIÇÃO**

460

461 Este capítulo apresenta o manuscrito intitulado “**Evolução dos tipos de comportamentos**  
462 **sociais em *Trinomys* (Rodentia:Echimyidae)**”, cuja versão em inglês será submetido para  
463 apreciação e publicação no periódico científico ETHOLOGY. Este manuscrito é fruto dos  
464 resultados, discussão e conclusões originados a partir do desenvolvimento da presente  
465 dissertação. Os critérios de elaboração e formatação seguem as normas deste periódico,  
466 presentes em anexo desta dissertação.

467

468

469

470

471

472

473

474

475

476

477

478

479

480

481

482

483

484

485 **Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys***

486 **(Rodentia: Echimyidae)".**

487

488

489 Ibérico J. de M. Saldanha-Filho \* <sup>1</sup>; Pedro L. B. da Rocha \* <sup>2</sup> (autor para correspondência) & El-Hani, C. N \* <sup>3</sup>

490

491

492

493 Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil. Rua Barão de

494 Geremoabo, s/n – Ondina; Campus de Ondina – Salvador – Brasil

495 CEP. 40170-290 TEL: 55-71-3283-6559, FAX: 55-71-3283-6513

496

497 E-mails: <sup>1</sup> saldanhafilho@gmail.com, <sup>2</sup> peurocha@ufba.br, <sup>3</sup> charbel.elhani@pesquisador.cnpq.br

498

499

500

501

502

503

504

505

506

507

508

509 “ **Evolution of the kinds of social behavior in *Trinomys***  
510 **(Rodentia:Echimyidae)”.**

511 **Abstract.**

512 Little is known on how evolutionary changes on behavioral repertoire of species  
513 relates to changes in sociality. In this study we compare the expression of types of  
514 social behaviors in three species of rodents of the *Trinomys* genus (*T. yonenagae*, *T.*  
515 *iheringi denigratus* e *T. minor*) and in *Trichomys apereoides* discussing the evolution  
516 of these characteristics in *Trinomys*. For each species we registered from 8 to 12 diadic  
517 intra-sexual encounters in a neutral arena (50% between males and 50% between  
518 females) and quantified the frequency of exhibition of agonistic and affiliative  
519 behaviors. We used a two-way multivariate analysis of variance in order to detect  
520 differences in the behavioral repertoire among species and between sexes, followed by  
521 a multiple comparison test using the most common behavioral units. We interpreted  
522 evolutively the data for *Trinomys* base don the polarization methodology by outer  
523 group (*Trichomys apereoides*). Our results indicate that: (1) the greater sociality of  
524 *Trinomys yonenagae* evolved through the loss and the decrease of the frequency of  
525 agonistic behaviors (behaviors of locomotion to attack and run away and of fight),  
526 followed by the gain and increase in frequency of affiliative behaviors related top  
527 group cohesion and stability (behaviours of social grooming; non aggressive physical  
528 contact and potential olfactory recognition); (2) The lower affiliation in *Trinomys*  
529 *minor* is related to the evolutionary loss of affiliative behaviours and frequencies  
530 (behavior of non aggressive physical contact and potential olfactory recognition) and  
531 the gain and increase of frequencies of agonistic behaviors (behaviors of locomotion to  
532 attack and run away and exhibition of aggressiveness without contact). The  
533 intermediary affiliation of *T. iheringi denigratus* is due to this species' greater

534 tolerance to co-specifics than *Thrichomys apereoides* (outer group) and *Trinomys*  
535 *minor*.

536

537 **Key-words:** Sociality, Rodent behavior, Echimyidae, *Trinomys*.

538

539 **Resumo.**

540 Pouco se sabe a respeito de como mudanças evolutivas do repertório comportamental  
541 das espécies se relaciona com alterações de sua socialidade. Neste trabalho,  
542 comparamos a expressão de tipos de comportamentos sociais em três espécies de  
543 roedores do gênero *Trinomys* (*T. yonenagae*, *T. iheringi denigratus* e *T. minor*) e em  
544 *Thrichomys apereoides* e discutimos a evolução dessas características em *Trinomys*.  
545 Para cada espécie registramos de 8 a 12 encontros inter-sexuais de díades em uma  
546 arena neutra (50% entre machos e 50% entre fêmeas) e quantificamos a frequência de  
547 exibição de comportamentos sociais afiliativos e agonísticos. Para detectar diferenças  
548 do repertório comportamental entre espécies e entre sexos, utilizamos uma análise de  
549 variância de dois fatores multivariada seguida por teste de comparações múltiplas,  
550 usando os tipos mais comuns de comportamentos. Interpretamos evolutivamente os  
551 dados de *Trinomys* com base na metodologia de polarização por comparação com o  
552 grupo externo (*Thrichomys apereoides*). Nossos resultados indicam que: (1) a maior  
553 socialidade de *Trinomys yonenagae* evoluiu através da perda e diminuição na  
554 frequência de comportamentos agonísticos (comportamentos de locomoção para  
555 ataque e fuga e de luta), acompanhada do surgimento e aumento na frequência de  
556 comportamentos afiliativos relacionados com coesão e estabilidade do grupo  
557 (comportamentos de limpeza social; de contato físico não-agressivo e potencial  
558 reconhecimento olfatório); (2) a menor afiliação em *Trinomys minor* está relacionada

559 com a perda evolutiva de comportamentos e frequências afiliativas (comportamentos  
560 de contato físico não agressivo e de potencial reconhecimento olfatório) e com o  
561 surgimento e aumento na frequência de comportamentos agonísticos (comportamento  
562 de locomoção para ataque e fuga e exibição de agressividade sem contato). A afiliação  
563 intermediária de *T. iheringi denigratus* se deve ao fato dessa espécie ser mais tolerante  
564 a co-específicos do que *Thrichomys apereoides* (grupo externo) e *Trinomys minor*.

565 **Palavras-chave:** Socialidade, Comportamento de roedores, Echimyidae, *Trinomys*.

## 566 **Introdução**

567 Socialidade é um traço complexo (Nevo et al. 1992; Jarvis et al. 1994; Lacey &  
568 Sherman 2007; MacDonald et al. 2007; Nevo 2007), que pode ser muito variável mesmo  
569 dentro de um único táxon. A socialidade vem sendo aferida em estudos com mamíferos de  
570 grande porte, como cetáceos (Whitehead 1997) e ungulados (Guilhem et al. 2000; Sibbald  
571 et al. 2005) com base em uma diversidade de índices de agressividade, medidas de  
572 distância entre indivíduos (Bejder et al. 1998) e índice de afiliação (Sibbald *et. al.* 2005); e  
573 com roedores os quais indicam o grau de tolerância ou o contexto das interações sociais  
574 (Lacey et al. 1991; Manaf & Oliveira 2000). Em espécies próximas, diferentes níveis de  
575 socialidade dependem de diferentes graus de tolerância intra-específica, que podem ser  
576 mediados por comportamentos substancialmente distintos entre espécies solitárias e sociais  
577 (Lacey & Wiczorek 2003).

578 A compreensão da evolução da socialidade, ou seja, como uma linhagem de  
579 organismos solitários origina uma espécie de organismos tolerantes e que interagem  
580 afiliativamente representa um tópico de interesse (Wolff & Sherman 2007). Tais estudos  
581 dependem de uma análise comparativa de espécies proximamente aparentadas e baseada  
582 em um contexto filogenético (Honeycutt et al. 2007; Ebensperger 1998; ), e eles vêm sendo  
583 desenvolvidos para vários grupos animais (Guttman et al. 1975; Nevo et al. 1975, 2007;  
584 Livoreil et al. 1993; Mandier & Gouat 1996; Freitas et al. 2008).

585 Em roedores, por exemplo, a grande diversidade de modos de socialidade se manifesta  
586 através de uma enorme variedade de tamanhos de grupos sociais, estrutura e grau de  
587 coesão (Lacey & Wiczorek 2003; Lacey & Sherman 2007). Conseqüentemente,  
588 representam um modelo adequado para a investigação da biologia social (Lacey &  
589 Solomon 2003) e, de fato, recentemente foram realizados vários estudos sobre o tema  
590 (Faulkes & Bennett 2007; Hoogland 2007; Owings & Coss 2007). Recentemente, um

591 aumento importante no número de estudos sobre a socialidade de roedores permitiu a  
592 proposição de modelos gerais sobre a evolução desse traço (Wolff & Sherman 2007).  
593 Entretanto, até o presente momento, poucos grupos foram utilizados para desenvolver e  
594 testar esses modelos (Barash 1974; Jarvis 1981; Armitage 1981; Sherman et al. 1991;  
595 Powell & Fried 1992; Jarvis & Bennett 1993; Allainé 2000; Armitage 2007; Faulkes &  
596 Bennett 2007; Hoogland 2007; Owings & Coss 2007). A maior parte do nosso  
597 conhecimento empírico e teórico dos sistemas sociais de roedores está baseada em estudos  
598 com um número restrito de espécies de climas temperados, principalmente representantes  
599 das famílias Sciuridae e Muridae (Tang-Martinez 2003) e com roedores da família  
600 Bathyergidae (Sherman et al. 1991; Ebensperger 1998). A maioria desses estudos usa  
601 dados ecológicos para fazer inferências sobre tolerância e organização social, mas os  
602 comportamentos de interação propriamente ditos não têm sido explorados (Ebensperger  
603 1998, 2001; Lacey 2000; Ebensperger & Cofre 2001; Tang-Martinez 2003; Ebensperger &  
604 Blumsteib 2006). O fato de uma parte significativa dos estudos sobre evolução da  
605 socialidade em roedores prescindir de uma abordagem baseada na comparação entre um  
606 número maior de espécies por linhagem e amparada em um contexto filogenético adequado  
607 enfraquece o corpo de conhecimentos sobre as bases da sua socialidade. Além disso, as  
608 explicações sobre as causas da socialidade em roedores permanecem questionáveis, visto  
609 que essas hipóteses foram desenvolvidas e testadas utilizando os mesmos grupos de  
610 roedores (Ebensperger 1998). É importante, portanto, a ampliação do conhecimento sobre  
611 a diversidade de socialidade em outras roedores das previamente estudadas.

612 Diversos pesquisadores defendem que a avaliação dos comportamentos sociais de  
613 histicognatos da América do Sul pode ser utilizada para ampliar o conhecimento geral  
614 sobre evolução da socialidade em roedores (Ebensperger 1998; Ebensperger & Cofre 2001;  
615 Tang-Martinez 2003; Ebensperger & Blumstein 2006). Além disso com a obtenção dessas



616 informações será possível testar com mais segurança as hipóteses sobre evolução da  
617 socialidade neste grupo animal (Tang-Martinez 2003), aumentando assim a compreensão  
618 deste tema.

619 Os roedores equimiídeos neotropicais com uma grande diversidade de tipos  
620 ecomorfológicos (Galewski et al. 2005) e diferentes graus de afiliação (Freitas *et al.* 2008),  
621 e particularmente o gênero *Trinomys* preenchem os requisitos para a realização de uma  
622 análise comparativa baseada na filogenia. Eles apresentam espécies com diferentes graus  
623 de afiliação e com uma filogenia bem resolvida, representando deste modo um modelo  
624 adequado para o estudo da evolução da sociabilidade (Lara & Patton 2000; Carvalho &  
625 Salles 2004; Leal-Mesquita et al. 1992; Galewski et al. 2005).

626 O objetivo desse trabalho é compreender a evolução dos tipos de comportamentos  
627 sociais em 3 espécies de *Trinomys* que exibem diferentes níveis de afiliação, com base em  
628 uma análise comparativa e sob um contexto filogenético. Testamos a hipótese de que as  
629 espécies e o sexo diferem quanto aos tipos de comportamentos exibidos, e que as mais  
630 afiliativas exibem uma maior quantidade de tipos de comportamentos importantes na  
631 manutenção de grupos sociais. Com isso, esperamos encontrar diferenças nos  
632 comportamentos relacionados com o aumento de afiliação nessas espécies.

633

## 634 **Materiais e Métodos**

### 635 Espécies Analisadas

636 Para cumprir os objetivos do estudo, comparamos os comportamentos exibidos em  
637 encontros intra-sexuais de pares de indivíduos de quatro espécies de roedores equimiídeos, que  
638 apresentam diferentes níveis de afiliação (Freitas et al. 2008): três do gênero *Trinomys* e uma do  
639 gênero *Thrichomys* (usada como grupo externo). *Thrichomys apereoides* foi utilizado como

640 grupo externo por ser uma espécie aparentada a *Trinomys* e por ocorrer em todo o bioma da  
641 Caatinga, sendo, portanto, de fácil coleta *Trinomys yonenagae* é a espécie mais afiliativa e  
642 também a mais bem estudada (Manaf & Oliveira 2000; Freitas et al. 2003; Rios & Sena 2003,  
643 2004; Santos 2004; Rios 2005; Alves 2005; Freitas et al. 2008), sendo endêmica de uma região  
644 de dunas da Caatinga brasileira, um bioma semi-árido. *Trinomys iheringi denigratus*,  
645 considerada a segunda espécie mais afiliativa entre as estudadas (Freitas et al. 2008), habita  
646 áreas de Mata Atlântica e representa, em nosso estudo, a espécie mais proximamente  
647 aparentada a *T. yonenagae* (Lara & Patton 2000). As espécies *Trinomys minor* e *Thrichomys*  
648 *apereoides* habitam diferentes ambientes de Caatinga e são consideradas as espécies menos  
649 afiliativas em nossa amostra (Freitas et al. 2008).

650

#### 651 Coleta e Manutenção

652 A captura dos roedores utilizados nesse trabalho foi autorizada pelo órgão federal  
653 responsável (licença IBAMA 02006.02121/2005-84). Para todas as espécies, exemplares  
654 adultos de ambos os sexos foram capturados em campo com auxílio de armadilhas do tipo  
655 “tomahawk”. Entre a captura e os experimentos, os exemplares foram mantidos  
656 individualmente em caixas de propileno (40x34x16cm) com água e ração *ad libitum*, no  
657 alojamento em campo. Animais capturados em grades diferentes foram mantidos em salas  
658 separadas.

659 Os exemplares de *Trinomys minor* foram capturados entre os meses de outubro e  
660 novembro de 2005, no município de Morro do Chapéu-BA (11°13'S; 41°13'O), em uma área  
661 distante cerca de 8 km da cidade de Morro do Chapéu, localizada ao norte da Serra do  
662 Espinhaço a uma altitude entre 800 e 1200 m (Reis & Pessoa 1995). Essa região possui uma  
663 vegetação mais úmida do que a Caatinga no seu entorno, e com áreas semelhantes a campos,  
664 diferente da típica vegetação de Caatinga do seu entorno (Pessoa e Strauss 1999; Reis & Pessoa

665 1995). Os exemplares de *Thrichomys apereoides* foram capturados em fevereiro de 2006, em  
666 áreas de afloramentos rochosos na Serra de São José (a cerca de 400 m de altitude) localizada  
667 no município de Feira de Santana (12°08'S; 139°01'O), em uma área de caatinga antropizada.  
668 Os exemplares de *Trinomys iheringi denigratus* foram capturados entre abril e maio de 2005  
669 em fragmentos de Mata Atlântica (a cerca de 50 m de altitude) localizados na Fazenda Oitinga,  
670 no município de Jaguaripe (13°00'S; 38°01'O). Os exemplares de *Trinomys yonenagae* foram  
671 capturados em novembro de 2001 nas dunas localizadas a margem do Rio São Francisco, Vila  
672 de Ibiraba (altitude de aproximadamente 480 m, segundo Reis 1976), no município de Barra  
673 (10°48'S; 42°50'O). Todas as localidades de coleta estão localizadas na Bahia. Esta é uma área  
674 de dunas com baixo índice de cobertura vegetal e a vegetação é formada por árvores e arbustos  
675 de pequeno porte e cactáceas (Rocha *et al.* 2004).

676

#### 677 Procedimento experimental

678 A metodologia experimental foi padronizada de modo a permitir uma análise  
679 comparativa dos comportamentos das quatro espécies. Em decorrência do fato de que o  
680 comportamento depende de uma organização interna e de uma leitura constante dos estímulos  
681 externos (Japyassú & Jotta 2005), o comportamento pode variar dependendo do contexto  
682 (plasticidade) (Japyassú & Viera 2002). No presente trabalho nós controlamos  
683 experimentalmente o contexto, de modo a permitir uma análise comparativa da evolução dos  
684 tipos de comportamentos. Devido ao fato de que comportamento estereotipado é resistente a  
685 modificações individuais (Lorenz 1995), controlando experimentalmente o contexto, estamos  
686 reduzindo a plasticidade comportamental, de modo a permitir a realização de um estudo  
687 comparativo do comportamento das espécies.

688 Para caracterizar os repertórios sociais dos roedores das quatro espécies, realizamos  
689 experimentos de encontros de díades. Para *T. iheringi denigratus*, *T. minor* e *Thrichomys*  
690 *apereoides*, o tempo transcorrido entre as coletas dos animais e o início dos experimentos  
691 variou de 12 horas a 12 dias (em uma base de campo), dependendo do sucesso de captura.  
692 Utilizamos os repertórios comportamentais de *T. iheringi denigratus* e *T. yonenagae*,  
693 elaborados previamente por pesquisadores do nosso grupo, com base no mesmo protocolo das  
694 outras duas espécies. Para os experimentos com *T. yonenagae* foram utilizados animais  
695 coletados em campo, mas mantidos em laboratório por um período que variou de 1 a 2 anos<sup>1</sup>.  
696 Utilizamos nas filmagens, apenas animais adultos e aparentemente saudáveis. De acordo com a  
697 literatura, espécies de equimiídeos possuem área domiciliar pequena, com mais de 5 indivíduos  
698 por hectare (Fleming 1971; Emmons 1982; Bergallo 1995, 1996), sendo que, para *T.*  
699 *yonenagae*, a densidade média encontrada foi de 15,5 indivíduos/ha (Santos 2004). Com isso,  
700 em 50% dos experimentos de cada espécie, utilizamos exemplares com alta probabilidade de  
701 contato prévio no campo (coletados a menos de 100 metros um do outro), e nos outros 50%,  
702 utilizamos exemplares com baixa probabilidade de contato prévio (coletados a mais de 100  
703 metros). Já que animais com contato prévio em campo podem exibir comportamentos distintos  
704 daqueles que não tiveram esse contato, esse procedimento foi adotado com o objetivo de  
705 padronizar o efeito desse fator. Os experimentos foram realizados entre as 21:00 e as 00:00 h,  
706 devido ao fato de as espécies desse estudo apresentarem hábito noturno. Cada experimento  
707 consistiu de um encontro de 40 minutos entre dois exemplares adultos e do mesmo sexo de  
708 uma determinada espécie. Os encontros foram realizados em uma arena neutra (1,0m x 1,0m x  
709 0,5m) formada por duas paredes de madeira (opostas) e duas paredes de acrílico (opostas). A

---

<sup>1</sup> Em função de problemas de cronograma com a liberação de recursos do Projeto aprovado pelo CNPq para realização desse estudo, embora tenham sido realizadas novas filmagens logo após a captura para *T.yonenagae* elas não puderam ser analisadas a tempo de serem incluídas na dissertação. Contudo, o serão para a produção da versão final a ser encaminhada ao periódico Ethology [Nota do Autor].

710 arena foi montada sobre uma lona plástica e coberta com uma grade de arame a fim de evitar  
711 que os animais fugissem. Antes de cada filmagem, a arena foi limpa com detergente neutro a  
712 fim de se retirar odores dos animais filmados anteriormente. As filmagens foram realizadas  
713 com uma filmadora Panasonic ® NV-RZ 155, a qual foi colocada a cerca de 2 m de altura,  
714 formando um ângulo de 45 ° com o solo. As filmagens ocorreram sob baixa luminosidade  
715 (lâmpada vermelha de 15 watts). Antes de cada filmagem, os animais foram marcados com  
716 tinta branca solúvel e inodora no dorso a fim de serem distinguidos durante as filmagens. Para  
717 cada espécie, foram realizadas filmagens com animais diferentes: 6 encontros entre machos e 6  
718 encontros entre fêmeas (exceto para *T. yonenagae*, para o qual foram filmados 4 encontros  
719 entre machos e 4 entre fêmeas). Os animais foram filmados a partir do momento em que o  
720 primeiro animal foi colocado na arena, sendo utilizados nesse estudo os 40 minutos posteriores  
721 à colocação do segundo animal na arena. Após as filmagens, exceto para *T. yonenagae*, os  
722 animais foram marcados com anilhas numeradas e soltos no mesmo local de captura. Para *T.*  
723 *yonenagae*, um dos indivíduos por díade foi aclimatado por 24 horas na arena.

#### 724 Coleta de dados

725 Para elaborar os repertórios comportamentais de *Trinomys minor* e *Thrichomys*  
726 *apereoides* utilizamos o método de amostragem *ad libitum* (Lehner 1996). Os comportamentos  
727 exibidos foram classificados de modo que comportamentos iguais em espécies distintas  
728 recebessem o mesmo nome. Apenas comportamentos sociais foram analisados. Nesse estudo,  
729 consideramos como sociais os comportamentos classificados em agonísticos (exibidos em  
730 contexto de luta e evitação de contato) e afiliativos (aqueles que levaram à manutenção ou  
731 aumento da proximidade entre os animais e que não estavam relacionadas com lutas) (Freitas et  
732 al. 2008). Comparamos os repertórios comportamentais das espécies utilizadas neste estudo.  
733 Para permitir a interpretação dos resultados, classificamos os comportamentos agonísticos e

734 afiliativos em subcategorias em função do seu aparente papel funcional. Os comportamentos  
735 afiliativos foram divididos nas subcategorias: “potencial reconhecimento olfatório”, que inclui  
736 comportamentos de contato do focinho do animal com diferentes partes do corpo do outro;  
737 “limpeza social” e “contato físico não-agressivo”, que inclui outros comportamentos (efêmeros  
738 ou prolongados) de contato com o outro indivíduo em situações que não fossem de luta. Os  
739 comportamentos agonísticos foram divididos nas seguintes subcategorias: “locomoção para  
740 ataque e fuga”, que inclui comportamentos de locomoção relacionados a eventos agonísticos;  
741 “exibição de agressividade sem contato”, que inclui outros comportamentos sem contato físico  
742 associados a situações agonísticas, e “luta”, que inclui comportamentos agressivos com contato  
743 físico. Analisamos comparativamente os repertórios comportamentais elaborados para  
744 *Trinomys yonenagae*, *Trinomys iheringi denigratus*, *Trinomys minor* e *Thrichomys apereoides*.  
745 Utilizamos os métodos “animal focal” e “registro contínuo” (Lehner 1996) para registrar as  
746 unidades comportamentais exibidas como estado (a partir de 5 segundos de duração) ou evento  
747 pelo residente e invasor. O procedimento de análise das gravações gerou uma matriz de  
748 frequência total de exibição de todos os comportamentos por encontro (frequência total = soma  
749 da frequência dos comportamentos dos dois indivíduos da díade).

750

## 751 Análise dos dados

752 Para as análises, consideramos apenas os comportamentos mais frequentes, ou seja,  
753 aqueles exibidos ao menos quatro vezes em pelo menos um encontro, em no mínimo uma  
754 espécie. Como a diversidade de comportamentos exibidos pode ser modulada pelo grau de  
755 atividade dos organismos, comparamos as espécies e os sexos quanto à frequência total de  
756 comportamentos sociais exibidos pela díade através de uma análise de variância de dois fatores

757 univariada (*2-way*ANOVA) seguida pelo teste de comparação múltipla Games-Howel, que  
758 prescinde da premissa de homocedasticidade.

759 Avaliamos o padrão filogenético de exibição dos diferentes comportamentos sociais no  
760 repertório das espécies analisadas com base em dois procedimentos. No primeiro deles,  
761 utilizamos apenas as informações sobre ocorrência (presença ou ausência) dos comportamentos  
762 por espécie e por sexo. Com base na filogenia de *Trinomys* (Galewski et al 2005; Lara & Patton  
763 2000), e usando *Thrichomys apereoides* como grupo externo, definimos a série de  
764 transformação mais parcimoniosa para cada comportamento (Harvey & Pagel 1991; Amorim  
765 2005): comportamentos compartilhados entre *Thrichomys apereoides* e pelo menos uma  
766 espécie de *Trinomys* foram considerados plesiomórficos para este gênero. Com isso, definimos  
767 quais comportamentos aparentemente representam novidades evolutivas nos repertórios sociais  
768 das linhagens. No segundo procedimento, avaliamos alterações de comportamento com base  
769 não em sua ocorrência, mas na proporção relativa dos comportamentos exibidos. Incluímos  
770 essa análise porque consideramos que modificações relevantes da qualidade da interação social  
771 podem ser baseadas não apenas na exibição de comportamentos distintos, mas também na  
772 exibição dos mesmos comportamentos com diferentes frequências.

773 Para tanto, usamos o software SPSS para Windows 13.0 para realizar um teste de  
774 análise de variância de dois fatores multivariada (*2-way MANOVA*). Usamos sexo e espécie  
775 como fatores fixos e a matriz de frequência relativa de comportamentos exibidos como variável  
776 dependente. Nessa matriz, o valor de cada célula representou a proporção entre a frequência de  
777 exibição de um determinado comportamento pela díade no encontro e a frequência total de  
778 comportamentos exibidos no encontro. Associado a esse teste multivariado, utilizamos  
779 software PC ORD4 para aplicar a técnica de escalonamento multidimensional não-métrico  
780 (NMDS) com o objetivo de visualizar, em duas dimensões, o padrão multidimensional de

781 agregação dos encontros por sexo e por espécie em função da semelhança dos comportamentos  
782 exibidos. O NMDS é uma técnica baseada em procedimentos de interação que maximiza a  
783 qualidade da representação das distâncias entre objetos (i.e., encontros) de uma matriz  
784 multivariada em um espaço de dimensionalidade reduzida e mede essa qualidade com base em  
785 uma medida denominada estresse (McCune & Grace 2002). O estresse representa o quanto de  
786 informação é perdida ao se reduzir os dados multidimensionais para bidimensionais. Para  
787 aplicar a técnica, utilizamos como medida de distância entre objetos a medida de Sorensen, que  
788 é uma medida que relativiza e homogeneiza os dados gerando uma escala que varia entre 0 e 1,  
789 mantendo as distâncias de menor estresse. Estabelecemos como 500 o número máximo de  
790 iterações para obter a melhor solução (a de menor estresse, e como critério de estabilidade da  
791 solução alterações menores que 0,19 de estresse ao longo de 500 iterações. Para evitar o  
792 problema dos mínimos locais que se refere à produção de ordenação com padrões regulares,  
793 fortes e geométricos (McCune & Grace 2002), realizamos 20 análises iniciadas com diferentes  
794 configurações. Adicionalmente ao valor do estresse, para avaliar a qualidade da representação  
795 das distâncias em duas dimensões, calculamos o valor de coeficiente de correlação de Mantel  
796 entre as matrizes de distâncias baseadas na matriz com a dimensionalidade original e a  
797 dimensionalidade reduzida (McCune & Grace 2002). Consideramos o nível de significância de  
798 0,05.

799       Para interpretar resultados significativos da MANOVA, particularmente no que se  
800 refere a diferenças entre espécies, que representa o fator com mais de dois níveis, utilizamos os  
801 resultados do teste *post hoc* Games-Howell por tipo de comportamento e os respectivos  
802 gráficos de dispersão. Grupos de espécies homogêneas do ponto de vista do teste foram  
803 interpretados como espécies que compartilham um mesmo padrão de frequência de exibição de  
804 um determinado comportamento.



805 A interpretação das séries de transformações na alteração de frequência de exibição de  
806 comportamento foi baseada, como no procedimento anterior, nos critérios de polarização com  
807 base no grupo externo e no de parcimônia: consideramos um determinado comportamento  
808 plesiomórfico para uma espécie se sua frequência de exibição em pelo menos uma espécie  
809 desse gênero não foi estatisticamente diferente daquela de *Thrichomys apereoides*. Nos casos  
810 em que *Thrichomys apereoides* apresentou uma frequência intermediária entre dois grupos de  
811 espécies (ou seja, formou grupos estatisticamente homogêneos com dois conjuntos de espécies  
812 estatisticamente diferentes entre si), consideramos que esses dois grupos apresentaram estados  
813 apomórficos distintos do caráter (ou seja, um representando aumento da frequência de exibição  
814 do comportamento e o outro sua redução).

815 O teste MANOVA de dois fatores foi realizado usando o software SPSS for Windows  
816 13.0 e a análise de NMDS, usando o software PC ORD4

817

## 818 **Resultados**

819 Foram detectados, no total, 48 diferentes tipos de comportamentos sociais. Destes, 26  
820 (14 agonísticos e 12 afiliativos) foram considerados comuns de acordo com os critérios  
821 previamente estipulados (Tabela.1).

822 O teste de ANOVA sobre a frequência total de comportamentos exibidos pelas díades  
823 rejeitou a hipótese nula ( $F= 4,318$ ,  $GL= 7$ ,  $p= 0,020$ ), detectando diferenças significativas entre  
824 espécies ( $F= 8,061$ ,  $GL= 3$ ,  $p< 0,001$ ), mas não entre os sexos ( $F= 0,200$ ,  $GL= 1$ ,  $p= 0,658$ )  
825 relativa à interação entre os fatores ( $F= 2,013$ ,  $GL= 3$ ,  $p< 0,130$ ). De acordo com o teste *post*  
826 *hoc*, os encontros de *T. yonenagae* apresentaram um número significativamente maior de  
827 exibições sociais (média  $\pm$  desvio padrão =  $162 \pm 107$ ) que os de *T. minor* ( $33 \pm 22$ ), e *T.*

828 *denigratus* e *Thrichomys apereoides* apresentaram valores intermediários ( $46 \pm 65$  e  $62 \pm 49$ )  
829 (Figura. 1).

830 *Thrichomys apereoides* exibiu o maior número de tipos de comportamentos comuns  
831 (total de 23 comportamentos: 12 agonísticas e 11 afiliativas), seguido por *T. minor* (total de 19  
832 comportamentos: 11 agonísticos e 8 afiliativos), *T. iheringi denigratus* (total de 18  
833 comportamentos: 9 agonísticos e 10 afiliativos) e *T. yonenagae* (total de 15 comportamentos: 4  
834 agonísticos e 11 afiliativos) (Tabela. 2). Quando plotados na filogenia das espécies analisadas,  
835 os dados de ocorrência (presença e ausência) dos tipos de comportamentos por espécie geraram  
836 o padrão apresentado na figura 4. Três comportamentos agonísticos (afastar-se com vigor-AFV,  
837 saltar-SAL, avançar-AVA) e sete afiliativos (apoiar as patas anteriores sobre o outro-APO,  
838 contato naso-nasal-CNN, contato rostro-anal-CRA, contato rostro-lombar-CRL, contato rostro-  
839 rostral-CRR, ficar embaixo-FIC, parar em contato-PAC) foram exibidos ao menos uma vez  
840 pelas quatro espécies. Comparando-se as três espécies do clado de *Trinomys*, *T. minor*  
841 caracteriza-se pelo surgimento de um comportamento agressivo (balançar cauda-BCA) e pelo  
842 desaparecimento de três afiliativos (contato naso-auricular-NAA, apoiar a cabeça no outro-  
843 ACO, passar por baixo-PAB); *T. yonenagae* pelo desaparecimento de um afiliativo (contato  
844 rostro-caudal-CRC) e de quatro agonísticos (golpear região lombar-GRL, golpear região  
845 rostral-GRR, fugir-FUG e perseguir-PER) e *T. denigratus* pelo desaparecimento de dois  
846 afiliativos (apoiar a cabeça no outro-ACO e passar por baixo-PAB) em paralelismo com *T.*  
847 *minor*. O clado que inclui *T. denigratus* e *T. yonenagae* é caracterizado pelo surgimento de um  
848 comportamento afiliativo (alolimpeza-ALO) e pelo desaparecimento de dois agonísticos  
849 (chutar com uma pata-CUP e encarar-ENC) e o gênero *Trinomys* é caracterizado pelo  
850 surgimento de um comportamento agonístico (morder região lombar-MRL) e pelo  
851 desaparecimento de três comportamentos agonísticos (encarar bípede-ENB, levantamento

852 parcial-LPA e levantamento total-LTO), esses últimos exibidos exclusivamente por  
853 *Thrichomys apereoides*.

854 As espécies apresentaram algumas diferenças entre os sexos quanto aos  
855 comportamentos exibidos. Em *T. yonnenagae*, dois comportamentos agonísticos (afastar-se  
856 com vigor-AFV, saltar-SAL) foram exibidos apenas por fêmeas e um (avançar-AVA) apenas  
857 por machos; em *T. iheringi denigratus*, cinco agonísticos (golpear região lombar-GRL, golpear  
858 região rostral-GRR, fugir-FUG, morder região lombar-MRL e perseguir-PER) foram  
859 exclusivos de machos; em *T. minor* dois afiliativos (apoiar as patas anteriores sobre o outro-  
860 APO e contato rostro-rostral-CRR) restringiram-se às fêmeas e um agonístico (chutar com uma  
861 pata-CUP) aos machos; e em *Thrichomys apereoides*, um agonísticos foi restrito às fêmeas  
862 (golpear região lombar-GRL) e dois afiliativos (contato naso-auricular-NAA e passar por  
863 baixo-PAB) a machos.

864 A comparação dos repertórios com base nas frequências relativas de exibição através da  
865 MANOVA de dois fatores detectou efeito da espécie ( $F= 7,201$ ,  $GL= 25$   $p < 0,001$ ) e da  
866 interação entre sexo e espécie ( $F= 1,876$ ,  $GL= 75$ ,  $p = 0,002$ ) sobre o comportamento, mas não  
867 do sexo ( $F=1,578$ ,  $GL= 25$ ,  $p = 0,217$ ). Acreditamos que o efeito detectada pela MANOVA da  
868 interação espécie e sexo, esteja relacionado com o fato de que, em *Trinomys iheringi*  
869 *denigratus*, os machos exibiram um número grande de comportamentos exclusivos (morder  
870 região lombar-MRL, golpear região rostral-GRR, golpear região lombar-GRL, perseguir-PER e  
871 fugir-FUG), já que o mesmo teste não detectou efeito do sexo, o que seria esperado, caso  
872 houvesse diferenças significativas. As representações bidimensionais das distâncias entre os  
873 encontros considerando-se as semelhanças entre as proporções dos comportamentos exibidos  
874 (gráficos derivados da análise de NMDS) permitem que se compreenda melhor o resultado da  
875 MANOVA. A comparação entre espécies (Figura. 2 à esquerda) indica que os encontros de *T.*  
876 *yonnenagae* foram bastante semelhantes entre si (pontos mais próximos no gráfico), os de *T.*

877 *apereoides* e *T. minor* foram progressivamente mais distintos entre si, e os de *T. iheringi*  
878 *denigratus* foram bastante heterogêneos (pontos amplamente distribuídos). A diferença de  
879 posição dos pontos de *T.yonenagae* e, em menor grau, de *T.apereoides* e *T.iheringi denigratus*,  
880 em relação às demais espécies corrobora o resultado do teste estatístico de diferença entre os  
881 comportamentos das espécies. A comparação dos encontros entre sexos (Figura. 2, lado direito)  
882 mostra o intercalamento dos encontros de machos e fêmeas, o que também está de acordo com  
883 o resultado negativo do teste. As representações bidimensionais da figura 2 parecem expressar  
884 bem a situação no espaço multidimensional, visto que, embora o estresse da redução tenha sido  
885 relativamente elevado ( $st= 20$ ), isso é esperado para análises com um grande número de  
886 encontros ( $n= 43$ ) (MacCune & Grace 2002) e, adicionalmente, o  $r^2$  de Mantel foi bastante  
887 elevado ( $r^2= 0,8$ ).

888 O teste *post hoc* Games-Howell, que comparou a frequência relativa de exibição dos  
889 comportamentos entre as espécies, detectou diferença significativa para 11 dos 26  
890 comportamentos comuns (Figura. 3). A interpretação dessas diferenças à luz da filogenia do  
891 grupo é apresentada na Figura 4 e descrita a seguir.

892 A frequência de exibição do comportamento afiliativo contato rostro-caudal foi  
893 significativamente mais baixa em *Trinomys* do que em *Thrichomys apereoides* e  
894 adicionalmente desapareceu em *T. yonenagae*. Já o comportamento agonístico afastar-se com  
895 vigor-AFV aumentou de frequência em *Trinomys minor* e reduziu em *T. yonenagae*. As  
896 frequências de exibição de um conjunto de comportamentos agonísticos e afiliativos  
897 modificaram-se de modo distinto entre o clado de *T. minor* e o clado de *T. ih. denigratus* + *T.*  
898 *yonenagae*: os agonísticos (fugir-FUG, encarar-ENC e avançar-AVA) aumentaram de  
899 frequência no primeiro clado e reduziram no segundo (encarar-ENC desapareceu); já o  
900 afiliativo (parar em contato-PAC) reduziu no primeiro e aumentou no segundo. No clado de *T.*

901 *iheringi denigratus* e *T. yonenagae* adicionalmente surgiu o comportamento afiliativo  
902 alolimpeza-ALO, o qual passou a ser ainda mais freqüente em *T. yonenagae*. Essa espécie,  
903 além de apresentar diminuição na freqüência dos comportamentos citados (afastar-se com  
904 vigor-AFV, contato rostro-caudal-CRC e alolimpeza-ALO), aumentou a freqüência de exibição  
905 de dois comportamentos afiliativos (ficar embaixo-FIC e contato rostro-anal-CRA) e a redução  
906 de outro agonístico (saltar-SAL). Essa mesma redução ocorreu paralelamente na espécie *T.*  
907 *minor*.

908 Sintetizando-se os resultados derivados dos dois procedimentos de análise (baseados em  
909 ocorrência (Figura 5) e em freqüência relativa de exibição dos comportamentos (figura 4) e  
910 quando analisamos essas freqüências levando-se em conta as subcategorias comportamentais,  
911 obtém-se o padrão evolutivo geral descrito a seguir, e apresentado na figura 6.

912 A linhagem ancestral do clado *Trinomys* é caracterizada por eventos de redução de  
913 agressividade, incluindo três comportamentos de exibição de agressividade sem contato  
914 (Levantamento parcial-LPA , Levantamento total-LTO e Encarar bípede-ENB), e de redução  
915 de afiliação associada a comportamento de potencial reconhecimento olfatório (contato rostro-  
916 caudal-CRC). Já a linhagem ancestral do clado que inclui *T. iheringi denigratus* e *T. yonenagae*  
917 é caracterizada apenas por eventos de redução de agressividade (perda dos comportamentos:  
918 encarar-ENC e Chutar com uma pata-CUP e redução de fugir-FUG) e aumento de afiliação  
919 (ganho de Alolimpeza-ALO e aumento de parar em contato-PAC e contato rostro-lombar-  
920 CRL). Em *T. yonenagae* encontra-se o aumento de comportamentos de potencial  
921 reconhecimento olfatório (CRA) e de limpeza social (ALO). A linhagem de *T. yonenagae*  
922 também é caracterizada predominantemente por eventos de redução de agressividade e  
923 aumento de afiliação. Reduziram-se comportamentos de locomoção para ataque e fuga (AVA;  
924 SAL; AFV; FUG; PER) e de luta (GRL; GRR) e aumentaram comportamentos de contato

925 físico não-agressivo ( parar em contato-PAC e ficar embaixo-FIC) e potencial reconhecimento  
926 olfatório (CRL). A linhagem de *T. iheringi denigratus* caracteriza-se apenas por duas mudança  
927 evolutiva, relacionada à redução de afiliação baseada na redução de comportamentos de contato  
928 físico não agressivo (ACO; PAB). A linhagem de *T. minor*, diferentemente de *T.*  
929 *yonenagae*, caracteriza-se apenas por aumento de agressividade e redução de afiliação. O  
930 primeiro tipo de evento inclui o aumento de comportamentos de locomoção para ataque e fuga  
931 (fugir-FUG; avançar-AVA) e de exibição de agressividade sem contato ( balançar cauda-BCA;  
932 encarar-ENC) e o segundo, a redução de comportamentos de contato físico não agressivo (parar  
933 em contato-PAC; apoiar a cabeça no outro-ACO; passar por baixo-PAB), de locomoção para  
934 ataque e fuga (saltar-SAL) e de reconhecimento olfatório (contato naso-auricular-NAA;  
935 contato rostro-lombar-CRL).

936

## 937 **Discussão**

938 Nesse trabalho, para avaliar a evolução dos tipos de comportamentos sociais no gênero  
939 *Trinomys*, nós comparamos os repertórios de três espécies desse gênero com o de uma espécie  
940 do gênero aparentado *Thrichomys*. Nós usamos uma avaliação comparativa dos tipos de  
941 comportamentos sociais, para estudar a evolução do comportamento social em *Trinomys*. A  
942 avaliação comparativa dos tipos de comportamentos foi eficiente em detectar diferenças entre  
943 os comportamentos sociais das espécies, os quais não poderiam ser acessados através do uso de  
944 índices (Belder et al. 1998; Guilherme et al. 2000; Sibbald et al. 2005; Freitas et al. 2008).

945 A espécie *Thrichomys apereoides*, utilizada como grupo externo nesse estudo, foi a que  
946 apresentou a maior frequência dos comportamentos agonísticos, citados por Streilein (1982b),  
947 nas subcategorias de locomoção para ataque e fuga e de luta. Alguns comportamentos de  
948 exibição de agressividade sem contato só ocorreram nessa espécie e estão relacionados com a  
949 “luta ritualizada” citada por Streilein (1982b). McFarland (1999) cita que atividades

950 comportamentais ritualizadas podem ter função de comunicação. Segundo Streilein (1982b)  
951 após uma aproximação com contato naso-nasal, tem início uma luta ritualizada, com os animais  
952 na posição vertical. No presente estudo estes comportamentos de luta foram observados e  
953 classificados nas subcategorias comportamentais exibição de agressividade sem contato e  
954 locomoção para ataque e fuga. Devido ao fato de essa espécie ter sido utilizada como grupo  
955 externo, esses comportamentos não puderam ser considerados plesiomórficos ou apomórficos  
956 em relação a ela. Foi possível apenas constatar que, dentre as espécies estudadas, a frequência  
957 de muitos comportamentos agonísticos foi maior nessa espécie. Esses dados estão de acordo  
958 com a literatura que cita essa espécie como sendo territorialista, agressiva (Streilein 1982a, b) e  
959 possuindo baixa afiliação (Freitas et al. 2008). Espécies agressivas e territorialistas exibem  
960 principalmente comportamentos agonísticos, relacionados com territorialidade e conflitos  
961 (Guttman *et al.* 1975), o que foi observado em *Thrichomys*. No presente estudo, muitos dos  
962 comportamentos considerados simplesiomórficos foram agonísticos (locomoção para ataque e  
963 fuga; exibição de agressividade sem contato e luta). Muitos dos comportamentos de potencial  
964 reconhecimento olfatório também foram considerados simplesiomórficos. Estudos realizados  
965 até o momento com espécies pertencentes a gêneros aparentados a *Trinomys* indicaram baixa  
966 tolerância intra-específica em *Proechimys* (Fleming 1971; Lusty & Seaton 1978; Everard &  
967 Tikasingh 1973; Emmons 1982) e *Thrichomys* (Streilein 1982a, b). O compartilhamento com  
968 as espécies de *Trinomys* usadas neste estudo de muitos dos comportamentos agonísticos das  
969 subcategorias locomoção para ataque, fuga e luta, apóiam o argumento de que a baixa afiliação  
970 em *Thrichomys* representa um estado plesiomórfico para equimídeos terrestres (Freitas et al.  
971 2008).

972 No clado *Trinomys* ocorreu um aumento da agressividade associada com ataque e fuga,  
973 embora também tenham ocorrido redução da agressividade sem contato e redução de  
974 comportamento afiliativo. Essa maior frequência de comportamentos agressivos não só foi

975 mantida em *T. minor* como também aumentou ainda mais de frequência, enquanto foram  
976 reduzidos os afiliativos. *T. minor* foi caracterizado apenas por um aumento de comportamentos  
977 de exibição de agressividade sem contato e locomoção para ataque e fuga e pela redução de  
978 afiliação baseada na redução de comportamentos de contato físico não agressivo e de potencial  
979 reconhecimento olfatório. Isso está de acordo com a literatura que cita essa espécie como sendo  
980 menos tolerante a co-específicos do que *T. yonenagae* (Freitas *et al.* 2008), uma característica  
981 que é exibida por muitas espécies de equimiídeos solitárias e territoriais (Emmons & Feer  
982 1997; Nowak 1999). Consideramos essa perda ou diminuição na frequência de exibição de  
983 comportamentos afiliativos e o ganho ou aumento na frequência de exibição de  
984 comportamentos agonísticos como apomórficos para *T. minor*. Isso indica a possibilidade de *T.*  
985 *minor* ser uma espécie territorialista e solitária em campo, havendo necessidade de realização  
986 de estudos de ecologia para corroborar essa idéia.

987       As espécies do clado *T. iheringi denigratus* + *T. yonenagae* foram caracterizadas  
988 apenas por eventos de redução de agressividade e aumento de afiliação: em *T. i. denigratus*  
989 ocorreu apenas redução de comportamentos afiliativos (contato físico não-agressivo), enquanto  
990 que em *T. yonenagae* ocorreram predominantemente eventos de redução de agressividade e  
991 aumento de afiliação, relacionados com tolerância, coesão, estabilidade, prevenção de agressão  
992 e manutenção de alianças sociais em mamíferos (Sachser *et al.* 1998). Para *T. yonenagae*,  
993 consideramos a perda ou diminuição dos comportamentos agonísticos e o ganho ou aumento na  
994 frequência dos comportamentos afiliativos como sendo apomorfias dessa espécie. Acreditamos  
995 que, em *T. i. denigratus*, ao contrário do que Freitas *et al.* (no prelo) propuseram, parece que o  
996 que ocorreu foi um aumento da tolerância a co-específicos.

997       O surgimento do comportamento de limpeza social (alolimpeza) no clado 2 e,  
998 principalmente, o aumento desse comportamento em *T. yonenagae* podem estar ligados ao  
999 maior papel social desse comportamento. De acordo com a literatura, o comportamento de



1000 alolimpeza é importante em espécies de mamíferos sociais, pois tem função de comunicação  
1001 tátil (Poole 1985), auxiliando na manutenção da estabilidade dos grupos (Mateo 2003) e  
1002 aglomeração (Lacey et al. 1991; Bradbury & Vehrencamp 1998; Lacey 2000). Alolimpeza é  
1003 comum em animais sociais que vivem em grupo, tais como primatas, cavalos e aves (Bradbury  
1004 & Vehrencamp 1998). O mesmo se aplica ao aumento do comportamento contato naso-  
1005 auricular em *T. yonenagae*. Nós também observamos esses comportamentos. Manaf (2000) cita  
1006 que os indivíduos dominantes mantêm uma série de interações de contato físico afiliativo  
1007 (contato naso-auricular e alolimpeza) com subordinados, as quais podem exercer um  
1008 importante papel na manutenção da tolerância, coesão e estabilidade do grupo e prevenção no  
1009 aparecimento de agressões e reconhecimento de parentes (Mateo 2003). De acordo com Poole  
1010 (1985) animais sociais exibem uma maior quantidade de comportamentos afiliativos,  
1011 principalmente aqueles relacionados com manutenção das alianças sociais Sachser et al. (1998),  
1012 reconhecimento de parentes (Mateo 2003), tolerância, prevenção de agressão, estabilidade e  
1013 coesão (Bradbury & Vehrencamp 1998; Manaf 2000, Manaf & Oliveira 2000). Bradbury &  
1014 Vehrencamp (1998) também citam que animais sociais empregam uma variedade de  
1015 comportamentos afiliativos que são realizados mutuamente e servem para manter relações  
1016 pacíficas entre eles, incluindo tocar o nariz, cheirar, aninhamento e lambe a face ou genitais.

1017       Animais que vivem em grupo utilizam diversos mecanismos para reconhecimento e  
1018 manutenção da coesão (Bradbury & Vehrencamp 1998). Roedores empregam principalmente o  
1019 sentido do olfato na comunicação social (Bradbury & Vehrencamp 1998; Manaf et al. 2003;  
1020 Mateo 2003), e espécies subterrâneas utilizam principalmente sinais químicos, visuais e  
1021 sísmicos na comunicação (Francescoli 2000). Poole (1985) e Francescoli (2000) citam que os  
1022 sinais químicos são de grande importância em grupos de mamíferos sociais, enquanto Roberts  
1023 (2007) cita que, em roedores, os sinais químicos têm muitas funções, dentre as quais a de  
1024 reduzir a competição e manter o status social. Roberts (2007) cita que, em roedores, a urina e

1025 secreção anal possuem uma grande importância social. A alteração das frequências de  
1026 comportamentos de reconhecimento olfatório em *T. yonenagae* (perda do comportamento  
1027 contato rostro-caudal e aumento de contato rostro-anal e contato rostro-lombar ) deve estar  
1028 relacionada ao fato de que, nessa espécie, a glândula anal produz secreções com função social  
1029 de reconhecimento individual ou de grupo (Manaf et al. 2003). O aumento observado, em *T. i.*  
1030 *denigratus*, do comportamento de reconhecimento olfatório “contato rostro-lombar” também  
1031 pode estar relacionado ao reconhecimento químico (Roberts 2007). Aparentemente a função  
1032 social da glândula anal surgiu em *T. yonenagae*. Entretanto, como a literatura indica que outras  
1033 espécies de equimiídeos consideradas solitárias e territorialistas possuem estruturas similares  
1034 (Manaf et al. 2003) seria interessante a realização de estudos para avaliar se o tegumento da  
1035 região lombar nessas espécies tem glândulas, e se suas secreções possuem alguma função  
1036 social, já que existe registro de roedores que possuem glândulas dorsais com função social  
1037 (Randall 1994), e avaliar se, nas espécies supra citadas, a secreção dessa glândula tem função  
1038 social.

1039 De acordo com Galewski et al. (2005), o ancestral dos roedores equimiídeos atuais  
1040 teria sido um habitante de solo de florestas. Freitas et al. (2008) citam que para *T.*  
1041 *yonenagae* e *T. minor*, a vida em ambientes abertos possivelmente representa uma  
1042 mudança evolutiva homoplástica a partir do padrão primitivo. Entretanto, em *T. yonenagae*  
1043 a conquista de uma área aberta foi acompanhada de um aumento da socialidade (Freitas et  
1044 al. no prelo), enquanto que em *T. minor* isso não ocorreu. De acordo com Ebensperger et  
1045 al (2006) e Ebensperger & Cofre (2001, 2006) dois fatores evolutivos que selecionaram o  
1046 aumento da socialidade em Hystricognathi neotropicais foram à exposição à predação em  
1047 habitats mais abertos e a escavação de tocas comunais. O aumento da socialidade em *T.*  
1048 *yonenagae* está relacionado com a exploração de áreas abertas (dunas do médio São  
1049 Francisco), ao tipo de passo assimétrico (Rocha et al. 2007) e à escavação de tocas

1050 comunais (Rocha 1991; Santos 2004) com conseqüente diminuição do risco de predação.  
1051 Esse aumento de socialidade se deu através do ganho e do aumento na freqüência de tipos  
1052 de comportamentos afiliativos importantes na manutenção de grupos sociais, e a perda e  
1053 diminuição de tipos de comportamentos agonísticos. Por outro lado em *T. minor* a  
1054 conquista de uma área aberta (ambiente rochoso), manutenção do tipo simétrico de passo e  
1055 a exploração de micro-hábitats protegidos aparentemente não levaram à seleção de um  
1056 aumento da socialidade nessa espécie. Em *T. minor* o que ocorreu foi uma perda e  
1057 diminuição na freqüência de tipos de comportamentos afiliativos e um ganho e aumento  
1058 dos tipos de comportamentos agonísticos. Nosso trabalho indica que a alteração evolutiva  
1059 do comportamento em *T. yonenagae* provavelmente se deu através do aumento de  
1060 comportamentos afiliativos, importantes na manutenção da tolerância, coesão, estabilidade  
1061 do grupo e na prevenção do aparecimento de agressões (Lacey et al. 1991; Lacey 2000;  
1062 Mateo 2003), com conseqüente perda e diminuição de comportamentos agonísticas ligados  
1063 a ataque, fuga, luta e exibição de agressividade sem contato.

1064

1065

1066

1067

1068

1069

1070

1071

1072

1073

1074

1075 **Referências Bibliográficas**

- 1076 Aguilera, M. 1999. Population ecology of *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). J.  
1077 Mammal, 80: 487-498.
- 1078 Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. Annual Review of Ecology and  
1079 Systematics, 5: 325-83.
- 1080 Allainé, D. 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence  
1081 and hypotheses. Behav. Proc. 51: 21-34.
- 1082 Almeida, C. E. P. 2007. Evolução da Estrutura Social em Roedores Equimiídeos: Estudo com  
1083 Colônias em cativeiro. Dissertação de mestrado em andamento. UFBA-BA.
- 1084 Amorim, D. S. 2005. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Editora Holos. 156p.
- 1085 Armitage, K. B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia 48:  
1086 36-49.
- 1087 Armitage, K. B. 2007. Evolution of Sociality in Marmots: It Begins with Hibernation. In:  
1088 Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P.  
1089 W; eds). University of Chicago Press. Pp. 356-367.
- 1090 Barash, D. P. 1974. The evolution of marmot societies: a general theory. Science 185: 415-  
1091 420.
- 1092 Bejder, L; Fletcher, D & Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of  
1093 social animals. Animal Behaviour, 56: 719-725.
- 1094 Bergallo, H. G. 1995: Comparative life-history characteristics of two species of rats,  
1095 *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil.  
1096 Mammalia, 59:51-64.
- 1097 Bergallo, H.G. 1996: The population dynamics of the spiny rat (*Proechimys iheringi*) and  
1098 the rice rat (*Oryzomys intermedius*) in Southeast Brazil. Ciência e Cultura Journal of the  
1099 Brazilian Association for the Advancement of Science, (48): 193-198.
- 1100

- 1101 Bradbury, J. W & Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of Animal Communication.  
1102 University of California, San Diego.
- 1103 Busher, P. 2007: Social Organization and Monogamy in the Beaver. Pp: 280-290. In:  
1104 Rodent Societies: an ecological & Evolutionary Perspective. Wolff, J. O & Sherman, P.  
1105 W. The University of Chicago Press.
- 1106 Carvalho, G. A. S & L. O. Salles. 2004. Relationships among extant and fossil echimyids  
1107 (Rodentia: Hystricognathi). Zool. J. Linn. Soc. 142: 445-477.
- 1108 Carmo, A. B. 2007. Repertório acústico de *Trinomys yonenagae* (RODENTIA:  
1109 Echimyidae): estudo longitudinal do estabelecimento das relações sociais no contexto de  
1110 colônias em cativeiro. Dissertação de Mestrado em andamento: Ecologia e  
1111 Biomonitoramento-UFBA.
- 1112 Ebensperger, L. A. 1998. Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as  
1113 study models. Rev. Chil. Hist. Nat, 71: 65-77.
- 1114 Ebensperger, L. A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. Acta  
1115 Ethol, 46: 115-144.
- 1116 Ebensperger, L. A & Cofré, H. 2001. On the evolution of group-living in the New World  
1117 cursorial hystricognath rodents. Behav. Ecol. 12: 227-236.
- 1118 Ebensperger, L. A & Blumstein, D. T. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents  
1119 is linked to predators and burrow digging. Behav. Ecol. 17: 410-418.
- 1120 Ellis, D. H; Swengel, S. R; Archibald, G.W & Kepler, C. B. 1998. A sociogram for the  
1121 cranes of the world. Behavioural Processes, 43: 125-151.
- 1122 Emmons, L. H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) in Southeastern  
1123 Peru. Tropical Ecology, 23: 280-90.
- 1124 Everard, C. O. R & Tikasingh, E. S. 1973: Ecology of the rodents *Proechimys guyannensis*  
1125 *trinitatis* and *Oryzomys capito velutinus*, on Trinidad. J. Mammal. 54: 875-886.

- 1126 Faulkes, C. G & N. C. Bennett. 2007. African Mole-Rats: Social and Ecological Diversity.  
1127 In: Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O &  
1128 Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 427-437.
- 1129 Feer, F & L. H. Emmons. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. 2° ed.  
1130 The University Chicago Press. 307p.
- 1131 Fleming, T. H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc.  
1132 Publ. Mus. Zool. Univ. Mich, 143: 1-77.
- 1133 Francescoli, G. 2000. Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. In:  
1134 Life Underground: the biology of subterranean rodents. Lacey, E. A; Patton, J. L &  
1135 Cameron, G. N. (Edts.) The University of Chicago Press. Pp: 111-144.
- 1136 Freitas, J. N. S; El-Hani, C. N; Rocha, P. L. B. 2004. Affiliation in the torch tail rat,  
1137 *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a sand-dwelling rodent from Brazilian  
1138 semiarid Caatinga: evolutionary implications. Revista de Etologia, 5 (2): 61-73.
- 1139 Freitas, J. N; Rocha, P. L. B & El-Hani, C. N. 2008. Affiliation in four echimyid rodent  
1140 species based in intrasexual dyadic encounters: evolutionary implications. Ethology, 114:  
1141 389-397.
- 1142 Galewski, T; Mauffrey, J. F; Leite, Y. L. R; Patton, J. M & Douzery, E. J. P. 2005.  
1143 Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia:  
1144 Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. Mol. Phylogenet. Evol. 34: 601-  
1145 615.
- 1146 Guilhem, C; Bideau, E; Gerard, J. F & Maublanc, M. L. 2000. Agonistic and proximity  
1147 patterns in enclosed mouflon (*Ovis gmelini*) ewes in relation to age, reproductive status  
1148 and kinship. Behavioural Processes, 50: 101-112.
- 1149 Guttman, R; G. Naftali & E. Nevo. 1975. Aggression patterns in three chromosome forms  
1150 of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. Animal Behaviour 23: 485-93.

- 1151 Hare, J. F & Murie, J. O. 2007. Ecology, kinship, and ground squirrel sociality: insights  
1152 from comparative analyses. Pp: 345-355. In: Rodent societies: an ecological &  
1153 Evolutionary Perspective. Wolff, J & Sherman, P. W. The University of Chicago Press.
- 1154 Harvey, P. H & Pagel, M. D. 1991. The comparative method in evolutionary biology.  
1155 Oxford University Press, Oxford.
- 1156 Honeycutt, R. L; Frabotta, L. J & Rowe, D. L. 2007. Rodent Evolution, Phylogenetics and  
1157 Biogeography. In: Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective (Wolff, J.  
1158 O & Sherman, P. W; org). The University of Chicago Press. 8-23.
- 1159 Hoogland, J. L. 2007. Alarm Calling, Multiple Mating, and Infanticide among Black-  
1160 Tailed, Gunnison's, and Utah Prairie Dogs. In: Rodent Societies: An Ecological and  
1161 Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago  
1162 Press. Pp. 438-450.
- 1163 Japyassú, H. F & Viera, C. 2002. Predatory plasticity in *Nephilengys Cruentata* (Araneae:  
1164 Tetragnathidae): relevante for phylogeny reconstruction. Behaviour, 139: 529-544.
- 1165 Japyassú, H. F & Jotta, E. G. 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina* Levi  
1166 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. Biota  
1167 Neotropica, 5: 1-15.
- 1168 Jarvis, J. U. M. Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat  
1169 colonies. 1981. Science 212: 571-73.
- 1170 Jarvis, J. U. M & N. C. Bennett. 1993. Eusociality has evolved independently in two  
1171 genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. Behavioral  
1172 Ecology and Sociobiology 33: 253-60.
- 1173 Lacey, E. A; Alexander, R. D; Braude, S. H; Sherman, P. W; & Jarvis, J. U. M. 1991. An  
1174 Ethogram for the Naked Mole-rat: Nonvocal Behaviors. In: The Biology of the Naked

- 1175 Mole-Rat (Sherman, P. W; Jarvis, J. U. M & Alexander, R. D; eds). Princeton University  
1176 Press.
- 1177 Lacey, E. A. 2000. Spatial and Social Systems of Subterranean Rodents. In: Life  
1178 Underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E. A; Patton, J. L & Cameron,  
1179 G. N; eds). University of Chicago Press. Pp: 257-296.
- 1180 Lacey, E. A & Solomon, N. G. 2003. Social biology of rodents: trends, challenges and  
1181 future directions. *Journal of Mammalogy*, 84 (4): 1135-1140.
- 1182 Lacey, E. A & Wieczorek, J. R. 2003. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid  
1183 perspective. *Journal of Mammalogy*, 84 (4): 1198-1211.
- 1184 Lacey, E. A & P. W. Sherman. 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: Rodent  
1185 Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W;  
1186 eds). University of Chicago Press. Pp. 243-254.
- 1187 Lara, M. C; Patton, J. L & Silva, M, N. F da. 1996. The simultaneous diversification of  
1188 South American echimyid rodents (Hystricognathi) base don complete cytochrome b  
1189 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 5. n° 2. Pp: 403-413.
- 1190 Lara, M. C & Patton, J. L. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus  
1191 *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of*  
1192 *Linnean Society*, 130: 661-686.
- 1193 Leal-Mesquita, E. R; Yonenaga-Yassuda, Y; Chu, T. H & Rocha, P. L. B. 1992.  
1194 Chromosomal characterization and comparative cytogenetic analysis of two species of  
1195 *Proechimys* (Echimyidae: Rodentia) from the Caatinga domain of the State of Bahia,  
1196 Brazil. *Caryologia*, vol. 45 (2): 197-212.
- 1197 Lehner, P. N. 1996. Handbook of ethological methods. Cambridge University Press. 2<sup>a</sup> ed.  
1198 672p.



- 1199 Leite, Y. L. R & Patton, J. L. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia,  
1200 Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and*  
1201 *Evolution*. 25: 455-464.
- 1202 Livoreil, B; Gouat, P & Baudoin, C. 1993. A comparative study of social behaviour of two  
1203 sympatric ground squirrels (*Spermophilus pilosoma*, *S. mexicanus*). *Ethology*, 93: 236-  
1204 246.
- 1205 Lorenz, K. 1995. Os fundamentos da etologia. São Paulo. Editora da Universidade  
1206 Estadual Paulista. 147p.
- 1207 Lusty, J. A & Seaton, B. 1978. Oestrus and evolution in the casiragua *Proechimys guairae*  
1208 (Rodentia: Hysthricomorpha). *J. Zoo*. 184: 255-265.
- 1209 McCune, B & Grace, J. B. 2002 *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software  
1210 Design. 300p.
- 1211 MacDonald, D. W; E. A. Herrera & A. B. Taber. 2007. Social Organization and Resource  
1212 Use in Capybaras and Maras. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary*  
1213 *Perspective* (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 393-  
1214 402.
- 1215 Magnusson, W. E & Mourão, G. 2003. *Estatística sem matemática: a ligação entre as*  
1216 *questões e a análise*. Editora Planeta. 126p.
- 1217 Manaf, P & Oliveira, E. S. 2000. Behavioural repertoire of *Proechimys [Trinomys]*  
1218 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. *Rev. Etol*. 1 (2): 3-15.
- 1219 Manaf, P. 2000. Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys*  
1220 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro. Dissertação de mestrado. Universidade  
1221 de São Paulo. 114p.

- 1222 Manaf, P; Brito-Gitirana, L & Oliveira, E. S. 2003. Evidence of chemical communication  
1223 in the spiny rat *Trinomys yonenagae* (Echimyidae): anal scent gland and social  
1224 interactions. Canadian Journal of Zoology, 81: 1138-1143.
- 1225 Mandier, V & Gouat, P. 1996. A laboratory study of social behaviour of pairs of females  
1226 during the reproductive season in *Spermophilus spilosoma* and *Spermophilus mexicanus*.  
1227 Behavioural Processes, 37: 125-136.
- 1228 Nevo, E; G. Naftali & R. Buttman. 1975. Aggression patterns and speciation. Proceedings  
1229 of the National Academy of Science (USA) 72: 3250-54.
- 1230 Nevo, E. S. Simson; G. Heth & A. Beiles. 1992. Adaptive pacifistic behaviour in  
1231 subterranean mole rats in the Sahara Desert, contrasting to and originating from  
1232 polymorphic aggression in Israeli species. Behaviour 123: 70-76.
- 1233 Nevo, E. 2007. Evolution of Pacifism and Sociality in Blind Mole-Rats. In: : Rodent  
1234 Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W;  
1235 eds). University of Chicago Press. Pp. 291-302.
- 1236 Nowak, R. M. 1999. Walker's Mammals of the World. Vol. I e II. The Johns Hopkins  
1237 University Press. 1936p.
- 1238 Owings, D. H & R. G. Coss. 2007. Social and Antipredator Systems: Intertwining links in  
1239 Multiple Time Frames. In: Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective  
1240 (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 305-316.
- 1241 Pessôa, L. M & Strauss, R. E. 1999. Cranial size and shape variation, pelage and bacular  
1242 morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, *Proechimys albispinus* (Is.  
1243 Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil. Bonn. Zoo. Beitr (48): 3-4.
- 1244 Poole, T. 1985. Social Behaviour in Mammals. Chapman and Hall. New York.

- 1245 Powell, R. A & Fried, J. J. 1992. Helping by juvenile pine voles (*Microtus pinetorum*),  
1246 growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociality. Behav.  
1247 Ecol. 3: 325-333.
- 1248 Randall, J. A. 1994. Convergences and divergences in communication and social  
1249 organization of desert rodents. Aust. J. Zool, 42: 405-433.
- 1250 Reis, S. F & Pessôa, L. M. 1995. *Proechimys albispinus minor*, a new subspecies from the  
1251 state of Bahia, northeastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). Z. Säugetierkunde, 60: 237-  
1252 242.
- 1253 Rios, V. P. 2005. Sequências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys*  
1254 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em situação de cativeiro e análise de séries temporais  
1255 de comportamentos utilizando modelagem computacional. Monografia. Universidade  
1256 Federal da Bahia. 90.
- 1257 Rios, V. P; Neves, E. S; El-Hani, C. N & Rocha, P. L. B. 2003. Descrição do repertório  
1258 comportamental de *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e avaliação das  
1259 diferenças entre os sexos em situação de cativeiro. Resumo, Congresso Brasileiro de  
1260 Ecologia, Fortaleza-CE. 355-356.
- 1261 Roberts, S. C. Scent marking. 2007. Pp: 255-266. In: Rodent Societies: an Ecological &  
1262 Evolutionary Perspective. Wolff, J. O & Sherman, P. W. The University of Chicago Press.
- 1263 Rocha, P. L. B. 1991. Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys*  
1264 (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco na Caatinga. USP.  
1265 Dissertação de Mestrado. IB-USP. 119p.
- 1266 Rocha, P. L. B. 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia:  
1267 Echimyidae) from fossil sand dunes in Brazilian Caatinga. Mammalia, 59: 537-550.

- 1268 Rocha, P. L. B; Queiroz, L. P de & Pirani, J. R. 2004. Plant species and habitat structure in  
1269 a sand field in the Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring na endemic  
1270 biota. *Revista Brasil. Bot*; V. 27, n. 4: 739-755.
- 1271 Rocha, P. L. B; Renous, S; Abourachid, A & Höfling, E. 2007. Evolution toward  
1272 asymmetrical gaits in neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring  
1273 adaptation. *Can. J. Zool.* 85: 709-717.
- 1274 Sachser, N; Dürschlag, M & Hirzel, D. 1998. Social relationships and the management of  
1275 stress. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 23. n° 08: pp.891-904.
- 1276 Santos, J. W. A. 2004. Ecologia da socialidade do roedor psamófilo *Trinomys yonenagae*  
1277 (Rodentia: Echimyidae) em uma área das dunas do rio São Francisco na Caatinga.  
1278 Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo-USP.
- 1279 Sena, E. N. 2004. Diferenças sexuais do repertório comportamental de *Trinomys*  
1280 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e seqüências comportamentais exibidas por díades de  
1281 fêmeas em situação de cativeiro. Monografia. Universidade Federal da Bahia. 56p.
- 1282 Sherman, P. W; J. U. M. Jarvis & R. D. Alexander (Eds). 1991. The biology of the naked  
1283 mole-rat. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- 1284 Sibbald, A. M; Elston, D. A; Smith, D. J. F & Erhard, H. W. 2005. A method for assessing  
1285 the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep.  
1286 *Applied Animal Behaviour Science*, 91: 57-73.
- 1287 Streilein, K. E. 1982a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (I).  
1288 Climate and faunal composition. *Annals of Carnegie Museum*. Pittsburgh. 79-107p.
- 1289 Streilein, K. E. 1982b. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (V).  
1290 Agonistic behavior and Overview. *Annals of Carnegie Museum*. Pittsburgh. 345-369p.
- 1291 Tang-Martínez, Z. 2003. Emerging themes and future challenges: forgotten rodents,  
1292 neglected questions. *J. Mammal*, 84: 1212-1227.

- 1293 Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. New Jersey, Prentice Hall.
- 1294 Whitehead, H. 1997. Analysing animal social structure. *Anim. Behav*, 53: 1053-1067.
- 1295 Wolff, J. O & Sherman, P. W. 2007. Rodent Societies as Model Systems. In: *Rodent*
- 1296 *Societies: Na Ecological & Evolutionary Perspective* ( Wolff, J. O & Sherman, P. W;
- 1297 org.). The University of Chicago Press. 3-7.
- 1298
- 1299
- 1300
- 1301
- 1302
- 1303
- 1304
- 1305
- 1306

<b>Categoria</b>	<b>Subcategoria</b>	<b>Código</b>	<b>Comportamento</b>	<b>Descrição</b>	<b>Origem da descrição</b>	
Comportamentos afiliativos	Potencial reconhecimento olfatório	NAA	Contato naso-auricular	Um animal introduz o focinho dentro da orelha do outro com movimentos vigorosos da cabeça	Manaf & Oliveira (2000)	
		CNN	Contato naso-nasal	Encostar o focinho na região do focinho do outro animal	Neves (dados não publicados)	
		CRA	Contato rostro-anal	Contato da boca ou nariz com o ânus do outro animal	Neves (dados não publicados)	
		CRC	Contato rostro-caudal	Contato da boca, nariz ou qualquer parte da cabeça do animal com qualquer parte da cauda do outro, que não seja a sua base	Alves(dados não publicados )	
		CRL	Contato rostro-lombar	Contato da boca, nariz ou qualquer parte do corpo do outro animal com o lombo do outro	Neves (dados não publicados)	
		CRR	Contato rostro-rostral	Contato entre boca, nariz ou qualquer região da face com a boca, nariz ou qualquer região da face do outro animal, sem ser possível fazer distinção da região	Neves (dados não publicados)	
	Limpeza social	ALO	Alolimpeza	Pentear a região da cabeça ou do pescoço do outro animal.	Manaf (dados não publicados)	
	Contato físico não-agressivo	ACO	Apoiar a cabeça no outro	Apoiar a cabeça sobre o outro animal, geralmente apoiando também as patas anteriores.	Manaf (dados não publicados)	
		APO	Apoiar as patas anteriores sobre o outro	Macho ou fêmea apóia as patas dianteiras na cabeça ou tórax do outro.	Neves (dados não publicados)	
		FIC	Ficar em baixo	Enfiar a cabeça embaixo da cabeça ou tórax do outro	Neves (dados não publicados)	
		PAB	Passar por baixo	Passar por baixo da cabeça ou tórax do outro, geralmente empurrando-o para cima	Neves (dados não publicados)	
		PAC	Parar em contato	Parar em contato corporal com o outro, podendo ou não realizar outras ações durante este período, muitas vezes parados em sentido antiparalelo	Manaf (dados não publicados) Neves (dados não publicados)	
	Comportamentos agonísticos	Locomoção para ataque e fuga	AFV	Afastar-se com vigor	Afastar-se com vigor quando outro animal se aproxima.	Manaf (dados não publicados)
			AVA	Avançar	Movimento brusco em direção a outro animal sem contato físico.	Manaf (dados não publicados) ; Barduke (dados não publicados)
			FUG	Fugir	Locomover-se vigorosamente à frente de um outro animal que o segue ou que o persegue	Manaf (dados não publicados) ; Alves (dados não publicados)
PER			Perseguir	Seguir em alta velocidade	Manaf (dados não publicados) ; Neves (dados não publicados)	
SAL			Saltar	Salto vigoroso para frente ou para cima	Manaf (dados não publicados)	
Exibição de agressividade sem contato		BCA	Balançar cauda	O animal com o corpo parado, balança a cauda de um lado para o outro. Balançando principalmente do meio da cauda até a região distal.	Este trabalho	
		ENB	Encarar bípede	O animal fica frente a frente com o outro, em postura totalmente bípede	Freitas (no prelo)	
		ENC	Encarar	O animal se aproxima lentamente da cabeça do outro e pára a uma distância de menos de 1 corpo do outro animal, com o focinho direcionado para a parte anterior da cabeça do outro animal	Este trabalho	
		LPA	Levantamento parcial	Patas anteriores flexionadas, próximas ao peitoral e cauda esticada	Streilein (1982)	
		LTO	Levantamento total	Coluna totalmente estendida, patas anteriores flexionadas na altura dos ombros e cauda totalmente esticada	Streilein (1982)	
Luta	CUP	Chutar com uma pata	O animal aplica uma torção lateral da bacia na direção do outro e ao mesmo tempo, uma ou ambas as patas posteriores são levantadas rapidamente e com força na direção do oponente, como um coice.	Este trabalho		

	GRL	Golpear região lombar	Bater com uma ou ambas as patas anteriores na região lombar do outro animal	Barduke (dados não publicados)
	GRR	Golpear região rostral	Bater com uma ou ambas as patas anteriores na região rostral do outro animal	Barduke (dados não publicados)
	MRL	Morder região lombar	Morder a região lombar do outro animal, gerando afastamento deste	Barduke (dados não publicados)

1307

1308 Tabela 01 - Comportamentos sociais comuns exibidos por *Thrichomys apereoides*, *T. i. denigratus*, *T. minor* e *T. yonenagae*, em díades intra-  
1309 sexuais. Os comportamentos estão classificados de acordo com as categorias e subcategorias descritas no texto. As descrições dos  
1310 comportamentos são baseadas em dados publicados previamente, em dados não publicados e no presente trabalho (última coluna).

1311

1312

1313

1314

1315

1316

1317

1318

1319

1320

1321

1322

Espécie	<i>T. apereoides</i>		<i>T. minor</i>		<i>T. i. denigratus</i>		<i>T. yonenagae</i>	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
<b>Tipos de comportamento</b>								
AFV	X	X	X	X	X	X		X
AVA	X	X	X	X	X	X	X	
SAL	X	X	X	X	X	X		X
GRL		X	X	X	X			
GRR	X	X	X	X	X			
FUG	X	X	X	X	X			
MRL			X	X	X		X	X
PER	X	X	X	X	X			
CUP	X	X	X					
ENC	X	X	X	X				
ENB	X	X						
LTO	X	X						
LPA		X						
BCA			X	X				
APO	X	X		X	X	X	X	X
PAC	X	X		X	X	X	X	X
FIC	X	X	X	X	X	X	X	X
NAA	X				X	X	X	X
CRL	X	X	X	X	X	X	X	X
CRR	X	X		X	X	X	X	X
CNN	X	X	X	X	X	X	X	X
CRA	X	X	X	X	X	X	X	X
CRC	X	X	X	X	X	X		
PAB	X						X	X
ALO						X	X	X
ACO	X	X					X	X
<b>TOTAL</b>	<b>22</b>	<b>21</b>	<b>16</b>	<b>18</b>	<b>17</b>	<b>13</b>	<b>12</b>	<b>13</b>

Tabela 02: Dados de ocorrência de comportamentos sociais (afiliativos e agonísticos) em *Thrichomys apereoides*, *T. i. denigratus*, *T. minor* e *T. yonenagae*.. Comportamentos afiliativos em destaque (células hachuradas).



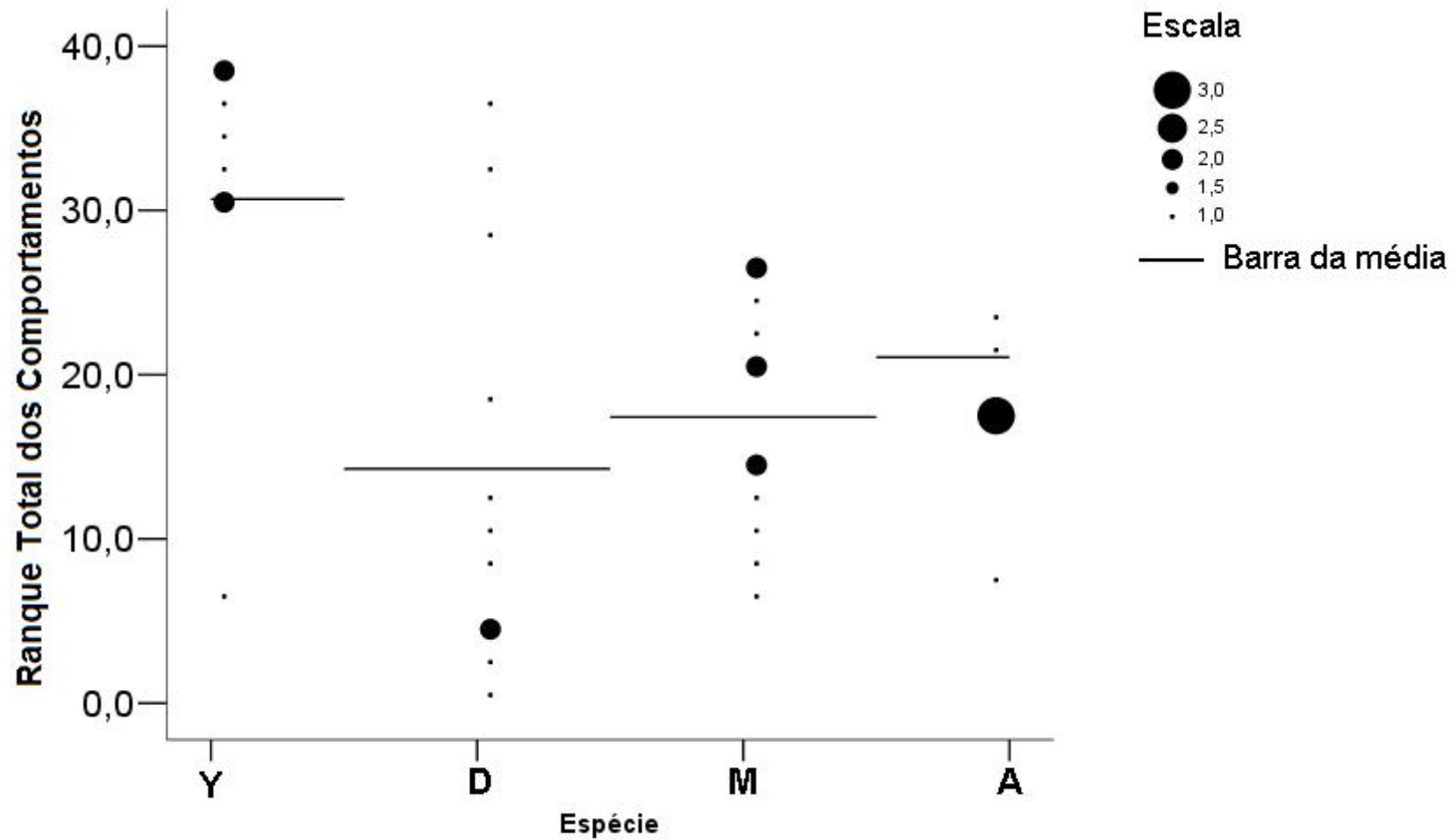


Figura 01. Gráfico de dispersão, com o padrão dos dados coletados, baseado na freqüência total dos comportamentos exibidos pelas díades. Pontos maiores da escala representam díades com maior exibição de tipos de comportamentos. Legenda: Y = *T. yonenagae*; D = *T. i. denigratus*; M = *T. minor* e A = *Thrichomys apereoides*.

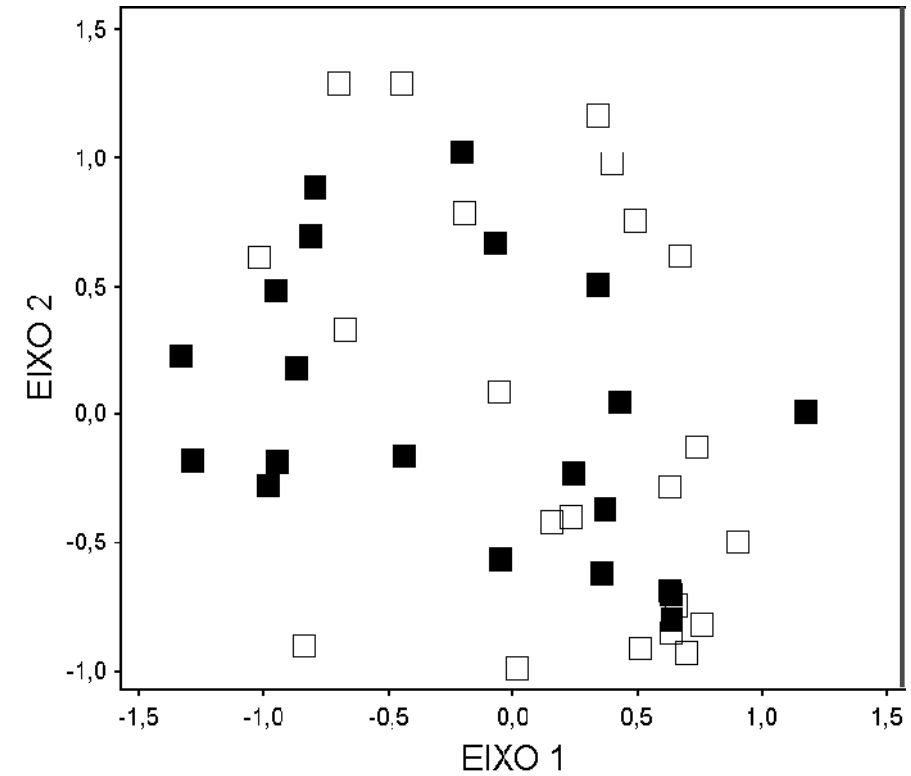
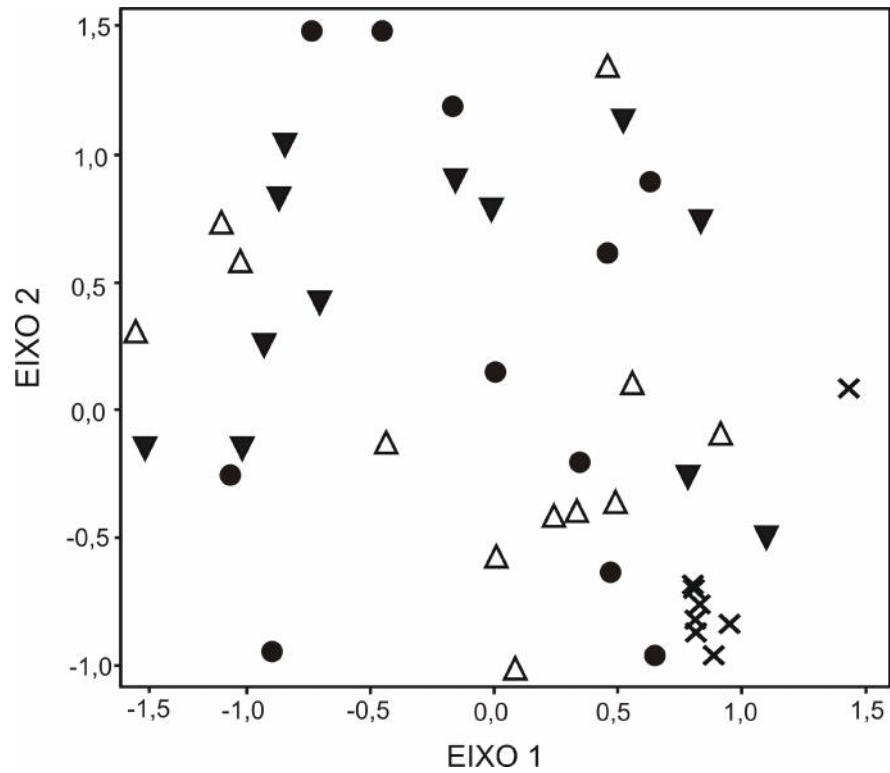


Figura 02: Representações bidimensionais das distâncias entre os encontros de *Thrichomys apereoides*, *T. i. denigratus*, *T. minor* e *T. yonenagae*, considerando-se as semelhanças entre as proporções dos comportamentos exibidos. À esquerda, dispersão das espécies (X – *T. yonenagae*; ● – *T. denigratus*; ▼ – *T. minor*; Δ - *Thrichomys apereoides*). À direita, dispersão dos sexos (■ – Machos; □ – Fêmeas).

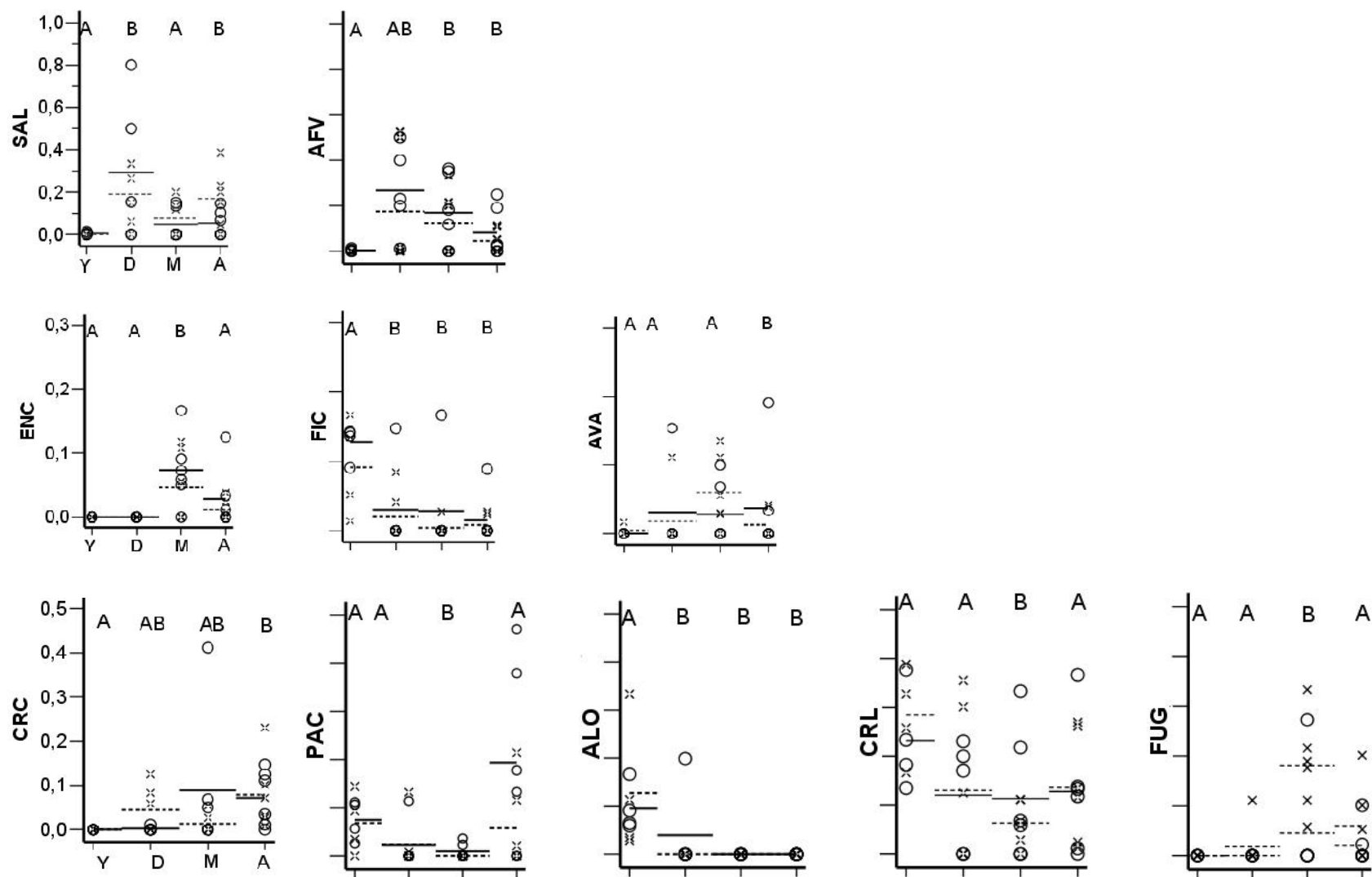
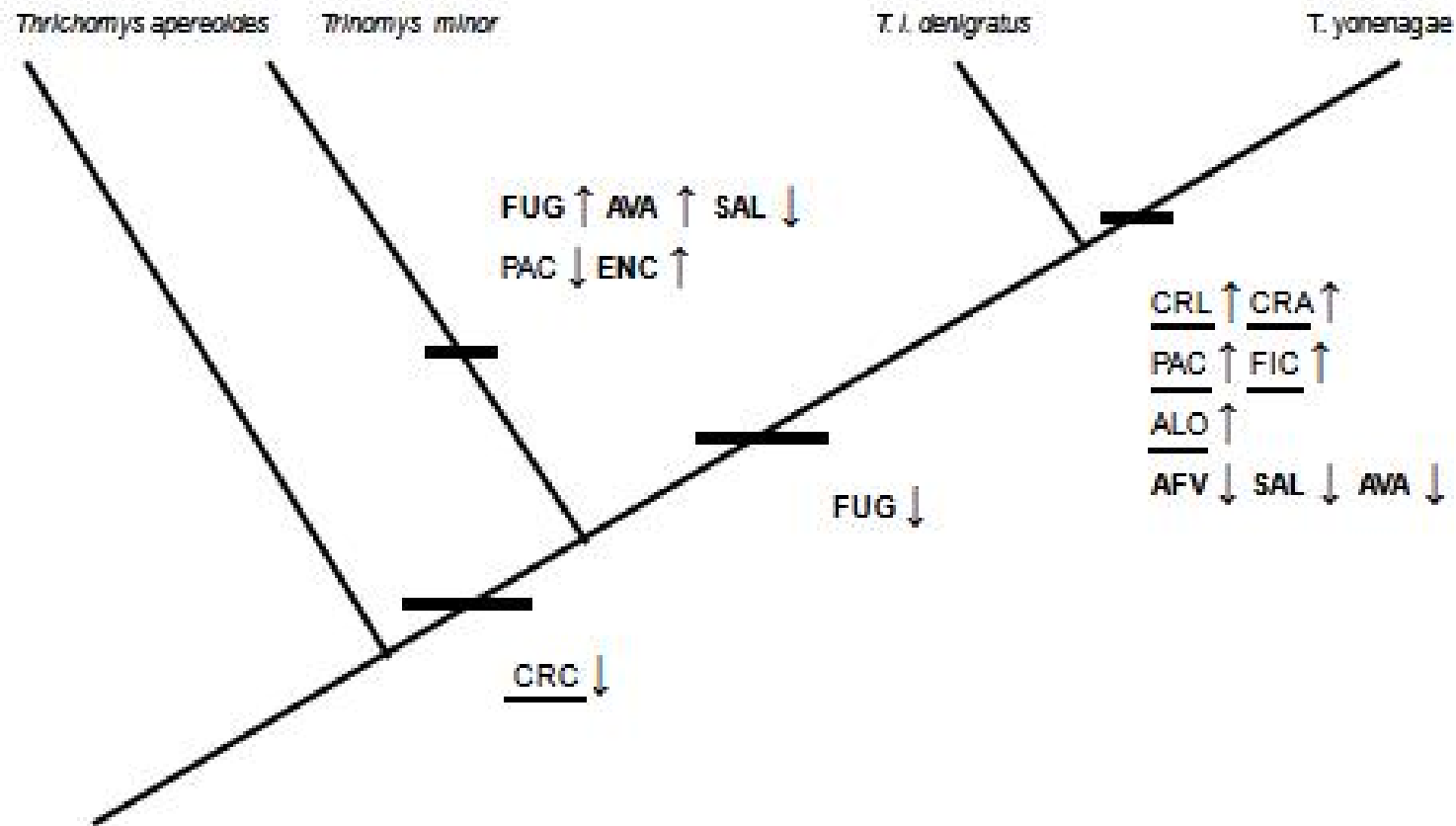


Figura 03- Frequências relativizada dos comportamentos de roedores com diferenças estatisticamente significativas. Siglas dos comportamentos conforme tabela 1. Y = *T. yonenagae*; D = *T. i. denigratus*; M = *T. minor* e A = *T. apereoides*; O = fêmeas e X = machos. Barras das médias: ----- = fêmeas, - - - - - = machos. Espécies com frequências estatisticamente semelhantes foram colocadas nos grupos A ou B, e aquelas com frequência estatisticamente intermediária entre A e B, foram colocadas no grupo AB.

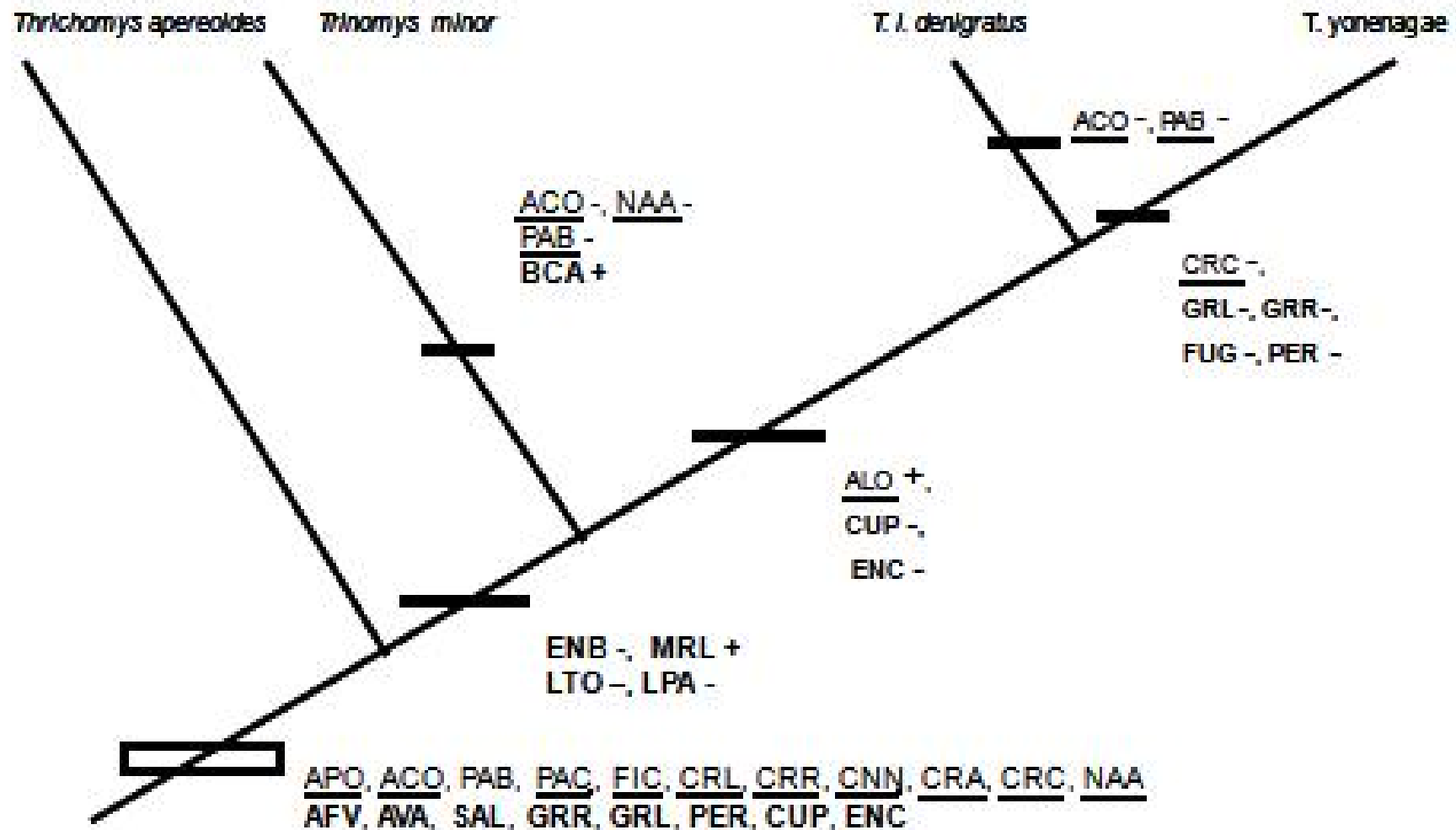


67

68

Figura 04: Interpretação filogenética baseada nas frequências de exibição dos comportamentos para três ssp de *Trinomys* usando *T. apereoides* como grupo externo. Seta para cima = aumento na frequência e seta para baixo = diminuição na frequência. Comportamentos afiliativos grifados. Códigos dos comportamentos segundo tabela 1. Filogenia baseada Galewski et al. 2005; Lara & Patton 2000.

72

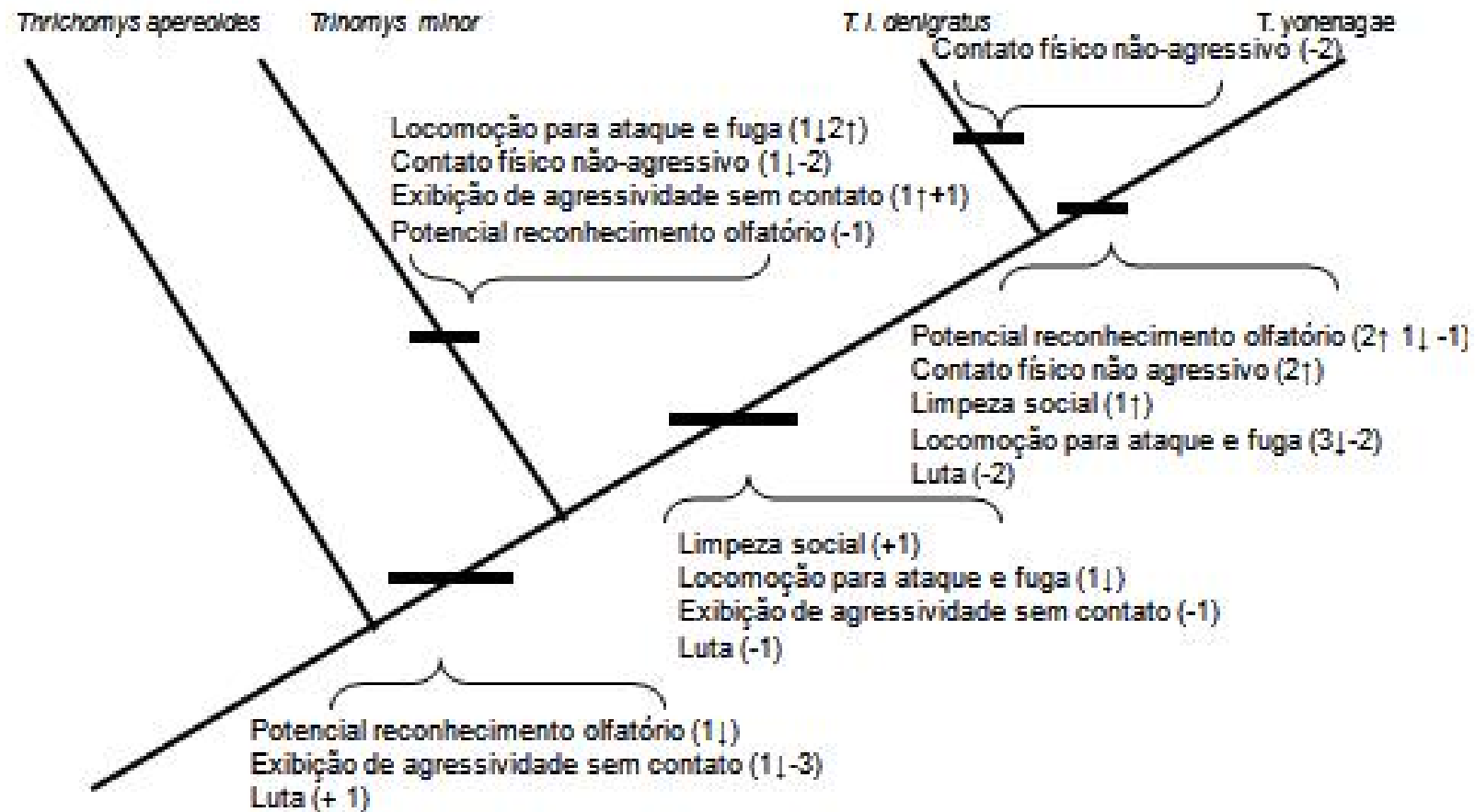


73

74

75

Figura 05 : Interpretação filogenética do surgimento (+) e desaparecimento (-) de comportamentos sociais (afiliativos e agonísticos) para três espécies do gênero *Trinomys*, usando *T. apereoides* como grupo externo. Comportamentos afiliativos grifados. Códigos de comportamentos segundo tabela 1. Filogenia baseada Galewski et al. 2005; Lara & Patton 2000.



1376

1377 Figura 06- Filogenia com as subcategorias comportamentais baseadas no surgimento (+) e desaparecimento (-) e nas frequências (↑ = aumento e ↓ = diminuição)

1378 de exibição dos comportamentos para três espécies de *Trinomys* usando *T. apereoides* como grupo externo. Códigos dos comportamentos segundo tabela 1.

1379 Filogenia baseada Galewski et al. 2005; Lara &amp; Patton 2000.

## Conclusão geral

1. A maior socialidade em *T. yonenagae* em relação às outras espécies de *Trinomys* se deu através da diminuição de comportamentos de locomoção para ataque e fuga e de luta e do aumento daqueles afiliativos considerados responsáveis pela manutenção de alianças sociais em mamíferos: promoção de tolerância, prevenção de agressões, manutenção da estabilidade, coesão, reconhecimento e identificação de indivíduos e grupos (comportamentos de limpeza social; contato físico não-agressivo e potencial reconhecimento olfatório).
2. O aumento da agressividade em *Trinomys minor* estar relacionada com a perda e diminuição nas frequências de comportamentos afiliativos importantes na manutenção de grupos sociais (comportamentos de contato físico não agressivo e de potencial reconhecimento olfatório), e com o surgimento e aumento na frequência de comportamentos agonísticos, relacionados com ataque e fuga e tidos como importantes em espécies solitárias e territoriais.
3. O nível de afiliação de *T. iheringi denigratus*, intermediário, entre *Trinomys minor* e *T. yonenagae*, se deve ao fato dessa espécie ser tolerante e não sociável. Em *T. i. denigratus*, não ocorreu o ganho e aumento na frequência de comportamentos afiliativos importantes na manutenção de grupos sociais, acompanhada da perda e diminuição na frequência de comportamentos agonísticos, como ocorreu na espécie social *T. yonenagae*.

4. No presente estudo as principais diferenças entre sexo foram encontradas em *T. i. denigratus*, onde apenas os machos exibiram 5 comportamentos (Golpear região lombar-GRL, golpear região rostral-GRR, Fugir-FUG, morder região lombar-MRL e perseguir-PER). A maior socialidade em *T. yonenagae* evoluiu através da perda e diminuição na frequência de comportamentos agonísticos (comportamentos de locomoção para ataque e fuga e de luta), acompanhada do surgimento e aumento na frequência de comportamentos afiliativos relacionados com coesão e estabilidade do grupo (comportamentos de limpeza social, de contato físico não-agressivo e potencial reconhecimento olfatório).



## **Anexo**

Normas para submissão de artigos ao periódico *Ethology*, cujo conceito Qualis/CAOES (2006) é “A” na área de Ciências Biológicas I (disponível no endereço eletrônico:

<http://www.blackwellpublishing.com/submit.asp?ref=0179-1613&site=1>, acessado em 26 de novembro de 2007).

## Ethology

[Official Organ of the Ethologische Gesellschaft e.V.](#)

**Edited by:**

Michael Taborsky (Editor-in-Chief)

**Print ISSN:** 0179-1613

**Online ISSN:** 1439-0310

**Frequency:** Monthly

**Current Volume:** 113 / 2007

**ISI Journal Citation Reports® Ranking:** 2006: 24/43 (Behavioral Science); 13/114 (Zoology)

**Impact Factor:** 2.245

## **Top** Author Guidelines

**Downloads:** [Exclusive Licence Form](#); [Checklist Of Methods Description](#)

### 1. General

*Ethology* contains articles by scientists from all over the world. It welcomes original contributions from all branches of behavioural research on all species of animals, both in the field and in the laboratory, as well as theoretical investigations. Authors are requested to explain the theoretical framework of their contribution and the general importance of their findings. Perspectives and reviews on current issues, and short essays on controversial topics are especially encouraged. Reviews of notable books are included in each issue. The language of publication is English.

#### **Pre-submission English-language editing**

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at [www.blackwellpublishing.com/bauthor/english\\_language.asp](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/english_language.asp). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

## 2. Submission and Acceptance of Manuscripts

*Ethology* manuscripts should be submitted electronically via the online submission site [Manuscript Central](#). The use of an online submission and peer review site speeds up the decision-making process, enables immediate distribution and allows authors to track the status of their own manuscripts. To access this system for submission and review, please go directly to [Manuscript Central](#). Instructions for submitting your manuscript are provided on this site. If you encounter technical problems when submitting your manuscript, please contact *Ethology* Manuscript Central Support: [Support@ScholarOne.com](mailto:Support@ScholarOne.com)  
phone: (434) 817-2040 ext.167 USA

When you submit your manuscript to *Ethology*, you will need to confirm the following statements:

- I/We adhere to the 'Guidelines for the use of animals in research' as published in *Animal Behaviour* (1991, 41, 183-186) and the laws of the country where the research was conducted.
- The manuscript contains only material that is either original and has not been published or submitted elsewhere, or stems from publications identified by a reference.
- All authors have seen the final manuscript and take responsibility for its contents.

With your submission, you will have to complete, sign and send the [Exclusive Licence Form](#). Authors may suggest names and addresses of potential reviewers that have not been involved in the research project or in the preparation of the manuscript. A cover letter with additional information may accompany the manuscript, but this is not mandatory.

The acceptance or rejection of manuscripts for publication in *Ethology* is decided by the editors, usually in cooperation with two referees. Any manuscript returned by an editor to the corresponding author for revision will be considered as withdrawn if not resubmitted within a period of three months.

Dates of first receipt, initial and final acceptance will be printed in the published paper.

## 3. Requirements for Manuscripts

### 3.1 Content

The Abstract should introduce the topic, the main objective, the main result(s) and the principle conclusion(s). The Introduction should explain the main questions addressed in the paper. Continuity with earlier work on the subject should be established by reference to recent papers or reviews, which need not themselves be summarized. Experimental methods must be clearly described and include information essential for replication, but trivial details should be omitted. In the Discussion, the major findings should be summarized as a reminder only, not repeated.

To avoid unnecessary delays in the evaluation process of your manuscript, please consult the [checklist of methods description](#)

## 3.2 Format

### *Initial submission*

As a rule the manuscript should be arranged as follows: Title page, Abstract (max. 300 words), Introduction, Methods, Results, Discussion, Conclusions (optional), Acknowledgements, Literature Cited. If necessary, these sections may be structured using further subtitles. When different methods apply to different subsections (e.g. describing stand-alone experiments) the Methods and Results for that specific section can be combined. Manuscript layout must have double-line spacing, a left-hand margin of at least 2.5 cm and line numbers throughout the text (use continuous line numbers, if possible). Pages should be numbered from the title page to the figure legends inclusive. Each figure and table should be placed on a separate page.

Both English and American spelling is permissible, but spelling should be used consistently throughout the manuscript.

The first page of the manuscript must contain the following information: title; first name and further initials and surname(s) of the author(s); name and full institutional address of each author (including an E-mail address if available) - if there are multiple authors add '(corresponding author)' after the appropriate name; running title (should not exceed 72 characters, including spaces); the total number of words in the text including the title, references and figure legends.

### *Final submission*

After final acceptance the original manuscript text and tables, and files of all figures should be uploaded to the [Manuscript Central](#) Author centre. We ask that you convey the essential information of each figure and table within the first 60 characters of the captions to accommodate the online edition. Each figure, table, and bibliographic entry must have a reference in the text.

Please do not import the figures into the text file. Tables should be supplied as text and not as graphics files. The text should be prepared using standard word processors (Microsoft Word) or saved in rich-text (rtf) format, but please note that we are unable to accept files created in PDF or WordPerfect format. Do not use automated or manual hyphenation.

For further information please consult

<http://www.blackwellpublishing.com/authors/journal.asp>

## 3.3 Length

Papers, including figures, tables, literature cited, etc. should normally not exceed 12 printed pages which corresponds to approximately 5000 words.

## 3.4 Units, Abbreviations and Nomenclature

All units of measurement must conform to the SI-System. Days = d, hours = h, minutes = min, seconds = s, grams = g, litres = l, metres = m, sample size = n, median = ('x tilde') or median, arithmetic mean = ('x bar'), degrees of freedom = df, standard error of the mean = SE, standard deviation = SD, probability = p, not significant = ns, year(s) = yr, month(s) = mo, figure = Fig., table = Table, versus = vs, species = sp.

Names of genera and species must be in italics or be underlined with a single line in the manuscript. In the published paper they will appear as italics. All biological names should conform to current international nomenclature. For undefined species use 'sp.' Chemical formulae should be written as fully as possible using the nomenclature of the Chemical Society (J. Chem. Soc. 1067, 1936).

### 3.5 Illustrations and Tables

At final submission, figures should be saved in a neutral data format such as TIFF or EPS. Powerpoint and Word graphics are unsuitable for reproduction. Please do not use any pixel-oriented programmes. Scanned figures (only in TIFF format) should have a resolution of 300 dpi (halftone) or 600-1200 dpi (line drawings) in relation to the reproduction size. Line drawings should only be contour drawings without halftones (shades of grey). Please do not use patterns; rough hatching is acceptable.

Please submit the data for figures in black and white. However, colour photos can be reproduced in black and white (with a possible loss of contrast). Figures printed in colour are subject to an additional charge. A single figure in colour costs £150 plus VAT. Second, third and fourth figures cost £50 each plus VAT. For additional prices please contact the publisher. Colour print charges are explained on the [Colour Work Agreement form](#). Colour graphics should be created using the CMYK colour palette (print colours), not RGB (monitor colours). There is a charge for alterations to figures when carried out by the publisher.

Please note that figures will generally be reduced to fit within the column-width or the print area. This means that numbering and lettering must still be readable when reduced (e.g. maps) and that a scale provided in the legend might not correspond with the original (microscopic pictures). If a figure is to be cropped, please mark the lines on a photocopy or tracing paper.

Graphs with x and y axes should not be enclosed in frames. Do not forget the labels and units. Captions for the figures should give a precise description of the content and should not be repeated within the figure.

Tables should be created using the table function of your word processor. The use of both tables and figures to illustrate the same results is not acceptable.

### 3.6 References

<b>References</b>	<b>in</b>	<b>Articles</b>
We recommend the use of a tool such as <a href="#">EndNote</a> or <a href="#">Reference Manager</a> for reference management	and	formatting.
EndNote reference styles can be searched for here:		

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

Reference Manager reference styles can be searched for here:

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

The list of references must include all references cited in the text and no additional references. References are to be arranged alphabetically and in chronological order. The name of the cited journal should be abbreviated according to the abbreviation used by the journal concerned. Otherwise use the abbreviations contained in the 'Bibliographic Guide for Editors and Authors' from Chemical Abstracts, or the 'World List of Scientific Periodicals', 4th ed., London 1963-65. Anonymous contributions should be placed at the beginning of the list of references.

References should be formatted as in the following examples:

Greenfield, M. D. & Rand, A. S. 2000: Frogs have rules: selective attention algorithms regulate chorusing in *Physalaemus pustulosus* (Leptodactylidae). *Ethology* **106**, 331-347.

Zar, J. H. 1996: *Biostatistical Analysis*, 3rd edn. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey.

Johnstone, R. A. 1997: The Evolution of Animal Signals. In: *Behavioural Ecology*, 4th edn (Krebs, J.R. & Davies, N. B., eds). Blackwell Science, Oxford, pp. 155-178.

Schütz, D. 1998: Sexual size dimorphism in a shell-brooding cichlid *Lamprologus callipterus*. Ph.D. Thesis, Ludwig-Maximilian-Universität, Munich, Germany.

Articles not yet published may only be cited if their place of publication is certain. They must be denoted by the expression 'in press'. Otherwise, unpublished manuscripts should be referred to in the text as 'author name(s), pers. comm.'; or 'own data'.

Reference to the quoted literature in the text should be given as follows: Smith (1998) or (Smith 1998). Only the first author should be cited followed by 'et al.' when there are more than two authors (Smith et al. 1999). Multiple references to the same author and year should be labelled a, b, etc. according to the order in which they are first cited in the text. Series of references should be in chronological order (Smith 1997a, b; Miller & Smith 2001). Literal quotations should be between quotes "... " and must contain the page number(s) of the original reference.

#### **4. Copyright Assignment**

With the introduction of the [Exclusive Licence Form](#) (ELF), authors can now retain copyright of their paper and also grant Blackwell Verlag and *Ethology* the exclusive licence to publish. Assignment of the exclusive licence is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless licence has been assigned. Please download the Exclusive Licence Form [here](#).

#### **5. Proof Correction**

You will receive proofs of your article without the original manuscript (if no amendments have been made) and an offprint order form. Proofs should be corrected and returned at once. Please be sure that you can be reached during this time. Please note that only typesetting errors are to be corrected.

Proofs will be sent via e-mail as an Acrobat PDF (portable document format) file. The e-mail server must be able to accept attachments up to 4 MB in size. Acrobat Reader will be required in order to read this file. This software can be [downloaded here](#) (free of charge). This will enable the file to be opened, read on screen, and printed out in order for any corrections to be added. Further instructions will be sent with the proof. Proofs will be posted if no e-mail address is available; in your absence, please arrange for a colleague to access your e-mail to retrieve the proofs.

## 6. Online Early

*Ethology* is now part of the Blackwell Synergy OnlineEarly service. Articles are published on a regular basis online in advance of their appearance in a print issue. These articles are fully peer reviewed, edited and complete - they only lack page numbers and volume/issue details - and are considered fully published from the date they first appear online. This date is shown with the article in the online table of contents. Because OnlineEarly articles are considered fully complete, please bear in mind that changes cannot be made to an article after the online publication date, even if it is still to appear in print.

The articles are available as full text HTML or PDF and can be cited as references by using their Digital Object Identifier (DOI) number. For more information on DOIs, please see <http://www.doi.org/faq.html>.

OnlineEarly is a premium service, and as such is automatically available to those with a premium subscription to Synergy. Authorised users of Synergy are individuals who either have paid for an online subscription to a journal on Blackwell Synergy, or authorised for online access under the terms of their institution's subscription or licence with Blackwell Publishing. Members of the public may access the open parts of this site in accordance with the Terms and Conditions. Upon registration, single articles are available to purchase on an individual basis. Subscribers to Synergy are enabled to do the following: access the full-text articles for subscribed-to journals, often in both PDF and HTML format; link to the abstracts of cited articles in other journals using the CrossRef and database links; link forward to articles that cite this article and access OnlineEarly articles, where available.

To view all the OnlineEarly articles currently available, please visit the journal homepage on [Blackwell Synergy](#) and simply click on the 'OnlineEarly' area at the top of the list of issues available to view.

As print publication approaches, the article will be removed from the OnlineEarly area and will appear instead in the relevant online issue, complete with page numbers and volume/issue details. No other changes will be made.

## 7. Offprints

Authors will be provided with electronic offprints of their paper, made available as a PDF file. Paper offprints may be ordered at prices quoted on the order form, which accompanies proofs, provided that the form is returned with the proofs. The cost is more if the order form arrives too late for the main print run. Offprints are normally dispatched within three weeks of publication of the issue in which the paper appears. Please contact the publishers if offprints do not arrive: however please note that paper offprints are sent by surface mail, so overseas orders may take up to six weeks to arrive. Electronic offprints are sent to the first author at his or her first email address on the title page of the paper, unless advised otherwise; therefore please ensure that the name, address and email of the receiving author are clearly indicated on the manuscript title page if he or she is not the first author of the paper.

## 8. Book Reviews

Reviews of selected books appear in a Book Review section of each issue. Reviews are requested by the Book Review Editor:

Professor Johan J. Bolhuis  
 Book Reviews Editor, Ethology  
 Utrecht University  
 Behavioural Biology  
 Padualaan 14  
 PO Box 80086  
 NL-3508 TB Utrecht  
 The Netherlands

For submission of book review manuscripts please follow the instructions of the book review editor. No honorarium is paid for book reviews but the review copy becomes the property of the reviewer.

For the bibliographic data of book reviews the following scheme is requested:

Vygotsky, L. S. & Luria, A. R.: 1993: *Studies on the History of Behavior: Ape, Primitive, and Child*. Edited and translated by V. I. Golod & J. E. Knox. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, Hove, London. 246 pp., 32 figs, US\$ 39.95. ISBN 0-8058-1014-5.

Immelmann, K., Pröve, E. & Sossinka, R. 1996: *Einführung in die Verhaltensforschung*. 4., neubearbeitete Auflage. Pareys Studentexte Nr.13. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin. 298 S. mit 93 Abb. Brosch. €24,95. ISBN 3-8263-3047-1.

## 9. Author Services

### **NEW: Online production tracking is now available for your article through Blackwell's Author Services.**

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit



[www.blackwellpublishing.com/bauthor](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor) for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Last update: January 2007

---