

ALICE TORRES BARBOSA



Aumento do Repertório Acústico
e da Socialidade: um Estudo com
Roedores Equimiídeos

Salvador
2008

ALICE TORRES BARBOSA

Aumento do Repertório Acústico e da Socialidade: um Estudo com Roedores Equimiídeos

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Federal
da Bahia, para a obtenção de Título
de Mestre em Ecologia e
Biomonitoramento.
Orientador(a): Dr. Pedro Luís
Bernardo da Rocha

Salvador
2008

FICHA CATALOGRÁFICA

Barbosa, Alice Torres

Aumento do Repertório Acústico e da
Socialidade: um Estudo com Roedores Equimídeos
58 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biologia da Universidade Federal da Bahia.

1. Comunicação 2. Acústica 3.
Socialidade I. Universidade Federal da
Bahia. Instituto de Biologia.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Elizabeth Spinelli de Oliveira

Prof. Dr. Gilson E. Iack Ximenes

Prof. Dr. Pedro Luís B. da Rocha

Dedicatória

À minha princesinha, minha filha Beatriz,
amor da minha vida.

Epígrafe

“Sonhe com aquilo que você quiser.
Seja o que você quer ser,
porque você possui apenas uma vida
e nela só se tem uma chance
de fazer aquilo que se quer.

...

As pessoas mais felizes
não têm as melhores coisas.
Elas sabem fazer o melhor
das oportunidades que aparecem
em seus caminhos.”

(Há momentos) Clarice Lispector

Agradecimentos

À FAPESB, pela bolsa de mestrado (outorga nº 1370/2006).

Ao Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha, pela sua excelente orientação e por ser um exemplo como pesquisador e professor, agindo sempre com ética e seriedade, sem o qual, com certeza, seria impossível a existência deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Charbel Niño El-Hani, pela co-orientação, a qual teve importante papel para a realização deste trabalho.

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

Ao IBAMA por ter cedido à licença de coleta dos animais.

A Jussara Neves Cavalcante Gomes, Ju, secretária deste programa, por todo apoio e por ser sempre solícita e atuante nas suas funções.

Ao meu esposo Vitor e minha filha Beatriz pelo amor e carinho de todos os dias e pela paciência e compreensão durante essa difícil jornada.

Aos meus pais, por todo o amor, pela minha criação e formação e por sempre apostarem no meu potencial como pessoa e profissional.

Ao meu irmão Mateus e minha cunhada Luciana, pela amizade e cumplicidade de sempre.

A minha avó, pelo amor, incentivo, exemplo e apoio integral durante toda a minha vida.

A minha dinda, Tia Ana, por ser uma segunda mãe para mim e por ter me ajudado nos momentos que eu mais precisava.

Ao meu tio Artur, pelo exemplo como profissional e incentivo nessa minha jornada.

Aos membros da banca examinadora, Dra. Elizabeth Spinelli de Oliveira e Dr. Gilson Evaristo Iack Ximenes, por virem de longe para dar importantes contribuições para a melhoria deste trabalho.

Aos meus colegas e professores do Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento, por seus preciosos ensinamentos, os quais contribuíram para o meu crescimento profissional e pessoal, em especial ao Prof. Dr. Marcelo Napoli, por sua disponibilidade e empréstimos de equipamentos.

Às minhas amiguinhas “problemáticas”, Aline Borges do Carmo, Ilai Moradillo Alves, Alessandra Soledade Barreiro e Carolina Estevam de Pinho Almeida, por estarem juntas comigo nesta difícil caminhada.

A Carolina Almeida, Aline Carmo e Vitor Rios por dividirem as nossas árduas tarefas do projeto das colônias.

A Aline Carmo, pela amizade, apoio, por nossas discussões científicas e por realizar junto comigo as análises de som.

A Jorge Nei Silva de Freitas, pela amizade e por ter auxiliado com a sua experiência e disponibilidade de sempre nas coletas, nas análises estatísticas e com suas valiosíssimas contribuições para este trabalho.

Aos colegas do LVT, os quais contribuíram com suas críticas e sugestões para tornar esse trabalho mais interessante, e em especial a: Albérico Saldanha-Filho (com sua disponibilidade de sempre), Érica Neves, Thiago de Sá, Tatiane Barduke, André Mendonça, Wilton Fahning e Agustín Guerrero.

A Daniel, por sua ajuda tecnológica.

A Ademir, por seu apoio incondicional na coleta do *Trinomys ihering denigratus* em Jaguaripe.

A Seu Neném, por permitir a utilização da sua fazenda e por apoiar nossa equipe de trabalho na coleta de *Thrichomys apereoides* em Feira de Santana. E a Huguinho, nosso “mateiro mirim”, pela ajuda nas coletas.

A Ilai Alves, Wellington dos Santos (Wly) e toda a equipe da coleta de *Trinomys yonenagae*.

Às estagiárias Ana Carina Silva, Mônica Klein e Gabrielle Winandy, pelo apoio na manutenção dos animais no biotério.

Índice

Introdução geral	04
Referências bibliográficas	05
Capítulo I - Manuscrito para apreciação	11
<i>Abstract/Resumo</i>	13
1. Introdução.....	17
2. Materiais e Métodos	20
2.1. Coleta dos animais	20
2.2. Procedimentos do experimento	23
2.3. Análises	24
3. Resultados	26
4. Discussão.....	30
5. Referências bibliográficas	37
Conclusões gerais	43
Apêndices	44
Figuras das arenas utilizadas no experimento (Figura 1A e B)	44
Tabela de tipos de som por espécie (Figura 2).....	45
Cladograma das espécies (Figura 3).....	49
Tabela 1	50
Tabela 2	51
Tabela 3	52
Gráfico dos resultados da ANOVA (Gráfico 1).....	53

Introdução Geral

A palavra comunicação é comumente utilizada de diversas formas por pessoas e na literatura. Se tentarmos encontrar uma definição para o termo, encontraremos não somente uma, mas uma série delas: é um ato que media a reação de dois (ou mais) organismos; é um processo que evoca uma mudança de comportamento; é uma ação que altera a probabilidade de um padrão de comportamento, de modo adaptativo para um dos interagentes, ou para ambos; é a transferência de informações via sinais de um emissor para um receptor, reconhecida pela alteração no comportamento do receptor; é um processo no qual os atores usam sinais ou “displays” especificamente desenhados para modificar o comportamento do ‘reator’ (Bradbury & Vehencamp 1998). Cientistas e filósofos se alternam na defesa de diferentes propriedades (necessárias e suficientes) para definição do fenômeno. Entretanto, existe ao menos um consenso pela maior parte dos autores que acreditam que a comunicação envolve uma informação enviada de um emissor para um receptor e o uso subsequente desta pelo receptor na definição de seu comportamento (Bradbury & Vehrencamp 1998).

Existem inúmeras motivações para o estudo da comunicação animal. Dentre elas podemos destacar que ela representa papel central nas sociedades; é uma importante ferramenta para estudo de evolução e na aplicação de estudos de isolamento reprodutivo e especiação; é útil na identificação dos tipos e quantidades de informação que os animais enviam uns aos outros; além de poder ser utilizada para melhorar o bem-estar tanto de animais selvagens como de domésticos.

Dentro da comunicação animal encontramos algumas modalidades, os canais comunicativos, as quais se encontram relacionadas aos sentidos utilizados, quais sejam,

visual, tátil, elétrica, química e acústica. Os canais comunicativos sofrem restrições tanto físicas (em relação a fatores ambientais como luminosidade e características do meio condutor), quanto filogenéticas (em relação a características da espécie como tamanho corpóreo, sistema respiratório e aparato vocal) e, portanto, sua presença nas diferentes espécies está sujeita às características do ambiente em que elas vivem e à evolução filogenética destas. Segundo Bradbury & Vehrencamp (1998), as restrições físicas e filogenéticas ocorrem mais comumente na comunicação acústica, seguida pela visual.

A comunicação acústica ocorre apenas em algumas espécies dos grupos de artrópodes e vertebrados. Entre os vertebrados, os anfíbios anuros, aves e mamíferos utilizam essa modalidade comunicativa. Esses grupos de espécies podem utilizar exclusivamente o canal acústico (algumas espécies de morcegos e cetáceos e maioria dos anfíbios e aves), mas a maior parte delas utiliza-os combinados com outros canais, principalmente com o visual (Vielliard 2005). Esse tipo de canal apresenta diversas vantagens como, por exemplo, rapidez no envio, possuindo transmissão instantânea e direcional; é bastante flexível e complexo, podendo gerar grandes quantidades de informação; pode ser utilizado na ausência de luz e; é utilizado em uma série de exibições comportamentais (corte e acasalamento, forrageamento em cardumes, exibições agonísticas, sinais de alerta, etc.).

Acredita-se que a comunicação acústica medie todos os comportamentos sociais importantes nas espécies que a utilizam (McGregor & Peake 2000). Levando isso em consideração, parece haver um consenso na literatura de que a comunicação se desenvolva na medida em que aumenta a complexidade social nas espécies. Isso nos

leva a acreditar que o canal acústico também deve se desenvolver com a socialidade das espécies que o utilizem. De fato, em alguns trabalhos, principalmente com aves, golfinhos e roedores sciurídeos, isso foi verificado (Freeberg 2006; Snowdon & Hausberger 1999; Blumstein & Armitage 1997). Além disso, acredita-se que a complexidade do repertório acústico de determinada espécie aumente com o incremento da socialidade (Vielliard, 1997).

Dentre os roedores da família Echimyidae, os ratos-de-espinho (gêneros *Proechimys*, *Hoplomys* e *Trinomys*) parecem destacar-se por sua diversidade taxonômica, morfológica e ecológica (Leite & Patton 2002). Informações da literatura sugerem que as espécies destes gêneros são solitárias (Emmons e Feer 1997; Eisenberg & Redford 1999), com evidências para existência de territorialidade entre as fêmeas de *Proechimys* (Bergallo 1995; Aguilera 1999). Porém, alguns estudos apontam para uma diversidade de níveis de socialidade no gênero *Trinomys* (Freitas et al. 2003; Freitas et al. 2008; Rios 2005; Neves 2004; Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008), com *Trinomys yonenagae* apresentando o maior nível de afiliação (Freitas et al. 2008).

Este trabalho faz parte de um conjunto de investigações que tem se dedicado a explorar a evolução do comportamento, morfologia e socialidade do gênero *Trinomys* e espécies aparentadas. Entretanto, faltam ainda peças chaves para o entendimento da evolução comportamental deste gênero, sobretudo o que tem influenciado na socialidade das espécies. Neste ponto, a comunicação, em particular a comunicação acústica, representa uma peça importante desse maravilhoso “quebra-cabeças”, preenchendo uma importante lacuna para uma melhor compreensão deste grupo animal. Nesse contexto, o presente trabalho pretendeu descrever o repertório acústico de três

espécies de equimiídeos, *Trinomys yonenagae*, *Trinomys ihering denigratus* e *Thricomys apereoides* com o objetivo de relacionar o tamanho dos repertórios ao nível de socialidade das espécies, bem como avaliar ocorrência de caracteres evolutivos das linhagens de *Trinomys*.

Referências Bibliográficas (Introdução Geral)

Aguilera, M. 1999: Population ecology of *Proechimys guirae* (Rodentia: Echimyidae). *Mammalia* **80**, 487-498.

Barduke, T. V. 2008: Estudo do repertório comportamental e das seqüências comportamentais do rato-de-espinho (*Trinomys iheringi denigratus*) durante interações sociais induzidas. Monografia. Instituto de Biologia-UFBA.

Bergallo, H. G. 1995: Comparative life-history characteristics of 2 species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an atlantic forest of Brazil comparative life-history characteristics of 2 species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an atlantic forest of Brazil. *Mammalia* **59**, 51-64.

Blumstein, D. T. & Armitage, K. B. 1997: Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour* **53**, 143-171.

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998: Principles of Animal Communication. University of California, San Diego.

Eisenberg, J. F., K. H. Redford. 1999: Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics Vol. 3. The Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.

Emmons, L. & Feer, F. 1997: Neotropical rainforest mammals: a field guide. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Freeberg, T. M., Baker, M. C., Bloomfield, L. L., Charrier, I., Gammon, D. E., Hailman, J. P., Lee, T. T. Y., Lucas, J. R., Mennill, D. J., Sturdy, C. B. 2006: Status

signaling and communication networks. Synopsis III. Complexities in vocal communication.

Freitas, J. N. S., El-Hani, C. N., Rocha, P. L. B. 2003: Affiliation in the Torch Tail Rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a Sand-dwelling rodent from Brazilian Semiarid Caatinga: Evolutionary Implications. *Revista de Etologia* **05** (02), 61-73.

Freitas, J. N. S., El-Hani, C. N., Rocha, P. L. B. 2008: Affiliation in Four Echimyid Rodent Species based on Intrasexual Dyadic Encounters: Evolutionary Implications. *Ethology* **114**, 389-397.

Leite, Y. L. R. & Patton, J. L. 2002: Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **25**, 455-464.

McGregor, P. K. & Peake, T. M. 2000: Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. Review. *Acta Ethology* **02**, 71-81.

Neves, E. S. 2004: Diferenças sexuais do repertório comportamental de *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e seqüências comportamentais exibidas por díades de fêmeas em situação de cativeiro. Monografia. Universidade Federal da Bahia-UFBA. 56p.

Rios, V. P. 2005: Seqüências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em situação de cativeiro e análise de séries temporais de comportamentos utilizando modelagem computacional. Monografia. Universidade Federal da Bahia-UFBA. 79p.

Saldanha-Filho, A. J. M. 2008: Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia-UFBA. 76p.

Snowdon, C. T. & Hausberger, M. 1999: Social Influences on Vocal Development. Cambridge University Press, Cambridge.

Vielliard, J. M. E. 1997: O Uso de Caráteres Bioacústicos para Avaliações Filogenéticas em Aves. *Anais de Etologia* **15**, 93-107.

Vielliard, J. M. E. 2005: A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. In: I Seminário Música Ciência e Tecnologia **01**, 145-152.

MANUSCRITO PARA APRECIÇÃO

Este capítulo apresenta o manuscrito intitulado “**Aumento do Repertório Acústico e da Socialidade: um Estudo com Roedores Equimiídeos**”, cuja versão em inglês será submetida para publicação no periódico científico ETHOLOGY. Este manuscrito é fruto dos resultados, discussão e conclusões originados a partir do desenvolvimento da presente dissertação. Os critérios de elaboração e formatação seguem as normas deste periódico, presentes em anexo a esta dissertação.

**“Aumento do Repertório Acústico e da Socialidade: um Estudo com Roedores
Equimiídeos”**

Alice Torres Barbosa ^{*1}; Charbel Niño El-Hani ^{*2}; Aline Borges do Carmo ^{*3} &
Pedro Luís B. da Rocha (autor para correspondência)^{* 4}.

* Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil. Rua Barão de
Geremoabo, s/n – Ondina; Campus de Ondina – Salvador – Brasil

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

¹licatorres@gmail.com,

²charbel @ufba.br,

³aline.carmo@gmail.com,

⁴peurocha@ufba.br

“The Increase of the Acoustic Repertoire and Sociality: a Echimyidae Rodent Study”

Abstract

As communication mediates all important social behaviors, species with higher social complexity should present a more diverse sign repertoire, including the acoustic repertoire. However, few studies have assessed the relationship between acoustic repertoire size and social complexity in animal lineages based on a phylogenetic framework. The aim of this study has two aims: first, evaluate if the acoustic repertoire size in three Echimyidae species (*Trinomys yonenagae*, *Trinomys ihering denigratus* and *Thrichomys apereoides*) correlates with their degree of sociality and second, identify autapomorphic acoustic signs in the repertoire of *Trinomys* lineages. We performed four experiments based on groups of four adult individuals (two males and two females) recording sound emissions during 15 days under captivity. We analyzed the last 5 days recorded (540 hours). We registered 22 kinds of sounds for most social species (*T. yonenagae*), 12 for the species with intermediate social level (*T. i. denigratus*) and nine for the less social one (*T. apereoides*). Our phylogenetic analyses indicated that the increase of acoustic repertoire in *Trinomys* was due to the evolution of three tonal whistles and five atonal sounds. In *T. yonenagae*, such increment was based mostly on tonal whistles (11) and there was no increment in *T. i. denigratus* acoustic repertoire. The acoustic repertoire of *T. apereoides* was based on tonal screams and atonal sounds. In some vertebrate species, whistles occur in the context of physical contact and the screams and atonal sounds in aggression contexts. If this represents a

general pattern, the great difference among the repertoire of the species here studied is related to distinct function of aggression and affiliation.

Key-words: Acoustic communication, sociability, evolution, Echimyidae, *Trinomys*.

“Aumento do Repertório Acústico e da Socialidade: um Estudo com Roedores Equimiídeos”

Resumo

Como a comunicação media todos os comportamentos sociais importantes, então espécies com maior complexidade social devem apresentar um repertório mais diversificado de sinais, incluindo o repertório acústico. Contudo, há poucos estudos que avaliem, filogeneticamente, a relação entre o aumento do repertório acústico e a complexidade social de linhagens animais. O objetivo deste trabalho foi avaliar se o tamanho do repertório sonoro de três espécies de equimiídeos (*Trinomys yonenagae*, *Trinomys ihering denigratus* e *Thrichomys apereoides*) aumenta com o grau de socialidade dessas, a partir da ocorrência de autapomorfias do repertório acústico nas linhagens de *Trinomys*. Registramos 22 tipos de sons para a espécie mais social (*T. yonenagae*), 12 para a espécie com socialidade intermediária (*T. i. denigratus*) e 9 para a menos social (*T. apereoides*). A partir das análises, concluímos que houve diferença no tamanho do repertório, sendo decrescente da espécie de maior socialidade (*Trinomys yonenagae*), até a de menor socialidade (*Thrichomys apereoides*). Nossa análise filogenética indicou que o aumento do repertório sonoro no gênero deveu-se ao surgimento de 3 assovios tonais e 5 sons atonais. Em *T. yonenagae*, esse aumento foi baseado principalmente nos assovios tonais (11) e não houve aumento no repertório em *T. i. denigratus*. O repertório de *T. apereoides* é baseado em gritos tonais e sons atonais. Em algumas espécies de vertebrados os assovios ocorrem em contextos de contato físico e os gritos e sons atonais em contextos de agressividade. Se esse padrão

representar um fenômeno geral, a grande diferença entre os repertórios das espécies estudadas pode estar relacionada a funções distintas de agressão e afiliação.

Palavras-chave: Comunicação acústica, socialidade, evolução, Echimyidae, *Trinomys*.

1. Introdução

Apesar da ampla diversidade das definições de comunicação utilizadas na literatura, quase todos os autores consideram que ela envolve uma informação enviada de um emissor para um receptor e seu uso subsequente pelo receptor na definição de seu comportamento (Bradbury & Vehrencamp 1998). A comunicação atua mediando todos os comportamentos sociais importantes (McGregor & Peake 2000). Deste modo, alguns autores costumam afirmar que todo comportamento social envolve comunicação (Deag 1980). Quanto mais sociais as espécies, mais elas têm o que comunicar (Blumstein 2003). Então, espécies com maior complexidade social devem apresentar um repertório mais diversificado de sinais do que espécies com menor complexidade social.

Diferentes modalidades sensoriais (visão, audição, olfato, tato), além de mediar uma série de funções não-sociais, como alimentação e orientação espacial, também estão associadas a diferentes tipos de sinais na comunicação social, como exibições, marcação de território, etc. A audição, por exemplo, além de conferir habilidades de orientação espacial e de localização de presas e predadores, também pode ser utilizada na mediação de encontros entre membros da mesma espécie (Fletcher 1992). O valor comunicativo dos chamados nos animais pode estar relacionado a diversas funções biológicas, como função de localização, função emotiva, função de alarme, função agonística e afiliativa (Brudzynski 2005), sendo utilizados em diferentes contextos sociais. Assim como o repertório geral de comunicação deve se ampliar com o incremento da sociabilidade, também o repertório de sinais sociais acústicos deve ser mais variado em espécies mais sociais (Vielliard 1997). Essa relação foi detectada para aves (Vielliard 2005; Freeberg 2006), roedores sciurídeos (Blumstein & Armitage 1997)

e golfinhos (Snowdon & Hausberger, 1999). O repertório acústico das espécies desenvolve-se, portanto, especialmente em relação às necessidades de sua organização social (Vielliard 2005).

A sofisticação da comunicação acústica pode se expressar tanto no aumento do número de tipos de sinais ao longo da evolução como no desenvolvimento de variações individuais no modo da emissão de um determinado sinal (assinaturas individuais), que permitem o reconhecimento de cada membro do grupo social durante seus eventos de interação (Brudzynski 2005). A discriminação entre o que constitui um tipo de sinal e o que representam assinaturas individuais, contudo, nem sempre é facilmente realizável, pois depende da avaliação do contexto social da emissão, da identificação precisa do emissor e da caracterização da variabilidade inerente à própria assinatura. Por esse motivo, muitas vezes a literatura define o limite entre tipos e assinaturas individuais de modo pouco formal (Pfalzer & Kucsh 2003; Pepper et al. 1991; Peters & Tonkin-Leyhausen 1999).

Pepper et al. (1991) descreveram um amplo repertório acústico com 17 tipos de sinais na espécie de roedor social *Heterocephalus glaber*, tamanho comparável ao de outras espécies sociais como *Helogale parvula* (Carnivora; Hesperstidae) e *Numida meleagris* ou galinha-de-angola (Galliformes; Numididae), e concluiu que o aumento do repertório acústico e a ampliação da socialidade devem ter evoluído concomitantemente. Comparando *Heterocephalus glaber* com espécies de roedores solitários subterrâneos, como *Ctenomys talarum* (5 tipos de som) (Schleich & Busch 2002), por exemplo, a espécie apresentou um repertório muito maior. Em outro estudo que investigou espécies de primatas não-humanos (McComb & Semple 2005), foi

realizado um teste de regressão múltipla, a partir de dados já descritos na literatura, o qual encontrou uma forte correlação positiva entre todas as variáveis utilizadas como medida de socialidade (medida com base em tamanho do grupo e tempo de *allogrooming*) e tamanho do repertório acústico (número de tipos de sinais acústicos). Este, contudo, é um exemplo dos poucos trabalhos que avaliaram adequadamente essa relação evolutiva (McComb & Semple 2005), pois, diferentemente dos estudos anteriormente citados, baseou-se em contextos filogenéticos explícitos, necessários para a obtenção de conclusões evolutivas mais robustas.

Os roedores equimídeos representam um dos grupos mais diversificados em termos de hábitos de vida e constituem, desse modo, um modelo potencialmente frutífero para estudos evolutivos (Galewiski et al. 2005). Dentro desta família, o gênero *Trinomys* é um modelo interessante para testar a associação entre socialidade e tamanho do repertório acústico, pois se trata de um grupo com uma filogenia bem estabelecida, já que é suportado como monofilético pelos estudos de Lara et al. (1996), Lara & Patton (2000), Leite & Patton (2002) e de Carvalho & Salles (2004). Diversos estudos indicam que o grupo apresenta espécies com diferentes graus de socialidade, incluindo desde espécies mais solitárias, com comportamentos mais agressivos, até as espécies mais sociais, com comportamentos mais afiliativos (Freitas et al. 2003; Freitas et al. 2008; Saldanha-Filho 2008). Em seu estudo, Freitas et al. (2008) avaliaram a socialidade de quatro espécies de equimídeos e detectaram que *Trinomys yonenagae* apresenta o maior nível de afiliação, enquanto *Trinomys minor* e *Thrichomys apereoides* (espécie de gênero de parentesco próximo ao *Trinomys* e usada como grupo externo), o menor nível. *Trinomys iheringi denigratus* apresentou um nível intermediário. Pouco se

conhece, contudo, sobre o repertório acústico dessas espécies. Um estudo preliminar com a espécie *Trinomys yonenagae* mostrou que esta é capaz de produzir um amplo repertório, abrangendo sons vocais (sete tipos) e não vocais (um tipo, o tamborilamento) audíveis (Manaf & Oliveira 2000). O estudo, contudo, não fez a descrição de todos os tipos sonoros detectados, no qual apenas cinco tipos de sons foram registrados e caracterizados em termos de frequência, número de harmônicos, duração e intensidade.

Dada a escassez, na literatura, de avaliações empíricas da associação prevista entre tamanho do repertório sonoro e o grau de socialidade, o presente trabalho objetiva avaliar se o tamanho do repertório sonoro de três espécies de equimídeos, *Trinomys yonenagae*, *Trinomys ihering denigratus* e *Thrichomys apereoides*, aumenta com a socialidade dessas espécies. Caso isso ocorra, *T. yonenagae* deve apresentar um repertório maior que o de *T. i. denigratus* e, este, um repertório maior que o de *Thrichomys apereoides*. Além disso, esse estudo pretende avaliar a ocorrência de autapomorfias no repertório acústico das linhagens de *Trinomys* estudadas a partir da avaliação da série de transformações mais parcimoniosa para cada tipo de som.

2. Materiais e Métodos

2.1. Coleta dos animais:

Para a realização do presente estudo, utilizamos duas espécies do gênero *Trinomys* (*Trinomys yonenagae* e *Trinomys ihering denigratus*) e, como grupo externo, a espécie *Thrichomys apereoides* por ser uma espécie aparentada a *Trinomys* (Galewski et al.

2005) e por ocorrer em todo o bioma da Caatinga, sendo, portanto, de fácil coleta. Para cada uma das espécies, foram coletados 16 indivíduos.

A espécie *Thrichomys apereoides* caracteriza-se por apresentar indivíduos com hábitos solitários e comportamento agressivo em relação aos co-específicos (Streilen 1982; Freitas et al. 2008). Coletamos os exemplares da espécie na Serra de São José, município de Feira de Santana, estado da Bahia (12°08'S; 39°01'O), durante o mês de novembro de 2007.

T. i. denigratus é uma espécie presente em áreas de Mata Atlântica. A espécie apresenta indivíduos com comportamento afiliativo (Freitas et al. 2008), sendo tolerantes com co-específicos (Saldanha-Filho 2008). Esta representa, em nosso estudo, a espécie mais proximamente aparentada a *Trinomys yonenagae* (Lara & Patton 2000). Coletamos os exemplares desta espécie no vilarejo de Camaçandi, município de Jaguaripe, estado da Bahia (13°00'S; 38°01'O), no mês de junho de 2007.

T. yonenagae é uma espécie endêmica de uma região de dunas na Caatinga, à beira do Rio São Francisco, no semi-árido nordestino. Seus representantes apresentam inúmeras diferenças morfológicas e comportamentais em relação aos congêneres, que habitam normalmente áreas florestadas. Dentre elas, destaca-se um elevado nível de afiliação, com co-habitação de tocas comunais provavelmente construídas de forma cooperativa (Rocha 1995; Freitas et al. 2008). Coletamos os exemplares desta espécie na Vila de Ibiraba, município de Barra, estado da Bahia (10°48'S; 42°50'O), no mês de agosto de 2007.

Todos os animais utilizados no presente estudo foram coletados e mantidos de acordo com a legislação em vigor, conforme a licença de nº 0009/2007-

NUFAU/IBAMA-BA, processo nº 02006.002120/2005.30, expedida pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA).

Para a coleta dos animais, utilizamos armadilhas do tipo *Tomahawk*, dispostas aleatoriamente em número de 15 a 30 armadilhas por grade amostral. Quando possível, colocávamos as armadilhas próximas a pistas deixadas pelos animais, como fezes, pegadas ou tocas, com o objetivo de aumentar o sucesso de captura. Estabelecemos as grades amostrais de modo a que distassem pelo menos 300 metros umas das outras. Utilizamos cinco grades amostrais para as espécies *T. yonenagae* e *T. i. denigratus* e quatro para espécie *Thrichomys apereoides*.

Após as coletas, encaminhamos imediatamente todos os animais ao laboratório, onde os mantivemos em caixas individuais de propileno (40x34x16 cm) com ciclo de claro/escuro de 12:12 horas (on/ off). Alimentamos os indivíduos uma vez por dia com ração para roedores, por um período de aclimação que variou, por motivos logísticos, de um (*T. apereoides*) a dois (*T. i. denigratus* e *T. yonenagae*) meses. Cremos que essa diferença não é importante para nossas análises, pois, de acordo com Alves (2008), a manutenção, em cativeiro, de animais de uma dessas espécies por um período de até três meses não afeta a qualidade de seu comportamento social. Para evitar comunicação acústica e olfatória prévias ao experimento, mantivemos animais oriundos de grades distintas em salas separadas até o início do experimento.

2.2. Procedimentos do experimento:

Para a condução do experimento, montamos duas arenas utilizando placas de MDF (placa de fibra de madeira de média densidade) forradas internamente com fórmica branca e com dimensões de 2,00m x 1,30 m x 0,50 m. Uma divisória com uma abertura de 30 cm, perpendicular à parede de maior dimensão, dividia a arena em dois setores (Figura 1). Cobrimos a arena com tela de alumínio para galinheiro para evitar que os animais escapassem. Utilizamos como substrato maravalha branca para roedores. No interior de cada setor da arena, colocamos um bebedouro e duas telhas de barro, que serviam como abrigo para os animais. Administramos a alimentação nos dois setores das arenas e realizamos a troca de água uma vez por dia, pouco antes do início das gravações.

Para análise do repertório acústico, realizamos o registro sonoro das espécies em cada arena através de um microfone direcional Yoga HT 81® com alcance de 18000 Hz (ou seja, adequado para sons audíveis, de baixa frequência) conectado diretamente a um microcomputador. Registramos o som através do programa Avisoft SASLAB Pro®/Recorder, versão 4.3. A fim de garantir que os sons de animais presentes em uma arena não fossem gravados pelo microfone da outra arena, dividimos a sala do experimento em dois setores isolados com espuma do tipo “casca de ovo”.

Após a montagem das arenas, colocamos, em cada uma delas, dois machos e duas fêmeas adultas da mesma espécie, aparentemente saudáveis, provenientes de grades distintas e com pesos similares (Tabela 1). As gravações foram iniciadas a partir desse momento. Esse procedimento se repetiu duas vezes para cada espécie, a partir da introdução de novos indivíduos, ou seja, que não participaram de experimentos

anteriores. Em dois dos experimentos com a espécie *Thrichomys apereoides*, uma das fêmeas pariu, e seus filhotes foram imediatamente retirados. As gravações foram realizadas por um período de quinze dias para cada colônia, sendo gravadas nove horas por dia, das 18:00 às 03:00 h, período de escuro, já que se tratava de espécies de hábito noturno. Para a gravação, foram utilizados os seguintes critérios acústicos: largura de banda (bandwidth) de 324 Hz, FFT (resolução de frequência) de 256 pontos, resolução de tempo de 86 pontos, 50% de sobreposição de amostras e frequência de amostragem de 22.05 KHz e 16 bits (segundo as sugestões do manual para o registro de sons de roedores do manual Avisoft SASLAB Pro®/Recorder 2006).

2.3. Análises:

Para as análises deste trabalho, utilizamos apenas os últimos cinco dias de registro sonoro para todas as espécies por considerarmos que, após dez dias de convívio entre os animais na arena, as relações sociais deveriam estar estabilizadas (Manaf, comunicação pessoal). Além disso, Almeida (2008), que avaliou aspectos do comportamento dos animais das mesmas arenas deste estudo, observou que ocorreram lutas apenas nos três primeiros dias de convivência, o que demonstra uma evolução para estabilização das relações. Foram analisadas no total 540 horas de som, sendo 180 horas para cada espécie.

Inicialmente, fizemos uma varredura geral dos últimos cinco dias de gravação para identificar a ocorrência de sons emitidos em cada arena por espécie. As emissões sonoras (sons atonais, gritos tonais e assovios tonais) foram comparadas por dois classificadores humanos com base em sua sensação acústica e na análise visual de

gráficos dos espectrogramas. Como resultado, geramos uma classificação dos sons (mesma sensação acústica) para cada espécie, nomeando-os por onomatopéias. As classes foram divididas em variantes quando os gráficos (espectrogramas) apresentavam diferenças visuais maiores (grande variações em termos de frequência mínima e máxima, duração e número de harmônicos), embora mantendo semelhança na sensação acústica. Cada variante foi descrita quanto às frequências mínima e máxima e ao número de harmônicos. Como as mesmas variantes ocorreram em diferentes colônias, elas não foram interpretadas como assinaturas. Diferenças mais sutis dentro de uma mesma variante ocorreram, e elas podem ser devidas a diferenças anatômicas entre os indivíduos, que influenciam nas características do som emitido. Deste modo, cada variante foi considerada um tipo de som e o tamanho do repertório foi avaliado com base no número de variantes.

Esse procedimento qualitativo de classificação de tipos sonoros é bastante difundido na literatura para diversos mamíferos, como roedores, cetáceos, morcegos e felinos (Pepper et al. 1991; Janik 1999; Pfalzer & Kusch 2003; Peters & Tokin-Leyhausen 1999), sendo mais eficiente que análises quantitativas realizadas por métodos computacionais (Janik 1999).

Testamos a hipótese de que há diferença no tamanho do repertório acústico (usando como variável dependente os tipos de som, baseados em dados ranqueados) entre as espécies (fator) através de uma análise de variância de um fator (ANOVA), seguida do teste de comparação múltipla Games-Howel. Usamos o programa SPSS (versão 13.0) para as análises.

Avaliamos o padrão filogenético de exibição dos diferentes tipos de sons emitidos no repertório das espécies analisadas com base em informações sobre ocorrência (presença ou ausência) dos tipos de som por espécie e no cladograma proposto por Leite & Patton (2002). Para interpretação da evolução do repertório sonoro, utilizamos o método de comparação com o grupo-externo (Harvey-Pagel 1991), que permite verificar a série de transformações mais parcimoniosa para cada tipo de som. Todas as condições (presença e ausência de um som no repertório) compartilhadas pelo grupo externo e por (pelo menos) uma espécie do grupo interno foram consideradas plesiomórficas para *Trinomys*, e a situação alternativa foi considerada apomórfica para a espécie de *Trinomys* que a apresentasse.

3. Resultados

Em todas as arenas da espécie *Thricomys apereoides*, ocorreram lutas entre machos, o que nos levou a remover o indivíduo atacado para evitar injúrias sérias ou sua morte. O mesmo ocorreu em uma arena de *Trinomys ihering denigratus*. Em outra arena dessa mesma espécie houve a morte de uma fêmea por motivo indeterminado. Esses eventos ocorreram até o segundo dia de experimento, não fazendo parte, portanto, dos registros sonoros apresentados neste trabalho. Todas as arenas de *Trinomys yonenagae* permaneceram com os quatro indivíduos.

Das 540 horas de registros sonoros, detectamos 3551 episódios de emissões sonoras, sendo 188 correspondentes a espécie *T. yonenagae* (número episódios/arena: 89; 83; 9; 7), 151 para *T. i. denigratus* (73; 38; 29; 8) e 3212 para *Thrichomys apereoides* (1535; 774; 531; 372).

A partir dos episódios, foram descritos, no total, 12 classes de sons, das quais 6 foram atonais: purrr (pur), tchu-tchu (tchu), pif-pif (pif), qui, qué, quic; 1 de grito tonal: iihh (ih); e 5 de assovios tonais: assovio longo (asl), assovio médio (asm), assovio curto (asc), assovio fiu (afiu) e assovio fi-ri-fiu (frf). Dentre as classes apresentadas, algumas foram divididas em variantes (tipos de som): quic, com cinco variantes (quic1, quic2, quic3, quic4 e quic5); assovio médio, com duas variantes (asm1 e asm2); assovio curto, com oito variantes (asc1, asc2, asc3, asc4, asc5, asc6, asc7 e asc8); assovio fiu, com cinco variantes (afiu1, afiu2, afiu3, afiu4 e afiu5); e assovio fi-ri-fiu, com três variantes (frf1, frf2 e frf3) (Figura 2).

Os sons atonais caracterizam-se por não apresentarem melodias (sensação acústica) e por serem de curta duração. Suas classes são diferenciadas principalmente pela frequência mínima (maior em qui e tchu e menor nas demais) e pelo número de harmônicos (maior em qué e quic e menor nas demais). Os sons pif, tchu e pur apresentam-se sempre com repetições, 2, 4 e 7-9, respectivamente. As variantes da classe quic diferenciam-se basicamente pelos valores de frequência máxima (mais baixas em quic4 e progressivamente mais altas nos quics 1, 2, 5 e 3) e pelo número de harmônicos (menor nos quics 1 e 4 e maior nos demais). O grito tonal é caracterizado por apresentar grande amplitude de frequências (frequência mínima 1 e frequência máxima 10), quando comparado às dos demais sons, e por um alto número de harmônicos (5-13 harmônicos). Os assovios tonais são sonoramente bastante melódicos e apresentam sempre mais de um harmônico. Suas classes são diferenciadas principalmente pelo número de harmônicos (maior em asc e menor nas demais) e pela duração (menor em asc, maior em asl e intermediária nas demais). As variantes da

classe asc diferenciam-se basicamente pelo número de harmônicos (menor em asc2 e asc8, maior em asc 3 e intermediário nas demais); as afiu diferenciam-se principalmente na posição do primeiro harmônico; as asm principalmente pela frequência máxima (menor em asm e maior em asm2) e; as frf variam em relação à frequência mínima (menor em frf2 e maior nas demais), frequência máxima (menor em frf2 e maior nas demais) e ao número de harmônicos (maior em frf1 e menor nas demais). Os valores das variantes também apresentaram uma faixa de variação em relação às frequências mínima e máxima e ao número de harmônicos, devido, provavelmente, às variações individuais dos animais que emitiram determinado tipo de som (vide descrição do repertório acústico das espécies na Tabela 2).

Através da análise qualitativa, baseada nas variantes das classes, classificamos essas emissões sonoras resultando na descrição de 30 tipos de som para as espécies analisadas, sendo 22 tipos presentes na espécie *T. yonenagae* (número de tipos/arena: 21; 17; 6; 6), 12 em *T. i. denigratus* (11; 8; 7; 5) e 9 em *T. apereoides* (6; 5; 5; 4). *T. yonenagae* apresentou os seguintes tipos de som: qué, quic1, quic2, quic3, quic4, quic5, asc1, asc2, asc3, asc4, asc5, asc6, asc7, asc8, afiu1, afiu2, afiu3, afiu4, afiu5, frf1, frf2 e frf3; *T. i. denigratus* apresentou os sons: qui, ih, quick1, quick2, quick3, quick4, quick5, asc1, asc3, asc4, asl e afiu1 e; *T. apereoides* apresentou os sons: tchu, pif, pur, ih, asc1, asc2, asm1, asm2 e asl. A tabela 2 mostra os tipos e frequência de episódios de som encontrados para cada espécie em todas as arenas.

Observa-se que a frequência de episódios de emissão som de uma espécie em relação à outra não está relacionada ao número de tipos de sons, pois na espécie com maior ocorrência de episódios, *Thrichomys apereoides*, houve o menor número de tipos.

Nesta espécie, houve um grande número de ocorrências de dois tipos de som (iiih – 81,8% e pif-pif – 15,4%), os quais representaram 97,2% do total de episódios ocorridos. Para as demais espécies, a frequência de episódios de cada tipo de som foi bastante variável, não havendo sons predominantes (veja valores marcados na coluna para a espécie *Thrichomys apereoides* da Tabela 3).

Detectamos uma diferença marginalmente significativa entre o número de tipos de som emitidos pelas três espécies analisadas (ANOVA: $F= 4,128$, $GL= 2$, $p= 0,053$) e a consideramos como uma efetiva diferença entre as espécies. A diferença mais significativa entre os pares de espécies ocorreu entre *T. yonenagae*, que apresentou a maior média, e *T. apereoides*, que apresentou a menor média (Games-Howel: $p= 0,073$), ao passo que *T. i. denigratus* apresentou valores intermediários, não diferindo das outras duas espécies (respectivamente, $p= 0,845$ e $p= 0,146$).

A avaliação do padrão filogenético dos sons detectou que o ramo ancestral das duas espécies de *Trinomys* é possivelmente caracterizado por oito novidades evolutivas, quais sejam, asc3, asc4, quicks1, quick2, quick3, quick4, quick5 e afiu1. Pelo menos quatro tipos de sons (ih, asc1, asc2 e asl) são plesiomórficos para o clado que inclui *Thrichomys* e *Trinomys*. Outros cinco tipos (pur, tchu, pif, asm1 e asm2), que ocorreram exclusivamente em *T. apereoides*, podem representar tanto autapomorfias desta espécie quanto plesiomorfias do clado *Thrichomys+Trinomys*, tendo sido perdidos no ancestral das 2 espécies de *Trinomys* deste estudo. Houve também ocorrências de novidades evolutivas que para as duas espécies do gênero *Trinomys*. *T. yonenagae* apresentou doze novos tipos de som (asc5, asc6, asc7, asc8, qué, frf1, frf2, frf3, afiu2, afiu3, afiu4 e afiu5) e duas perdas (asl e ih), e *T.i. denigratus* apresentou um tipo novo (qui) e um perda

(asc2). A Figura 3 mostra o cladograma das espécies apontando a evolução dos caracteres citados.

4. Discussão

No presente trabalho, pretendemos avaliar a relação entre o tamanho do repertório acústico e o grau de socialidade, baseado no número de variantes (tipos de som) ocorridas em cada espécie estudada. Para responder esta pergunta, consideramos que os repertórios acústicos das espécies são representados pelas variantes das classes propostas: uma vez que as variantes apareceram em mais de uma arena numa dada espécie, não poderiam representar assinaturas vocais de indivíduos. Segundo Lehongre et al. (2008), assinaturas individuais vocais são mediadas por fatores como idade, sexo, familiaridade, tamanho e principalmente pela individualidade (genótipo), que alteram características físicas do som como a frequência, as quais são utilizadas no reconhecimento de determinado indivíduo. Deste modo, a variabilidade nas características físicas encontradas nas emissões da mesma variante (de frequência e número de harmônicos) deve representar as assinaturas individuais vocais.

Uma interpretação alternativa poderia considerar as variantes como assinaturas individuais vocais dos indivíduos, enquanto que suas classes representariam o repertório acústico das espécies. Tal interpretação estaria baseada na concepção de que a assinatura de um indivíduo é definida pelo seu contexto social, no sentido de assemelhar ou diferenciar sua emissão dos demais indivíduos do grupo. Tais padrões foram detectados, respectivamente, para cantos em aves (fenômeno denominado “song

sharing”: Beecher et al. 2000) e exibições visuais para lagartos (Smith & Martins 2006), além do comportamento de defesa do território em morcegos (Pfalzer & Kucsh 2003).

Entretanto, a própria literatura que trata de descrição e evolução do repertório de espécies admite que existe uma grande dificuldade em se definir o nível de variabilidade que caracteriza diferentes tipos de som daquele que caracteriza diferentes assinaturas individuais (Searby & Jouventin 2004). Outros estudos, aparentemente não levam em consideração a variabilidade existente dentro das próprias variantes ou simplesmente não agrupam essa grande variabilidade em tipos determinados de variantes (Pfalzer & Kucsh 2003; Pepper et al. 1991; Peters & Tonkin-Leyhausen 1999).

O número de tipos (variantes) estabelecidos no presente estudo para a espécie mais social, *Trinomys yonenagae* (22), é comparável com o descrito para outras espécies sociais de roedores, como *Heterocephalus glaber* (Pepper et al. 1991) e *Cryptomys* sp (Credner et al. 1997), que apresentam 17 (com diversas variantes) e 14 tipos respectivamente. O número maior encontrado do nosso estudo pode estar relacionado com o número muito maior de horas de gravação analisadas (180 horas) em comparação com os outros dois estudos (4,5 horas em Pepper et al. 1991; Credner et al. 1997 não traz essa informação). Outra diferença entre os três estudos está em que o nosso não incluiu emissões sonoras em contextos de cuidado parental ou de interação com predador (relação interespecífica), os quais foram incluídos nos demais trabalhos. Manaf & Oliveira (2000), que estudaram a espécie *T. yonenagae* em condições similares ao do presente trabalho, e Neves (2007), que analisou o comportamento de tamborilar em contexto de predação, descreveram tipos de som não observados por nós. Portanto, provavelmente os repertórios acústicos descritos neste estudo não representam

o repertório completo das espécies, mas seu repertório em condições específicas e padronizadas.

A decisão metodológica adotada no presente estudo em relação ao estabelecimento do repertório acústico das espécies parece representar a melhor opção, visto que, para se fazer inferências contextuais sobre as variantes, é necessário que sejam feitas relações entre sons emitidos e seus respectivos contextos, o que seria um próximo passo dentro do estudo. Esses dados seriam complementares e auxiliariam no entendimento de algumas questões, porém não invalidariam ou subestimariam os atuais. Um exemplo da importância deste tipo de trabalho foi testado na definição de assinaturas vocais individuais em golfinhos, que detectou que não foi necessário o estabelecimento do contexto para que a análise realizada qualitativamente por humanos fosse efetiva (Janik 1999).

Deste modo, a partir da avaliação do nível de socialidade das espécies definido por Freitas et al. (2008) e das análises aqui realizadas, concluímos haver diferença do tamanho do repertório, que foi maior na espécie mais social (*Trinomys yonenagae*), intermediário na espécie com socialidade intermediária (*Trinomys denigratus*) e menor na menos social (*Thrichomys apereoides*). As avaliações de nível de socialidade de Freitas et al. (2008) são compatíveis com os resultados de Saldanha-Filho (2008) e Almeida (dados não publicados), o que reforça nossa conclusão.

O ambiente de tocas (subterrâneo) é outro fator que pode ter contribuído para maior utilização da comunicação acústica para a espécie *T. yonenagae*, servindo como amplificador sonoro, o que não ocorre em ambientes abertos. Estudos ratos-toupeira-pelados (*Heterocephalus glaber*) (Yosida et al. 2007) mostraram que o ambiente

subterrâneo realmente tem uma importância no aumento desta modalidade comunicativa, devido à dificuldade da utilização de pistas visuais. Assim, o repertório maior de *T. yonenagae* poderia ter derivado não da sua maior socialidade, mas do hábito da espécie. O que inclusive, pode ser observado quanto ao caractere morfológico da espécie diferenciado, bula timpânica aumentada (Rocha 1995). Entretanto, observamos no presente trabalho que a espécie *T. i. denigratus*, que não possui hábito fossório, apresenta um repertório acústico maior que o de *T. apereoides*, o que indicaria que esse aumento fosse derivado da maior socialidade da espécie. Outro fator que devemos levar em consideração é que as três espécies analisadas apresentam hábito noturno, de modo que a comunicação visual deve ser pouco importante não somente no ambiente de tocas (*T. yonenagae*), mas também fora dele. Por fim, a espécie *T. yonenagae* não é completamente fossória e, em seu período de atividade, explora extensivamente o ambiente epígeo (Rocha, 1991; Santos, 2004), inclusive vocalizando fora das tocas (observações pessoais).

Os roedores, principalmente espécies aparentemente mais sociais, apresentam uma grande plasticidade comportamental (Tang-Martínez 2003). De fato, *T. yonenagae* parece ter uma grande plasticidade acústica, visto que apresentou uma grande variação no número de tipos de som entre as arenas, quando comparada às demais espécies. A plasticidade da espécie também se expressa em outros aspectos do comportamento. Nos experimentos de Marconato (2004) e Manaf & Oliveira (2000), em arenas similares às nossas, foram detectadas diferenças significativas tanto entre as arenas como entre os indivíduos da espécie (para Marconato) para mais de um tipo de comportamento analisado. Além disso, Rocha (1991) e Santos (2004) observaram, em campo, uma

grande plasticidade na estrutura social da espécie, com tocas habitadas por apenas um indivíduo até grupos de diversos tamanhos e composições. Apesar de Almeida (2008), ter observado um padrão nessa espécie de maior afiliação nas interações entre machos e fêmeas nas mesmas arenas analisadas no presente estudo, também observou uma grande variação tanto numa mesma arena quanto entre as arenas, sendo encontrado, inclusive, baixo grau de afiliação entre pares de macho e fêmea.

Nossa análise evolutiva, baseada no cladograma apresentado por Lara & Patton (2000), indica que o aumento do repertório sonoro do gênero *Trinomys* deveu-se ao surgimento de 3 assovios tonais (asc3, 4 e afiu1) e 5 sons atonais (quick1, 2, 3, 4 e 5). O aumento em *T. yonenagae* deveu-se ao surgimento de 11 assovios tonais (asc5, 6, 7, 8, afiu2, 3, 4,5, frf1, 2 e 3) e um som atonal (qué) e redução de um assovio tonal (asl) e um grito tonal (ih). Já em relação à espécie *T. i. denigratus*, pode-se dizer que não houve o aumento do repertório, pois ocorreu o acréscimo evolutivo de uma variante atonal (qui) e o desaparecimento de uma variante assovio tonal (asc2). Embora não possamos discutir a evolução de repertório em *T. apereoides*, apenas dois tipos de sons dessa espécie representam cerca de 97% dos sons emitidos, e seu repertório é baseado em sons atonais e gritos tonais com poucos assovios tonais.

Os assovios tonais são utilizados como chamados de contato em golfinhos que servem para identificar os indivíduos nas associações a longo prazo (Sayigh et al. 1999; Smolker & Pepper 1999; Janik 2000). Além disso, os sons tonais, em geral, parecem ser utilizados em contextos mais amigáveis (Morton 1977). Os sons atonais e gritos tonais, por outro lado, aparecem principalmente em contextos de agressividade (Compton et al. 2001). Se esse padrão representar um fenômeno geral, pode-se dizer que o repertório de

T. yonenagae evoluiu para um maior contexto de maior afiliação, diminuindo a agressividade em relação às espécies do gênero. Já em *T. i. denigratus* parece não ter ocorrido alteração neste sentido, não acrescentando muitos contextos afiliativos ou de agressão. Assim, a grande diferença entre os repertórios das espécies do presente estudo pode estar relacionada a funções distintas de agressão e afiliação. Por outro lado, talvez a divergência entre os gêneros seja muito antiga e o sistema de comunicação pode ter evoluído muito, de modo a não encontrarmos muitos sons compartilhados. Seria importante, deste modo que fossem realizados estudos utilizando outras espécies do gênero *Trinomys*, a exemplo de *Trinomys minor*, que apresentou diversos comportamentos agressivos em díades (Saldanha-Filho 2008), para observar se esta apresenta sons similares ao da espécie pertencente ao grupo externo, *Thrichomys apereoides*, além da análise de outros grupos externos para que as conclusões de polarização de caracteres para o gênero *Trinomys* se tornem mais robustas.

Os repertórios sonoros descritos no presente estudo parecem ter sofrido um processo de diversificação a partir de determinadas classes ancestrais, visto que a sensação acústica entre elas é bastante similar, possuindo divergência apenas em características de frequências mínima e máxima e número de harmônicos. Em um dos tipos de sons estudados em felinos por Peters & Tokin-Leyhausen (1999), as variantes que ocorreram em diferentes espécies apresentaram também características físicas distintas, porém se expressando em contextos similares. Em aves, diversos tipos de som parecem originar diversos outros para diferentes contextos e/ou espécies distintas, sendo essas variações denominadas de dialetos (Vielliard 2005). Esses tipos de exemplos nos remetem ao

nosso próximo passo de estudo em se estabelecer uma conexão entre os sons emitidos e seus respectivos contextos.

5. Referências Bibliográficas

Almeida, C. S. P. 2008: Mudanças evolutivas da estrutura social de equimídeos (Rodentia) como exaptação e adaptação para um ambiente semi-árido. Universidade Federal da Bahia.

Alves, I. M. M. 2005: Análises de Unidades Comportamentais exibidas por díades de *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em laboratório e situação de pós-captura. Monografia. Universidade Federal da Bahia. 31p.

Beecher, M. D., Campbell, E., Burt, J. M., Hill, C. E., Nordby, J. C. 2000: Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* **59**, 21-27.

Blumstein, D. T. 2003: Social Complexity but not the Acoustic Environment is Responsible for the Evolution of Complex Alarm Communication. *Marmot behaviour*, 31-38.

Blumstein, D. T. & Armitage, K. B. 1997: Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour* **53**, 143-171.

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998: Principles of Animal Communication. University of California, San Diego.

Brudzynski, S. M. 2005: Principles of Rat Communication: Quantitative Parameters of Ultrasonic Calls in Rats. *Behaviour Genetics* **35** (01), 85-92.

Carvalho, G. A. S & L. O. Salles. 2004: Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linn. Soc.* **142**, 445-477.

Compton, L. A., Clarke, J. A., Seidensticker, J., Ingrisano, D. R. 2001: Acoustic characteristics of white-nosed coati vocalizations: a test of motivation-structural rules. *Journal of Mammalogy* **82** (04),1054-1058.

Credner, S., Burda, H., Ludescher, F. 1997: Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys sp.*, Bathyergidae). *J. Comp. Physiol. A.* **180**, 245-255.

Deag, J. M.. 1980: O comportamento dos Animais. Temas de Biologia, 26. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Fletcher, N. 1992: Acoustic Systems in Biology. Oxford University Press, Oxford.

Freeberg, T. M., Baker, M. C., Bloomfield, L. L., Charrier, I., Gammon, D. E., Hailman, J. P., Lee, T. T. Y., Lucas, J. R., Mennill, D. J., Sturdy, C. B. 2006: Status Signaling and Communication Networks. Synopsis III. Complexities in vocal communication.

Freitas, J. N. S., El-Hani, C. N., Rocha, P. L. B. 2003: Affiliation in the Torch Tail Rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a Sand-dwelling rodent from Brazilian Semiarid Caatinga: Evolutionary Implications. *Revista de Etologia* **05** (02), 61-73.

Freitas, J. N. S., El-Hani, C. N., Rocha, P. L. B. 2008: Affiliation in Four Echimyid Rodent Species based on Intrasexual Dyadic Encounters: Evolutionary Implications. *Ethology* **114**, 389-397.

Galewski, T., MauVrey, J., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., Douzery, E. J. P. 2005: Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia;

Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**, 601-615.

Harvey, P. H & Pagel, M. D. 1991: *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Janik, V. M. 1999: Pitfalls in the categorization of behaviour: a comparison of dolphin whistle classification methods. *Animal Behavior* **57**, 133-143.

Janik, V. M. 2000: Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science* **289**, 1355–1357.

Jarvis, J. U. M., & Bennett, N. C. 1991: Ecology and behaviour of the family bathyergidae, (Sherman, P. W. J., Jarvis, U. M. & Alexander, R. D., eds). Princeton: Princeton University Press. 66-96, pp.

Lara, M. C., Patton, J. L., da Silva, M. N. F. 1996. The simultaneous diversification of South American Echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5** (2), 403-413.

Lara, M. C. & Patton, J. L. 2000: Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of Linnean Society* **130**, 661-686.

Lehongre, K., Aubin, T., Robin, S., Negro, C. D. 2008: Individual Signature in Canary Songs: Contribution of Multiple Levels of Song Structure. *Ethology* **114**, 425-435.

Leite, Y. L. R. & Patton, J. L. 2002: Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **25**, 455-464.

Manaf, P. & Oliveira, E. S. 2000: Behavioral Repertoire of Spiny Rat *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in Captivity. *Revista de Etologia* **02** (01), 03-15.

Marconato, D. A. 2004: Escavação de tocas e armazenamento de alimentos: suas implicações na biologia de espécies filogeneticamente próximas de ratos-de-espinho neotropicais (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo-USP.

McComb, K. & Semple, S. 2005: Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* **01**, 381-385.

McGregor, P. K. & Peake, T. M. 2000: Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. Review. *Acta Ethology* **02**, 71-81.

Morin, D. S. 2002: Fundamentos de sistemática filogenética. Holos, Ribeirão Preto.

Morton, E. S. 1977: On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some birds and mammal sounds. *The American Naturalist* **111**, 855-869.

Neves, E. S. 2007: Avaliação de risco de predação e comportamento de tamborilar em *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia. 59 p.

Pepper, J. W., Braude, S. H., Lacey, E. A., Sherman, P. W. 1991: Vocalizations of the naked mole-rat. In: *The Biology of the Naked Mole-Rat*, (Sherman, P. W. J., Jarvis, U. M. & Alexander, R. D., eds). Princeton: Princeton University Press. , pp. 243-274.

- Peters, G. & Tonkin-Leyhausen, B. A. 1999: Evolution of acoustic communication signals of mammals: friendly close-range vocalizations in felidae (Carnivora). *Journal of Mammalian Evolution* **06** (02), 129-159.
- Pfalzer, G. & Kusch, J. 2003: Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *J. Zool., Lond.* **261**, 21-33.
- Rocha, P. L. B. 1991: Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do Rio São Francisco (BA). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo-USP.
- Rocha, P. L. B. 1995: *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. *Mammalia* **59**, 537-550.
- Saldanha-Filho, A. J. M. 2008: Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia.
- Santos, J. W. A. 2004: Ecologia da socialidade do roedor psamófilo *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em uma área das dunas do rio São Francisco na Caatinga. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo-USP.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Solow, A. R., Scott, M. D., and Irvine, A. B. 1999: Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Anim. Behav* **57**, 41–50.
- Searby, A. & Jouventin, P. 2004: How to measure information carried by a modulated vocal signature? *J. Acoust. Soc. Am.* **116** (5), 3192-3198.

Schleich, C. E. & Busch, C. 2002: Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates. *J. Ethol.* **20**, 123-131.

Smith, C. B. & Martins, E. P. 2006: Display Plasticity in Response to a Robotic Lizard: Signal Matching or Song Sharing in Lizards? *Ethology* **112**, 955-962.

Smolker, R., and Pepper, J. W. 1999: Whistle convergence among allied male bottlenose dolphins (Delphinidae, *Tursiops* sp.). *Ethology* **105** (07), 595–617.

Snowdon, C. T. & Hausberger, M. 1999: *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, Cambridge.

Streilein, K. E. 1982: Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (I).

Tang-Martínez, Z. 2003: Emerging themes and future challenges: forgotten rodents, neglected questions. *J. Mammal.* **84**, 1212-1227.

Vielliard, J. M. E. 1997: O Uso de Caráteres Bioacústicos para Avaliações Filogenéticas em Aves. *Anais de Etologia* **15**, 93-107.

Vielliard, J. M. E. 2005: A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. In: I Seminário Música Ciência e Tecnologia **01**, 145-152.

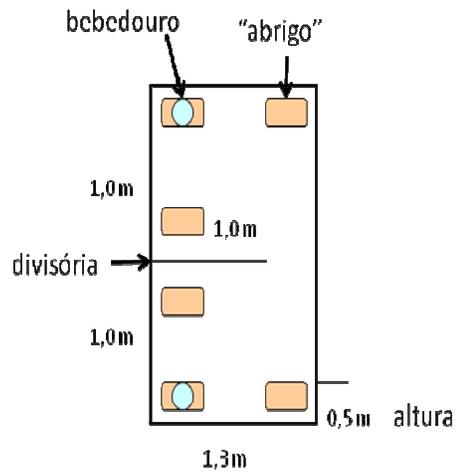
Yosida, S., Kobayasi, K. I., Ikebuchi, M., Ozaki, R., Okanoya, K. 2007: Antiphonal Vocalization of a Subterranean Rodent, the Naked Mole-Rat (*Heterocephalus glaber*). *Ethology* **113**, 703-710.

Conclusões Gerais

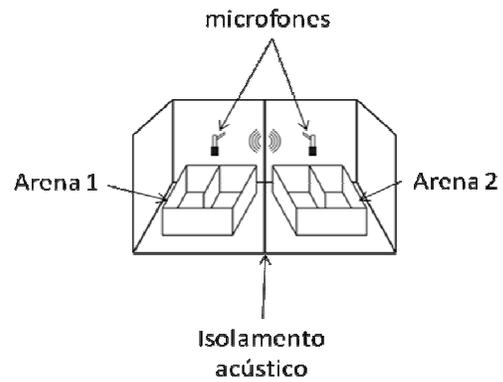
- ✓ O número de tipos de som estabelecidos no presente estudo para a espécie mais social, *Trinomys yonenagae* (22), é comparável com o descrito para outras espécies sociais de roedores, contudo os repertórios acústicos descritos não representam o repertório completo das espécies, mas seu repertório em condições específicas e padronizadas;
- ✓ A partir da avaliação do nível de socialidade das espécies (Freitas et al. 2008) e das análises aqui realizadas, concluímos haver diferença do tamanho do repertório, que foi maior na espécie mais social (*Trinomys yonenagae*), intermediário na espécie com socialidade intermediária (*Trinomys denigratus*) e menor na menos social (*Thrichomys apereoides*);
- ✓ A análise evolutiva (baseada no cladograma de Lara & Patton 2000), indica que o aumento do repertório sonoro do gênero *Trinomys* deveu-se ao surgimento de 3 assovios tonais e 5 sons atonais;
- ✓ O aumento do repertório em *T. yonenagae* deveu-se principalmente ao surgimento de assovios tonais, enquanto que em *T. i. denigratus* não houve aumento do repertório;
- ✓ A grande diferença entre os repertórios das espécies do presente estudo pode estar relacionada a funções distintas de agressão e afiliação e esses repertórios parecem ter sofrido um processo de diversificação a partir de determinadas classes ancestrais. Assim, seria um próximo passo para esse estudo relacionar essas emissões sonoras com seus respectivos contextos.

Apêndices

Figura 1 – Desenhos esquemáticos das arenas

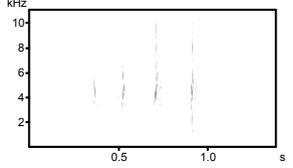
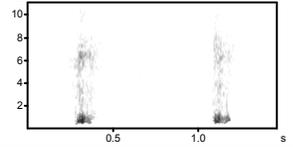
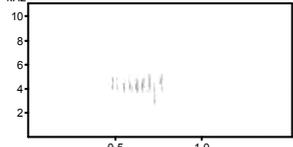
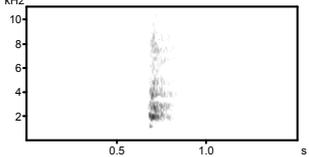
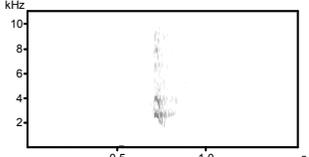
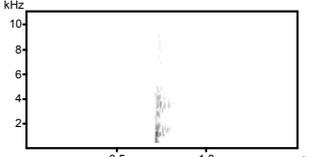
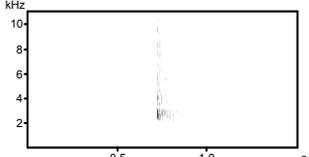
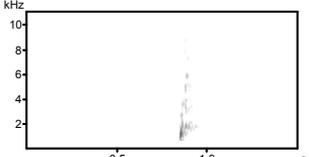
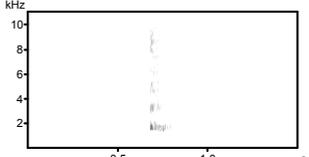


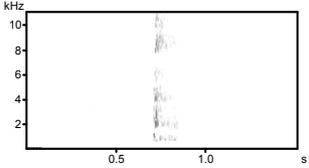
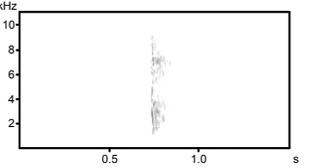
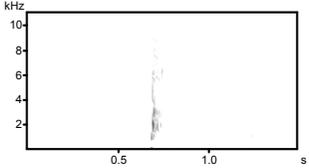
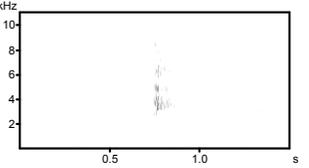
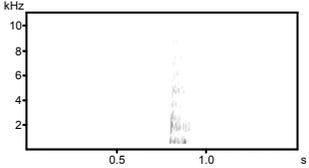
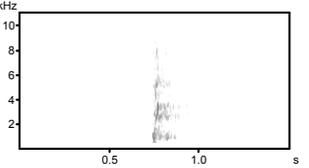
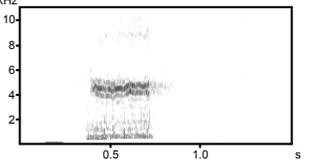
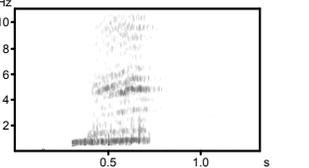
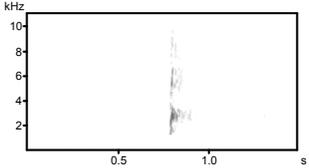
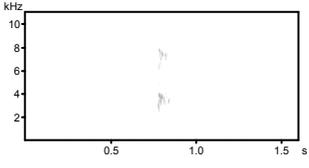
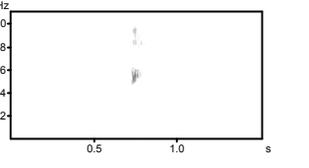
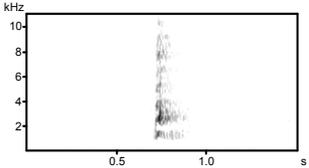
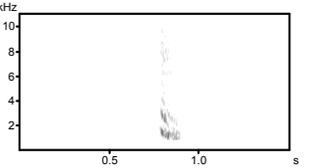
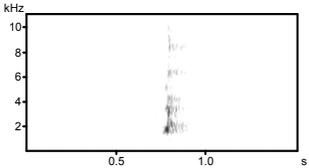
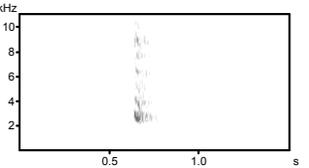
1A- Esquema de uma arena

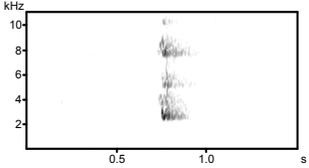
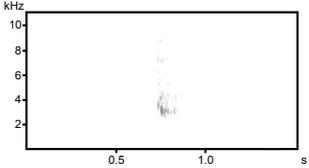
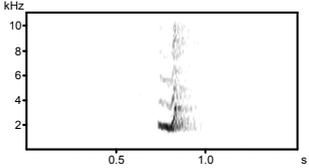
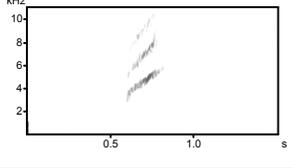
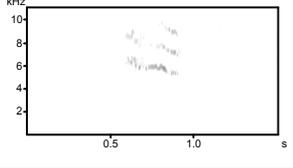
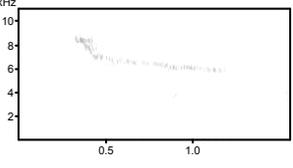
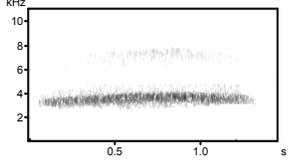
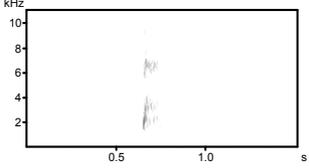
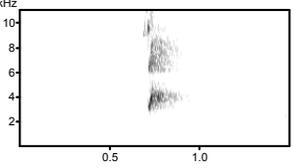


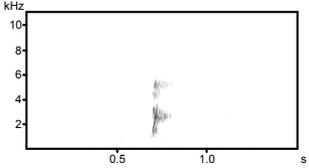
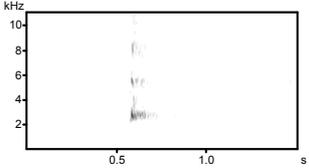
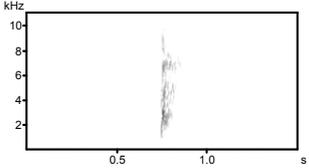
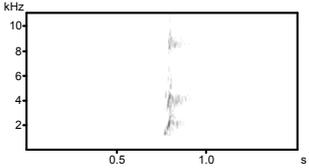
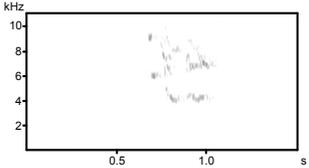
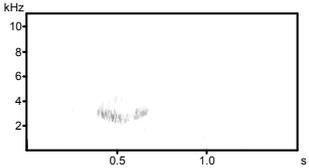
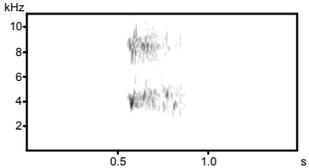
1B- Esquema de captura de som e isolamento acústico

Figura 2 – Tabela de tipos de som por espécie

Categoria	Classe	Tipo de Som (Variante)	<i>T. yonenagae</i>	<i>T.i. denigratus</i>	<i>T. apereoides</i>
Atonais	Tchu-tchu	Tchu			
	Pif-pif	Pif			
	Purrr	Pur			
	Qué	Qué			
	Qui	Qui			
	Quick	Quick1			
Quick2					

		Quick3					
		Quick4					
		Quick5					
		Grito	liih	lh			
				Assovios	Assovio curto	Asc1	
		Asc2					
Asc3							
Asc4							

	Asc5	
	Asc6	
	Asc7	
	Asc8	
Assovio médio	Asm1	
	Asm2	
Assovio longo	Asl	 
Assovio fiu	Afiu1	 

Assovio Fi-ri-fiu	Afiu2	
	Afiu3	
	Afiu4	
	Afiu5	
	Frf1	
	Frf2	
	Frf3	

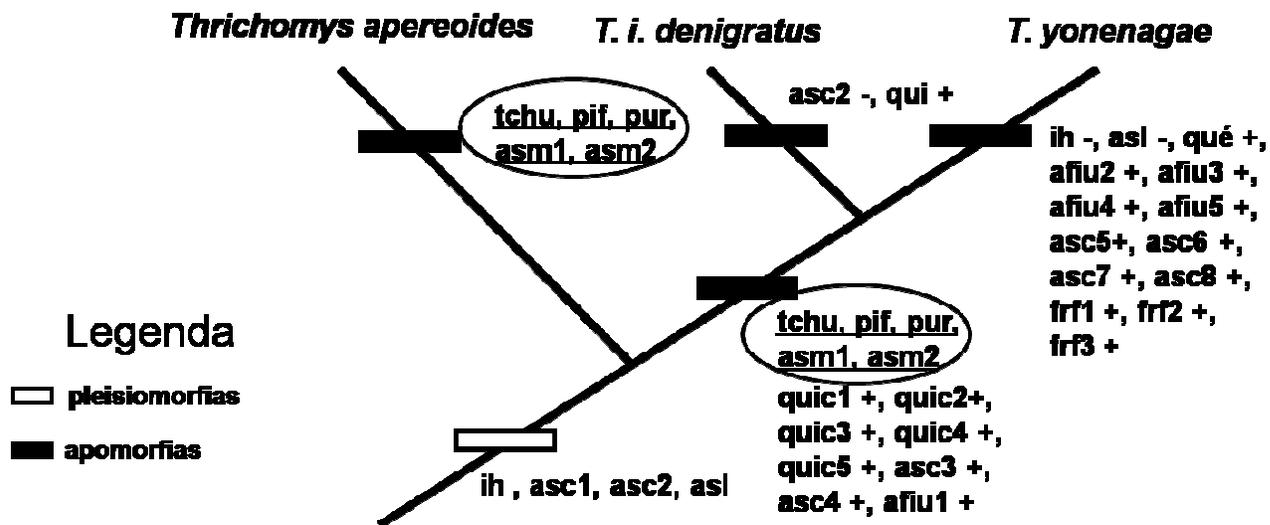


Figura 3 – Cladograma das espécies analisadas. Nesta figura estão contidos todos os caracteres pleisiomórficos e apomórficos para o gênero *Trinomys*, como está identificado na legenda. Os caracteres com sinal positivo (+), são caracteres que surgiram como novidade para o gênero, bem como as autoapomorfias quando presentes apenas nos ramos terminais. Os caracteres com sinal negativo (-), são caracteres perdidos em determinada espécie (regressão secundária). Os caracteres que aparecem circulos representam aqueles que foram observados somente no grupo externo, podendo estar posicionados de duas formas no cladograma.

Tabela 1 – Pesos dos indivíduos em cada espécie submetidos aos experimentos por arena.

<i>Trinomys yonenagae</i>				<i>Trinomys ihering denigratus</i>				<i>Thrichomys apereoides</i>			
Arena	Sexo	Indivíduo	Peso (g)	Arena	Sexo	Indivíduo	Peso (g)	Arena	Sexo	Indivíduo	Peso (g)
1	M	1	156	5	M	1	310	9	M	1	260
		2	150			2	300			2*	230
	F	3	148		F	3+	260		F	3	210
		4	158			4	270			4	210
2	M	5	142	6	M	5	265	10	M	5	185
		6	148			6*	235			6*	170
	F	7	124		F	7	230		F	7	170
		8	148			8	235			8	160
3	M	9	124	7	M	9	285	11	M	9	225
		10	164			10	285			10*	200
	F	11	116		F	11	250		F	11	280
		12	120			12	230			12	280
4	M	13	146	8	M	13	225	12	M	13	230
		14	106			14	200			14*	240
	F	15	140		F	15	190		F	15	250
		16	131			16	230			16	260

Obs.: Note que animais de uma mesma arena apresentam pesos similares. Os indivíduos marcados com * foram retirados dos experimentos por apresentarem injúrias causadas por lutas e o indivíduo marcado com + foi retirado por motivo de morte.

Tabela 02- Descrição dos tipos de som por espécie e número de episódios ocorridos em cada um deles. Os parâmetros descritos em cada tipo de som analisado foram frequência mínima (Fmin), frequência máxima (Fmax) e número de harmônicos (Nhar). Cada um dos tipos de som foi relacionado ao seu número de episódios (Nepi) de acordo com a espécie.

Tipos de som	<i>T. yonenagae</i>				<i>T.i. denigratus</i>				<i>T. apereoides</i>			
	Fmín	Fmáx	Nhar	Nepi	Fmín	Fmáx	Nhar	Nepi	Fmín	Fmáx	Nhar	Nepi
Tchu-tchu									4	9	2	32
Pif-pif									0	10	3	494
Purrr									1	6	1	29
Qué	1	7-9	3-5	17								
Qui					3	6	3	1				
Quic1	1	8	2	17	1-2	10	3-7	22				
Quic2	1	9	5	2	1	9	4	6				
Quic3	1	10	7	10	1	9	2	1				
Quic4	1	5-8	2-3	16	1	9	5	3				
Quic5	1	9	6	4	0	9	5	1				
liih					1	10	5-8	31	1	10	5-13	2627
Asc1	1-2	8-10	3-5	28	1-2	9	4-5	24	1-5	8-10	3-5	21
Asc2	3	8	2	2					5	9	2	2
Asc3	1	10	9	2	1	9-10	5-6	11				
Asc4	1	10	5	10	2	7-10	3-5	9				
Asc5	3	10	4	9								
Asc6	3	9	5	5								
Asc7	2	8	5	2								
Asc8	2	9	3	2								
Asm1									4	5-6	2	4
Asm2									5	10	3	1
Asl					3-6	4-8	2	32	3	8	2	2
Afiu1	1	7-9	3-4	12	3	10	3	10				
Afiu2	1	6	2	6								
Afiu3	1-2	6-10	3-4	27								
Afiu4	1	9	3	9								
Afiu5	1	10	3	1								
Frf1	4	10	5	4								
Frf2	2	4	2	2								
Frf3	4	10	2	1								

Tabela 03 – Número de episódios por tipo de som nos experimentos (arenas) em cada espécie. As arenas de 1 a 12, foram denominadas de A1 a A12. Os números ‘0’, mostram que não ocorreu episódios de som na arena.

Tipos de som	<i>T. yonenagae</i>				<i>T.i. denigratus</i>				<i>T. apereoides</i>			
	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12
Tchu									30	0	0	2
Pif-pif									125	6	346	17
Purrr									25	0	4	0
Qué	8	0	9	0								
Qui					0	0	0	1				
Quick1	9	1	5	0	6	2	10	4				
Quick2	1	0	1	0	0	2	1	2				
Quick3	5	0	3	2	0	0	1	0				
Quick4	9	0	7	0	0	0	3	0				
Quick5	1	2	0	0	1	0	1	0				
lihhh					10	0	21	0	591	517	1178	341
Asc1	13	1	14	0	10	1	10	3	0	4	0	9
Asc2	1	0	1	0					0	2	0	0
Asc3	3	1	5	0	4	0	6	1				
Asc4	3	0	2	0	3	1	4	1				
Asc5	2	0	0	2								
Asc6	4	0	6	0								
Asc7	1	0	1	0								
Asc8	2	0	0	1								
Asm1									3	4	0	0
Asm2									0	0	3	1
Asl					0	2	14	15	0	0	0	2
Afiu1	7	0	4	1	4	0	2	4				
Afiu2	3	0	3	0								
Afiu3	10	1	14	2								
Afiu4	4	0	4	0								
Afiu5	1	0	0	1								
Frf1	1	0	3	0								
Frf2	0	1	1	0								
Frf3	1	0	0	0								
Total	89	7	83	9	38	8	73	29	774	533	1531	372

Gráfico 1 – Tamanho do Repertório Sonoro por Espécie. Os pontos neste gráfico estão representando o número de tipos de sons (dados ranqueados) nas arenas de cada espécie estudada.

