

**Carolina Estevam de Pinho Almeida**

*Thrichomys  
apereoides*

*Trinomys iheringi  
denigratus*

**MUDANÇAS EVOLUTIVAS DA  
ESTRUTURA SOCIAL DE  
EQUIMIÍDEOS (RODENTIA) COMO  
EXAPTAÇÃO E ADAPTAÇÃO A UM  
AMBIENTE SEMI-ÁRIDO**

*Trinomys  
yonenagae*

**Salvador**

**2008**

**CAROLINA ESTEVAM DE PINHO ALMEIDA**

**Mudanças Evolutivas da Estrutura  
Social de Equimiídeos (Rodentia)  
como Exaptação e Adaptação a um  
Ambiente Semi-Árido**

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Federal da Bahia,  
para a obtenção de Título de Mestre em  
Ecologia e Biomonitoramento.

Orientador: Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha.

**SALVADOR**

**2008**

Comissão Julgadora:

---

Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Patrícia Izar

---

Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha  
Orientador

## DEDICATÓRIA

---

Dedico o vencimento dessa  
etapa tão importante de minha  
vida a meu Mestre: Peú.  
Sem o seu apoio e crença, eu  
jamais teria conseguido chegar  
até aqui.  
O alcançado foi por você e para  
você...

“Tudo posso Naquele que me fortalece.”  
(Filipenses 4,13)

---

## AGRADECIMENTOS

---

Sem dúvidas, o período em que cursei o Mestrado foi um “divisor de águas” em minha vida. Com toda certeza, a Carol que ingressou nesta Pós-Graduação é muito diferente da Carol que defende esta Dissertação... Outros valores, outros objetivos, outra forma de se relacionar com a vida. Grandes mudanças, normalmente, são acompanhadas de fases difíceis. E são em fases como estas que nós, muitas vezes, descobrimos o real valor do que temos à nossa volta.

Gostaria de agradecer imensamente a todos que participaram, “em diferentes intensidades”, desse meu passo evolutivo:

A Deus, que é o meu tudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de Mestrado e financiamento ao Projeto que viabilizou a realização desses estudos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, pelo esforço em formar pesquisadores de qualidade. Agradecimento especial à Jussara, por todo apoio e disponibilidade.

Ao Dr. Hilton Japyassú e Dr<sup>a</sup>. Patrícia Izar pela gentileza e disponibilidade em participar da Banca Examinadora e poder contribuir para um trabalho final de maior qualidade.

À “família LVT”, sempre surpreendendo no altruísmo: Jorge Nei Freitas, Vitor Rios, Érica Neves, Agustín Camacho, Thiago Serravalle, Tatiane Barduke, Albérico Filho, André Mendonça, Diego Canário, Wilton Fahning, Clarissa Machado, Caprice Lima, Gabrielle Winandy, Mônica Klein e Ana Carina e, evidente, ao grande exemplo disto – Pedro Rocha. Agradecimento especial: a Jorge – amigo, colega, companheiro de viagens “coletoras”; a Vitor – imprescindível desde os experimentos-piloto!!! OBRIGADA POR TUDO!!!; a Érica – pela eterna disponibilidade, à qualquer momento (mesmo!!); a Thiago e Agus por me socorrerem na minha aventura pela “Princesinha do Sertão” e a todos que contribuíram para que esse projeto se “projetasse”... Além, é claro, das queridíssimas “Mammalians”: Aline Borges, Ilai Alves e Alice Torres.

Aos mateiros maravilhosos: Ademir e Huguinho... Não existiria coleta sem vocês...

A Wellington Santos (Wly), pela disponibilidade, imprescindível, em ajudar na coleta dos “yonenagae”.

Aos colegas da turma 2006.1, por tornar esta trajetória mais “leve”: Alice, Aline, Ilai, Alessandra Barreiro, Perimar Moura, Rodrigo Nogueira, Márcio Assis e Tasso Menezes.

Um agradecimento muito especial às novas, porém, grandes amigas: Ilai, Aline, Alice e Alê... Sem dúvidas, umas das maiores conquistas que este Mestrado me trouxe. Também dedico a vocês essa minha vitória: pela força, pelo incentivo, por tornar especial cada momento, ainda que “estressante”, que passamos... Muito obrigada, mesmo!

A Daniel Santiago (“Dani de Aline”) pela disponibilidade (em plena madrugada!) e ajuda valiosa na tradução do Abstract.

À minha terapeuta Vânia Castilho: a força motriz essencial nos momentos de soerguimento.

Agradeço, também, a todos que estiveram “ao meu redor”, contribuindo mesmo sem saber (ou sabendo, né, mãe?)...

Aos meus pais e irmãos, tios, primos, amigos... Juntos “na alegria e na tristeza”, sempre!

A meu pai e Sandra pelo apoio e incentivo; a minha mãe por ser mãe, companheira, colega, motorista, etc., enfim, por ser “100%”!!

A Lubi, por ser muito, muito mais que uma irmã...

A Cleó, por ser essa pessoa tão incrível, tão amada, tão admirada e por “cuidar” de mim, sempre...

Aos meus dindos Du e Rai, por serem verdadeiramente meus “segundos pais”, me dando outra família tão especial...

Às amigas de “longe”, mas que estão sempre tão perto: Amanda, Fau e Ciça.

Aos amigos “antigos”, mas ainda tão amigos e tão amorosos: as Rena’s, Bia, Ester, Nanda, Nena, Gera, Magno, Ivan...

Aos “novos”, mas já tão especiais, amigos: Tim, Karine, *Aline*, *Ilai*, *Alice*, *Alê* (de novo!), Zito, Daniel e tantos outros “presentes” que ganhei nesta fase... Em especial, agradeço à Tia Lícia, por todo carinho, todo amor e atenção em todos os momentos...

E agradeço, de forma muito especial, a João. Embora, talvez, não tenha percebido, para mim não há dúvidas de que tenha sido o grande agente “causador” da seqüência de “passos evolutivos” pela qual passei nestes últimos anos... Se hoje tenho como objetivo de vida ser cada vez mais humana, em todos os âmbitos possíveis, é porque eu, verdadeiramente, conheci o Amor...

E falando em amor, termino meus agradecimentos direcionando-me a um dos maiores exemplos, não só de amor, mas, também, de respeito, de ética, de profissionalismo, de amizade, de confiança, de disponibilidade, enfim, um verdadeiro Mestre: Pedro. Não existem palavras para dizer o que sinto. A você, eternamente, minha admiração, gratidão, respeito, carinho e meu amor. Muito obrigada...

## ÍNDICE

---

<b>Introdução Geral</b> .....	<b>08</b>
<b>Referências (Introdução Geral)</b> .....	<b>16</b>
<b>Manuscrito do Artigo</b> .....	<b>26</b>
Abstract .....	<b>28</b>
Resumo .....	<b>28</b>
1. Introdução .....	<b>30</b>
2. Material e Métodos .....	<b>33</b>
2.1. Captura e Manutenção dos Animais .....	<b>33</b>
2.2. Experimento .....	<b>34</b>
2.3. Coleta de dados .....	<b>35</b>
2.4. Análise dos dados .....	<b>37</b>
3. Resultados .....	<b>41</b>
4. Discussão .....	<b>46</b>
Referências .....	<b>53</b>
Tabela 01 .....	<b>60</b>
Tabela 02 .....	<b>61</b>
Figura 01 .....	<b>62</b>
Figura 02 .....	<b>63</b>
Figura 03 .....	<b>64</b>
Tabela 03 .....	<b>65</b>
Figura 04 .....	<b>65</b>
Figura 05 .....	<b>66</b>
<b>Conclusões Gerais</b> .....	<b>67</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

---

Comportamento social é qualquer ação direcionada por um indivíduo em relação a um membro de sua própria espécie. Isto inclui desde interações competitivas (ex. luta, ameaça, submissão) a interações com alto teor cooperativo (ex. cuidado aloparental). Todos os mamíferos apresentam comportamento social, por mais infrequente que possa ser o contato com outros membros de sua própria espécie, pois a fertilização interna necessita de acasalamento e a amamentação envolve um íntimo contato entre mãe e filhote até o desmame (Poole 1985).

Os mamíferos apresentam diversos sistemas sociais (variando desde indivíduos solitários territoriais até indivíduos eussociais, Poole 1985) influenciados e modificados por interações entre fatores extrínsecos (ambientais) e intrínsecos (características da espécie). O maior objetivo do estudo desses sistemas sociais é elucidar como, através da evolução, esses fatores modelaram a estrutura e a dinâmica destes sistemas. Tal compreensão tornaria possível prever como as mudanças nesses fatores (extrínsecos e intrínsecos) podem afetar as organizações sociais e as relações entre os indivíduos (Crook et al. 1976).

Diferente de como foi definida por Alexander (1974, p.326): “socialidade significa viver em grupo”, a socialidade é um fenômeno complexo e difícil de ser definido (Costa & Fitzgerald 1996). Di Fiore & Rendall (1994), por exemplo, utilizaram 34 diferentes características num estudo para reavaliar a evolução da socialidade em primatas, através de métodos filogenéticos. Segundo Wey et al. (2008), a socialidade reflete um número de indivíduos vivendo e/ou interagindo juntos, o que poderia conduzir ao surgimento de relações e estrutura sociais complexas. Assim, a socialidade não é uma característica estática nem dicotômica. Dentro das espécies, indivíduos podem variar entre uma existência solitária e social durante sua vida. Portanto, “solitário” e “social” são na verdade extremos de um contínuo de interações espaciais e sociais entre coespecíficos em resposta às condições ecológicas (Lacey & Sherman 2007).

Um incremento da socialidade numa dada espécie traz custos e benefícios. De forma geral, considera-se que a socialidade pode ser um benefício quando promove maior proteção contra predadores (através do incremento da vigilância, do efeito de



diluição e da defesa do grupo), aumenta o sucesso na localização ou manutenção do acesso a recursos, fornece oportunidades de acasalamento, diminui a vulnerabilidade ao infanticídio. Ao mesmo tempo, pode significar custos aos indivíduos quando aumenta a competição por acesso a recursos e oportunidade de acasalamento, aumenta a exposição a infecções e transmissão de doenças, ou aumenta a conspicuidade em relação a predadores (Alexander 1974; Krebs & Davies 1996). Exemplos destes custos e benefícios têm sido discutidos por diversos autores (p.ex. Clark & Mangel 1986; Carpenter 1987; Travis & Slobodchikoff 1993; Côté & Poulin 1995; Gompper 1996; Ebensperger & Bozinovic 2000; Schradin 2000; Blanco & Hirsch 2006; Duval 2007; Silk 2007).

Avaliar a forma e a natureza da socialidade é fundamental para o entendimento das conseqüências da vida em grupo para os indivíduos. Contudo, como a socialidade é variável dentro e entre as espécies, definir e medir aspectos do sistema social permanece um notável desafio (Ruddel et al. 2007). Recentemente, Kappeler & van Schaik (2002) definiram três componentes da socialidade em primatas: (a) organização social, que descreve os padrões da distribuição espaço-temporal dos indivíduos dentro de um grupo; (b) estrutura social, que descreve os padrões das interações sociais e as relações entre os indivíduos; (c) sistemas de acasalamento, que descrevem padrões genéticos e sociais da reprodução entre indivíduos. No entanto, muitas vezes, essas definições são usadas como sinônimos, e em sua maioria utilizadas para descrever a estrutura social de uma população. A estrutura social, portanto, envolve tanto as relações ecológicas entre coespecíficos vizinhos, tais como competição, dominância, forrageio, defesa, transferência de informação e reprodução (Wilson 1975; Axelrod & Hamilton 1981), como os aspectos da história de vida dos indivíduos, dentre os quais se destacam as “decisões” sobre dispersão natal (dispersar ou não), acasalamento (reproduzir-se ou inibir-se) e cuidado parental (exibir cuidado aloparental ou não) (Cahan et al. 2002). A estrutura social é ainda um importante elemento da biologia de uma espécie ao influenciar o seu fluxo gênico (Wilson 1975). Sendo assim, o conhecimento da estrutura social de uma população tem se mostrado importante para o alcance de objetivos aplicados em estudos de variados grupos (p.ex. artiodáctilos: Le Pendu et al. 1995; Tear & Ables 1999; carnívoros: Bailey 1974; Geffen et al. 1996; Kamler et al. 2004a, b; Kitchen et al. 2005; Janecka et al. 2006;

Dalerum 2007; Ruddell et al. 2007; primatas: Berman et al. 1997; Gagneux et al. 1999; Thierry et al. 2000; Isbell & Young 2002; Robbins et al. 2004; proboscídeos: Wittmeyer et al. 2005; Vidya et al. 2007; quirópteros: Vonhof et al. 2004; Campbell et al. 2006; roedores: Randall 1994; Gaylard et al. 1998; Simeonovska-Nikolova 2003; Asher et al. 2004; Shier & Randall 2004; Schradin & Pillay 2005; Cooper & Randall 2007; Kyle et al. 2007), embora sua descrição seja complexa.

Um importante sistema conceitual para análise de estrutura social foi proposto por Hinde (1976), envolvendo três aspectos: (a) interações entre os indivíduos, caracterizadas por tipos de comportamentos; (b) relações entre os indivíduos, caracterizadas pelo teor, qualidade e padrão de frequência das interações; e (c) estrutura social, caracterizada pelo teor, qualidade e padrão das relações. Para analisar a estrutura social de uma população de acordo com o proposto por Hinde (1976) é necessária informação detalhada sobre os indivíduos de uma população, coletada em um período de tempo considerável (Whitehead 1997), o que muitas vezes não é possível. Talvez esse desafio tenha motivado os pesquisadores para o desenvolvimento de formas alternativas de descrição da estrutura social.

Interações sociais têm sido frequentemente medidas por Índices de Associação (p.ex. Bedjer et al. 1998; Nanayakkara & Blumstein 2003) que descrevem a proporção de observações nas quais dois indivíduos são vistos juntos (Cairns & Schwager 1987; Ginsberg & Young 1992; Whitehead 1999, 2008). Outros índices também são utilizados, aplicados em díades, como o Índice de Socialidade (equivale à proporção relativa do tempo em que cada indivíduo é o vizinho mais próximo de qualquer outro animal do grupo, Sibbald et al. 2005); o Índice de Dominância (baseado em interações agonísticas, pode ser calculado de formas variadas, para uma revisão ver Bayly et al. 2006; p.ex. Bailey et al. 2000; Simeonovska-Nikolova 2003; Langbein & Puppe 2004); o Índice Agonístico (equivale à proporção de comportamentos agonísticos em relação aos comportamentos sociais não agonísticos; p.ex. Livoreil et al. 1993; Yahyaoui et al. 1995; Mandier & Gouat 1996); o Índice de Afiliação (proporção entre comportamentos afiliativos e o total de comportamentos sociais, Freitas et al. 2008). Além das análises entre pares, outras medidas comuns para acessar a complexidade social são o tamanho do grupo e os sistemas de acasalamento (p.ex. Côté & Poulin 1995; Geffen et al 1996; Kamler et al. 2004b), embora reflitam

indiretamente as relações sociais entre os indivíduos. Mais recentemente, a análise de redes de interação tem recebido especial atenção em estudos da biologia e estrutura de populações (May 2006). As redes são compostas por componentes individuais (que podem ser indivíduos, grupos, etc.) e suas conexões. De acordo com Wey et al. (2008), a análise de redes sociais fornece um profundo entendimento da complexidade social através da medida direta das relações sociais. Esse entendimento, muitas vezes, não é alcançado através dos índices normalmente utilizados. Um exemplo da aplicação deste tipo de análise em mamíferos é o estudo de Wolf et al. (2007). Esses autores utilizaram a análise de redes para investigar os componentes fundamentais da estrutura social numa sociedade de leões marinhos de Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*). Essa técnica lhes permitiu detectar a existência de uma hierarquia com três níveis graduais de relações, com forte influência do sexo e idade dos indivíduos. Assim, ainda que apresentem limitações, muitas são as técnicas que nos permitem acessar a estrutura social de um grupo em algum grau.

Estudos comparativos dos aspectos da estrutura social nos permitem entender a socialidade em um contexto evolutivo. Ou seja, compreender os processos em que as relações entre os indivíduos tornaram-se mais complexas ou mais simples, dentro de um grupo taxonômico, como resultado de um incremento ou retrocesso nas interações sociais.

Neste contexto, os roedores destacam-se como um importante grupo para estudos de evolução do comportamento social. Constituem cerca de 43% das espécies de mamíferos (Wilson & Reeder 1993), superando todas as outras ordens de mamíferos em abundância de indivíduos, bem como em número de gêneros e espécies. Ocorrem em grande diversidade de habitats, e o alcance de cenários ecológicos aos quais são capazes de explorar contribui para notáveis formas de sistemas sociais, alguns dos quais estão entre os mais complexos conhecidos para qualquer espécie de mamíferos. Formando a base dessa diversidade está uma larga variedade de padrões de dispersão, uso de espaço, comunicação, competição reprodutiva, cuidado parental, e outros aspectos do comportamento social. Como resultado, os roedores fornecem uma coleção ideal de espécies para a exploração da biologia social (atributos que influenciam interações sociais entre coespecíficos), contendo, conseqüentemente, muitos dos sistemas-modelo usados nos estudos do

comportamento social, servindo não apenas para testar hipóteses desenvolvidas para roedores, mas também para outros táxons (Lacey & Solomon 2003; Wolff & Sherman 2007).

Muitas hipóteses têm sido sugeridas para explicar a origem e manutenção da sociedade em roedores. Algumas têm sido mais freqüentemente testadas (tais como: hipótese da defesa mais eficiente de recursos, hipótese da maior eficiência no forrageio; hipótese do menor risco de predação – Ebensperger & Bozinovic 2000; Ebensperger & Cofré 2001; Bozinovic et al. 2005; Schradin 2007), enquanto as hipóteses que envolvem o possível efeito dos fatores físicos têm recebido menos atenção (tais como: hipótese da termorregulação social; hipótese do estresse hídrico; hipótese da distribuição da aridez e alimento – Burda et al. 2000; Ebensperger 2003; Bozinovic et al. 2005). No entanto, nenhuma dessas hipóteses tem sido rigorosamente testada, e é razoável supor que uma simples explicação para a evolução da socialidade pareça improvável (Lacey & Sherman 2007). Além da debilidade em não considerar hipóteses múltiplas de forma simultânea, o discernimento da importância relativa dos benefícios e restrições particulares (relativos a essas hipóteses) em relação aos diferentes grupos de roedores permanece pouco claro. Algumas razões para isso, elencadas por Ebensperger (2001), são: (a) suporte empírico escasso; (b) quando o suporte empírico existe, geralmente é resultado de estudos envolvendo a mesma espécie usada para formulação da hipótese original; (c) a maioria das hipóteses é examinada de forma isolada ou restrita ao contexto específico de um grupo ou de uma espécie. Embora os esforços despendidos a essas hipóteses sejam necessários, o primeiro passo crítico em relação à identificação das pressões seletivas, que têm favorecido a vida em grupo, é o melhor entendimento da natureza da socialidade – isto é, o entendimento da estrutura social destes animais (Lacey & Sherman 2007).

Pouco se sabe sobre a real ocorrência da socialidade em roedores. Enquanto algumas linhagens são bem documentadas, especialmente da Eurásia e América do Norte (destaque para as famílias: Muridae – Powell & Fried 1992; McGuire et al. 2002; Galliard et al. 2006; e Sciuridae – Barash 1974; Travis & Slobodchikoff 1993; Allainé 2000), o sistema social de muitos outros táxons de roedores é desconhecido, especialmente no que diz respeito às espécies tropicais (principalmente as espécies sul-americanas, ver Tang-Martínez 2003), com exceção

para as famílias Bathyergidae (Sherman et al. 1991; Braude 2000) e Ctenomyidae (Lacey et al. 1997; Lacey & Wieczorek 2003). Essa realidade torna-se bastante particular para a família Echimyidae, que se destaca entre os histricognatos pela grande diversidade ecomorfológica e taxonômica. Filogenias têm sido propostas para elucidar as relações entre os diferentes táxons (Leite & Patton 2002; Carvalho & Salles 2004; Galewski et al. 2005). Como tendências evolutivas não podem ser adequadamente sugeridas quando as filogenias dos táxons em foco não estão bem resolvidas, os equimiídeos formam um grupo promissor para estudos evolutivos.

Os ratos-de-espinho, entre os roedores da família Echimyidae, se destacam por sua diversidade taxonômica, morfológica e ecológica (Leite & Patton 2002). Os gêneros *Proechimys*, *Hoplomys* e *Trinomys*, de locomoção terrestre, habitam desde florestas tropicais aos ambientes áridos das savanas (Lara & Patton 2000). Informações da literatura sugerem que as espécies destes gêneros são solitárias (Emmons & Feer 1997; Eisenberg & Redford 1999), com evidências para existência de territorialidade entre as fêmeas de *Proechimys* e *Trinomys* (Emmons 1982; Bergallo 1995; Aguilera 1999). No entanto, dados oriundos do nosso grupo de pesquisa apontam para uma diversidade de níveis de socialidade em *Trinomys* (Freitas et al. 2003; Freitas et al. 2008; dados não publicados: Neves 2004; Neves & Rios 2005; Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008), com especial destaque para a alta afiliação da espécie *Trinomys yonenagae*, espécie endêmica das dunas do rio São Francisco (Rocha 1995). Estudos de campo e laboratório indicam a existência de alta socialidade nesta espécie, através das seguintes evidências: (a) em campo: sobreposição de áreas domiciliares entre adultos; uso comunal dos sistemas de galeria por adultos; ausência de territorialidade (Santos 2004, dados não publicados); (b) em colônias artificiais em laboratório: interações sociais mais afiliativas do que agonísticas entre indivíduos jovens e adultos; formação de laços entre díades de adulto do mesmo sexo; ocorrência de cuidado alop parental (Manaf & Oliveira 2000); (c) interações diádicas induzidas em laboratório: alta frequência e diversificação de interações sociais afiliativas e baixa frequência de agonismo (Freitas et al. 2003, 2008; dados não publicados: Neves 2004; Neves & Rios 2005). A alta afiliação em *T. yonenagae* tem sido apontada como uma adaptação da espécie à vida em habitat semi-árido das dunas (Santos 2004, dados não publicados; Freitas et al. 2008). No entanto, a carência de estudos de outras

espécies do gênero ainda não nos permite afirmar se a alta afiliação e a estrutura social decorrente desta afiliação, em *T. yonenagae*, são realmente uma adaptação ao ambiente árido das dunas onde habitam, ou se essas características possibilitaram a passagem e o estabelecimento dessa espécie de um hábitat florestado para um ambiente semelhante a deserto.

As informações sobre afiliação em *Trinomys* são, como já citadas, em grande parte, frutos de estudos com interações de díades intra-sexuais induzidas. Para o entendimento da evolução da estrutura social neste grupo, e a relação do aumento da socialidade com esta formação, nós fizemos um estudo comparativo entre duas espécies de *Trinomys* (*T. iheringi denigratus*, além de *T. yonenagae*) e uma espécie do gênero *Thrichomys* (“punaré”, também um equimiídeo de locomoção terrestre). *T. i. denigratus* é uma espécie que ocorre na Mata Atlântica (Eisengerg & Redford 1999) e carece de informações sobre padrão de distribuição, presença de territorialidade intra- ou interespecífica e estrutura social. Resultados de estudos do nosso grupo de pesquisa sugerem que essa espécie exibe um padrão comportamental mais afiliativo do que o encontrado entre a maioria dos ratos-de-espinho (Freitas et al. 2008; dados não publicados: Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008). *Thrichomys apereoides* ocorre em ambientes xéricos e rochosos na Caatinga (Nowak 1999; Reis e Pessoa 2004), os machos não apresentam sobreposição de áreas domiciliares e, entre as fêmeas, sua ocorrência é mínima (Streilen 1982). Informações da literatura e do nosso grupo de pesquisa evidenciam a ocorrência de comportamento intra-específico agressivo nessa espécie (Streilen 1982; Freitas et al. 2008; Saldanha-Filho 2008, dados não publicados). Diante do monofiletismo bem suportado de *Trinomys* (Lara & Patton 2000; Carvalho & Salles 2004; Galewski et al. 2005), testamos a hipótese de que a alta afiliação e uma possível estrutura social mais complexa é uma apomorfia da espécie *T. yonenagae* e não uma característica do clado ao qual pertence (juntamente a *T. i. denigratus*, Lara & Patton 2000). Utilizamos *T. apereoides* como grupo externo, baseados na informação da literatura de que *T. apereoides* é filogeneticamente próximo ao *Trinomys* (Galewski et al. 2005).

Um aumento ou diminuição de afiliação pode ser acessado através dos diferentes níveis em que essas interações podem apresentar. A estrutura social pode ser analisada através de redes de interações de grupos, representadas, por exemplo,

por sociogramas em grupos menores. Objetivamos alcançar o nosso propósito, com base em respostas às seguintes questões: (1) roedores de espécies diferentes exibem diferentes níveis de agonismo e afiliação em suas interações sociais? (2) o grau das interações agonísticas e das interações afiliativas dos pares Macho x Macho, Fêmea x Macho, e Fêmea x Fêmea difere entre espécies diferentes? (3) como os pares se relacionaram dentro do grupo? Há formação de laços entre díades?

Além de testar a hipótese por nós levantada, propomos ainda a utilização de novas variáveis para aferição dos graus de agonismo e afiliação das interações entre os indivíduos de um grupo (aplicados a um sociograma), através de uma classificação das interações sociais de acordo com a sua intensidade.

## REFERÊNCIAS (INTRODUÇÃO GERAL)

---

- Aguilera, M., 1999. Population ecology of *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). *J. Mammal* 80, 487-498.
- Alexander, R.D., 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325-383.
- Allainé, D., 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. *Behav. Process.* 51, 21-34.
- Asher, M., Oliveira, E.S. and Sachser, N., 2004. Social system and spatial organization of wild guinea pigs (*Cavia aperea*) in a natural population. *J. Mammal.*, 85(4): 788-796.
- Axelrod, R. and Hamilton, H., 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211: 1390-1396.
- Bailey, T.N., 1974. Social organization in a Bobcat population. *J. Wildl. Manage.*, 38: 435-446.
- Bailey, J., Alanärä, A. and Brännäs, E., 2000. Methods for assessing social status in Arctic charr. *Journal of fish Biology*, 57: 258-261.
- Barash, D.P., 1974. The evolution of marmot societies: a general theory. *Science* 185, 415-420.
- Barduke, T.V., 2008. Estudo do Repertório Comportamental e das Seqüências Comportamentais do rato-de-espinho (*Trinomys iheringi denigratus*) durante Interações Sociais Induzidas. Monografia. Universidade Federal da Bahia. 39p.
- Bayly, K.L., Evans, C.S. and Taylor, A., 2006. Measuring social structure: A comparison of eight dominance indices. *Behav. Process.*, 73: 1-12.
- Bejder, L., Fletcher, D. and Bräger, S., 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Anim. Behav.*, 56: 719-725.
- Bergallo, H.G., 1995. Comparative life-history characteristics of two species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil. *Mammalia* 59, 51-64.



- Berman, C.M., Rasmussen, K.L.RI and Suomi, S.J., 1997. Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Anim. Behav.*, 53: 405–421.
- Blanco, Y. and Hirsch, B.T., 2006. Determinants of vigilance behavior in the ring-tailed coati (*Nasua nasua*): the importance of within-group spatial position. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61: 173-182.
- Bozinovic, F., Carter, M.J., Ebensperger, L.A., 2005. A test of the thermal-stress and the cost-of-burrowing hypotheses among populations of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 140: 329–336.
- Braude, S., 2000. Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behav. Ecol.* 11: 7-12.
- Burda, H., Honeycutt, R.L., Begall, S., Locker-Grütjen, O. and Scharff, A., 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 293-303.
- Cahan, S.H., Blumstein, D. T., Sundström, L., Liebig, J. and Griffin, A. 2002. Social trajectories and the evolution of social behavior. *Oikos*, 96: 206–216.
- Cairns, S.J. and Schwager, S.J., 1987. A comparison of association indices. *Anim. Behav.*, 35: 1454-1469.
- Campbell, P., Akbar, Z., Adnan, A.M. and Kunz, T.H., 2006. Resource distribution and social structure in harem-forming Old World fruit bats: variations on a polygynous theme. *Anim. Behav.*, 72: 687-698.
- Carpenter, F.L., 1987. Food abundance and territoriality: to defend or not to defend? *Amer. Zool.*, 27: 387-399.
- Carvalho, G.A.S. and Salles, L.O., 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linn. Soc.* 142, 445-477.
- Clark, C.W. and Mangel, M., 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, 30: 45-75.

- Cooper, L.D. and Randall, J.A., 2007. Seasonal changes in home ranges of the giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*): a study of flexible social structure. *J. Mammal.*, 88(4): 1000-1008.
- Costa, J.T. and Fitzgerald, T.D., 1996. Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends Ecol. Evol.* 11: 285-289.
- Côté, I.M. and Poulin, R., 1995. Parasitism and group size in social animals: A meta-analysis. *Behav. Ecol.*, 6: 159-165.
- Crook, J.H., Ellis, J.E. and Goss-Custard, J.D., 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.*, 24: 261-274.
- Dalerum, F., 2007. Phylogenetic reconstruction of carnivore social organizations. *Journal of Zoology*, 273: 90-97.
- Di Fiore, A. and Rendall, D., 1994. Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proc. Natl. acad. Sci. USA*, 91: 9941-9945.
- Duval, E.H., 2007. Social organization and variation in cooperative alliances among male lance-tailed manakins. *Anim. Behav.*, 73: 391-401.
- Ebensperger, L.A., 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Ethol.*, 46: 115-144.
- Ebensperger, L.A., 2003. Restricciones fisiológicas y evolución de la sociabilidad en roedores. In: F. Bozinovic (Editor), *Fisiología Ecológica and Evolutiva*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile, pp. 463-480.
- Ebensperger, L.A. and Bozinovic, F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 365-369.
- Ebensperger, L.A. and Cofré, H., 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behav. Ecol.*, 12: 227-236.
- Eisenberg, J.F. and Redford, K.H., 1999. *Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics*, Vol. 3. The Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Emmons, L.H., 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. *Trop. Ecol.*, 23: 280-290.

- Emmons, L.H. and Feer, F., 1997. Neotropical Rainforest Mammals – A Field Guide, 2nd edn. The Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Freitas, J.N.S., El-Hani, C.N. and 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. *Rev. Ethol.*, 5: 61-73.
- Freitas, J.N., El-Hani, C.N. and Rocha, P.L.B., 2008. Affiliation in four echimyid rodent species based in intrasexual dyadic encounters: evolutionary implications. *Ethology*, 114: 389-387.
- Gagneux, P., Boesch, C. and Woodruff, D.S., 1999. Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Anim. Behav.*, 57: 19-32.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L. and Douzery, E.J.P., 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Mol. Phyl. Evol.*, 34: 601-615.
- Galliard, J.F., Gundersen, G., Andreassen, H.P. and Stenseth, N.C., 2006. Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. *Behav. Ecol.*, 17: 733-740.
- Gaylard, A., Harrison, Y. and Bennet, N.C., 1998. Temporal changes in the social structure of a captive colony of Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*: the relationship of sex and age to dominance and burrow-maintenance activity. *J. Zool. Lond.*, 244: 313-321.
- Geffen, E., Gompper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H.K., MacDonald, D.W. and Wayne, R.K., 1996. Size, Life-History Traits, and Social Organization in the Canidae: A Reevaluation. *Am. Nat.*, 147: 140-160.
- Ginsberg, J.R. and Young, T.P., 1992. Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Anim. Behav.*, 44: 377-379.
- Gompper, M.E., 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behav. Ecol.*, 7: 254-263.
- Hinde, R.A., 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11: 1-17.

- Isbell, L.A. and Young, T.P., 2002. Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139: 177-202.
- Janecka, J.E., Blankenship, T.L., Hirth, D.H., Tewes, M.E., Kilpatrick, C.W. and Grassman Jr, L.I., 2006. Kinship and social structure of bobcats (*Lynx rufus*) inferred from microsatellite and radio-telemetry data. *Journal of Zoology*, 269: 494–501.
- Kamler, J.F., Ballard, W.B., Gese E.M., Harrison, R.L., Karki, S. and Mote, K., 2004a. Adult male emigration and a female-based social organization in swift foxes, *Vulpes velox*. *Anim. Behav.*, 67: 699-702.
- Kamler, J.F., Ballard, W.B., R.L., Lemons, P.R. and Mote, K., 2004b. Variation in mating system and group structure in two populations of swift foxes, *Vulpes velox*. *Anim. Behav.*, 68: 83-88.
- Kappeler, P.M. and van Schaik, C.P., 2002. Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, 23: 707-740.
- Kitchen, A.M., Gese, E.M., Waits, L.P., Karki, S.M. and Schauster, E.R., 2005. Genetic and spatial structure within a swift fox population. *Journal of Animal Ecology*, 74: 1173–1181.
- Krebs, J.R. and Davies, N.B., 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. Atheneu Editora São Paulo Ltda., São Paulo, 420 pp.
- Kyle, C.J., Karels, T.J., Davis, C.S., Mebs, S., Clark, B., Strobeck, C. and Hik, D.S., 2007. Social structure and facultative mating systems of hoary marmots (*Marmota caligata*). *Molecular Ecology*, 16: 1245-1255.
- Lacey, E.A. and Sherman, P.W., 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: J.O. Wolff and P.W. Sherman (Editors), *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, University of Chicago Press, pp. 243-254.
- Lacey, E.A and Solomon, N.G., 2003. Social biology of rodents: trends, challenges and future directions. *J. Mammal.*, 84 (4): 1135-1140.
- Lacey, E.A. and Wieczorek, J.R., 2003. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid perspective. *J. Mammal.*, 84 (4): 1198-1211.

- Lacey, E.A., Braude, S.H. and Wieczorek, J.R. 1997. Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). *J. Mammal.*, 78: 556-562.
- Langbein, J. and Puppe, B., 2004. Analysing dominance relationships by sociometric methods – a plea for a more standardized and precise approach in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 87: 293-315.
- Lara, M.C. and Patton, J.L., 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zool. J. Linn. Soc.*, 130: 661-686.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J.F. and Maublanc, M.L., 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Process.*, 34: 67-80.
- Leite, Y.L.R. and Patton, J.L., 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Mol. Phyl. Evol.*, 25: 455-464.
- Livoreil, B., Gouat, P. and Baudoin, C., 1993. A comparative study of social behavior of two sympatric ground-squirrels (*Spermophilus spilosoma*, *S. mexicanus*). *Ethology*, 93: 236-246.
- Manaf, P. and Oliveira, E.S., 2000. Behavioural repertoire of *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. *Rev. Ethol.*, 1: 3-15.
- Mandier, V. and Gouat, P., 1996. A laboratory study of social behaviour of pairs of females during the reproductive season in *Spermophilus spilosoma* and *Spermophilus mexicanus*. *Behav. Process.*, 37: 125-136.
- May, R.M., 2006. Network structure and the biology of populations. *Trends Ecol. Evol.*, 21: 394-399.
- McGuire, B., Getz, L.L. and Oli, M.K., 2002. Fitness consequences of sociality in prairie voles, *Microtus ochrogaster*: influence of group size and composition. *Anim. Behav.*, 64: 645-654.
- Nanayakkara, D.D. and Blumstein, D.T., 2003. Defining Yellow-bellied Marmot social groups using association indices. *Oecologia Montana*, 12: 7-11.

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. 56p.

Neves, E.S. and Rios, V.P., 2005. Seqüências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys yonenagae* (Rodentia, Echimyidae) em situação de cativeiro. In: V.P. Rios, 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. 79p.

Nowak, R. M., 1999. Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins Univ. Press, London. 1921p.

Poole, T., 1985. Social Behaviour in Mammals. Chapman and Hall. New York. 248 pp.

Powell, R.A. and Fried, J.J., 1992. Helping by juvenile pine voles (*Microtus pinetorum*), growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociality. Behav. Ecol., 3: 325-333.

Randall, J.A., 1994. Convergences and divergences in communication and social organisation of desert rodents. Austral. J. Zool., 42: 405–433.

Reis, S.F. and Pessoa, L.M., 2004. *Thrichomys apereoides*. Mammalian Species, 741: 1-5.

Robbins, M.M., Bermejo, M., Ciplolletta, C., Magliocca, F., Parnell, R.J. and Stokes, E., 2004. Social structure and life-history patterns in Western Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). American Journal of Primatology, 64:145–159.

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: 537-549.

Ruddell, S.J.S., Twiss, S.D. and Pomeroy, P.P., 2007. Measuring opportunity for sociality: quantifying social stability in a colonially breeding phocid. Anim. Behav., 74: 1357-1368.

- Saldanha-Filho, A.J.M., 2008. Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia. 74p.
- 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. 121p.
- Schradin, C., 2000. Confusion effect in a reptilian and a primate predator. *Ethology*, 106: 691-700.
- Schradin, C., 2007. Information transfer about food locations is not a benefit of group living in the solitary foraging striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *J. Ethol.*, 25: 83-86.
- Schradin, C. and Pillay, N., 2005. Intraspecific variation in the spatial and organization of the African striped mouse. *J. Mammal.*, 86(1): 99-107.
- Sherman, P.W., Jarvis, J.U.M. and Alexander, R.D., 1991. *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 518 pp.
- Shier, D.M. and Randall, J.A., 2004. Spacing as a predictor of social organization in Kangaroo rats (*Dipodomys heermanni arenae*). *J. Mammal.*, 85(5): 1002-1008.
- Sibbald, A.M, Elston, D.A., Smith, D.J.F. and Erhard, H.W., 2005. A method for assessing the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 91: 57-73.
- Silk, J.B., 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 362: 539-559.
- Simeonovska-Nikolova, D.M., 2003. Social relationships and social structure of the mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in intraspecific cage groups. *Acta Ethol.*, 6: 39-45.
- Streilein, K.E., 1982. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. V. Agonistic behavior and overview. *Ann. Carnegie Mus.*, 51: 345-369.
- Tang-Martínez, Z., 2003. Emerging themes and future challenges: forgotten rodents, neglected questions. *J. Mammal.*, 84: 1212-1227.

- Tear, T.H. and Ables, E.D., 1999. Social system development and variability in a reintroduced Arabian oryx population. *Biological Conservation*, 89: 199-207.
- Thierry, B., Iwaniuk, A.N. and Pellis, S.M., 2000. The Influence of Phylogeny on the Social Behaviour of Macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106: 713-728.
- Travis, E. and Slobodchikoff, N.F., 1993. Effects of food resource distribution on the social system of Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Can. J. Zool.*, 71: 1186-1192.
- Vidya T.N.C., Varma, S., Dang, N. X., Thanh, T.V. and Sukumar, R., 2007. Minimum population size, genetic diversity, and social structure of the Asian elephant in Cat Tien National Park and its adjoining areas, Vietnam, based on molecular genetic analyses. *Conserv. Genet.*, 8: 1471-1478.
- Vonhof, M.J., Whitehead, H. and Fenton, M.B., 2004. Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Anim. Behav.*, 68: 507-521.
- Wey, T., Blumstein, D.T., Shen, W. and Jordán, F., 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim. Behav.*, 75: 333-344.
- Whitehead, H., 1997. Analysing animal social structure. *Anim. Behav.* 53, 1053-1067.
- Whitehead, H., 1999. Testing association patterns of social animals. *Anim. Behav.*, 57: F26-F29.
- Whitehead, H., 2008. Precision and power in the analysis of social structure using associations. *Anim. Behav.*, 75: 1093-1099.
- Wilson, E.O., 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press, Harvard. 366 pp.
- Wilson, D.E. and Reeder, D.M., 1993. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.



Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I. and Getz, W.M., 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Anim. Behav.*, 69: 1357-1371.

Wolf, J.B.W., Mawdsley, D., Trillmich, F. and James, R., 2007. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Anim. Behav.*, 74: 1293-1302.

Wolff, J.O. and Sherman, P.W., 2007. Rodent Societies as Model Systems. In: J.O. Wolff and P.W. Sherman (Editors), *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, The University of Chicago Press, pp. 3-7.

Yahyaoui, I.E., Gouat, P. and Livoreil, B., 1995. Male–male encounters in *Spermophilus tridecemlineatus*. Comparison with other *Spermophilus (Ictodomys)* species. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences*, 318: 229-235.

O presente capítulo apresenta o manuscrito intitulado “Mudanças evolutivas da estrutura social de equimiídeos (Rodentia) como exaptação e adaptação a um ambiente semi-árido” cuja versão em inglês será submetida para apreciação e publicação no periódico científico Behavioural Process. Este manuscrito é fruto dos resultados, discussão e conclusões dos estudos desenvolvidos para a elaboração desta dissertação. Os critérios de formatação seguem as normas deste periódico, presentes em anexo.

**“Mudanças evolutivas da estrutura social de equimiídeos (Rodentia) como exaptação e adaptação a um ambiente semi-árido”**

Carolina E. de P. Almeida \* <sup>1</sup> & Pedro L. B. da Rocha \* <sup>2</sup> (autor para correspondência).

\* 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

E-mails: <sup>1</sup> carol\_pinho@yahoo.com.br, <sup>2</sup> peurocha@ufba.br

## “Evolutionary change of echimyid (Rodentia) social structure as exaptation and adaptation to desert-like environment ”

### ABSTRACT

Different causes for the evolution of sociality have been suggested by competing models, including changes in ecological pressures operating on the organisms. Sociality could evolve due to changes in selective regimens, but it could also represent an exaptive feature that allows populations to invade new environments. We investigate the changes in social structure that followed the increasing in the sociality level of a lineage of Neotropical rodents. To do so, we evaluated the social behaviors in four artificial colonies of four adult individuals each for three rodent species presenting different levels of sociality: *Trinomys yonenagae* (the most social species, which invaded a desert-like habitat), *Trinomys iheringi denigratus* (the species with intermediary level of sociality that inhabits a wet forest, like most of its congeners) and *Thrichomys apereoides* (the less social species used as an out-group for the evolutionary analysis of *Trinomys*). We evaluated social behaviors based on their different levels of affiliation and agonism. We found that aggression between males is reduced and affiliation between male and female is increased in the primitively silvicolous *Trinomys* clade. We suggest increased sociality in the *Trinomys* clade is apomorphic for the genus and allowed the conquest of the desert-like habitat by *T. yonenagae*. The evaluation of the status of sociality in a given lineage, therefore, should be performed based on a phylogenetic framework if one intends to detect its adaptive or exaptive status.

**Key-words:** Afiliation, behavior, social evolution, social structure, *Trinomys*.

### RESUMO

Diferentes causas para a evolução da socialidade têm sido sugeridas por diferentes modelos, que incluem, principalmente, mudanças nas pressões ecológicas que operam nos organismos. A socialidade pode se desenvolver devido a mudanças nos regimes seletivos, mas também poderia representar uma característica exaptativa que permite às populações invadirem novos ambientes. Investigamos as

mudanças na estrutura social que seguiram o aumento na socialidade de uma linhagem de roedores neotropicais. Para fazer isto, avaliamos os comportamentos sociais de quatro colônias artificiais de quatro indivíduos adultos de três espécies de roedor, que apresentam diferentes níveis de sociabilidade. *Trinomys yonenagae* (a espécie mais social, que invadiu um hábitat semi-árido), *Trinomys iheringi denigratus* (a espécie com um nível de sociabilidade intermediário, que habita florestas úmidas, como a maioria de seus congêneres), e *Thrichomys apereoides* (a espécie menos social, usada como um grupo externo para a análise evolutiva de *Trinomys*). Avaliamos os comportamentos sociais baseados em seus diferentes níveis de afiliação e agonismo. Descobrimos que os níveis de agressão nos machos é reduzido, e a afiliação ente machos e fêmeas é aumentada no clado silvícola primitivo de *Trinomys*. Sugerimos que a maior sociabilidade no clado *Trinomys* é apomórfica para o gênero, e permitiu a conquista do hábitat semi-árido pelo *T. yonenagae*. A avaliação do status de sociabilidade de uma dada linhagem, portanto, deveria ser feita baseada em um contexto filogenético para o propósito de detecção de status adaptativo ou exaptativo.

**Palavras-chave:** Afiliação, comportamento, evolução social, estrutura social, *Trinomys*.

## 1. INTRODUÇÃO

A evolução da socialidade tem sido estudada a partir de diferentes grupos animais (p.ex. Crook & Gartlan 1966; Alexander 1974; Brattstrom 1974; Di Fiore & Rendall 1994; Rivas & Burghardt 2005; Dalerum 2007; Gromov 2007). Sendo a socialidade um fenômeno complexo e difícil de ser definido (Costa & Fitzgerald 1996), pesquisadores têm procurado acessá-la, principalmente, através da descrição da estrutura social dos grupos. Hinde (1976) propôs um importante sistema conceitual para análise de estrutura social baseado primariamente em interações entre os indivíduos. Diferentes técnicas têm sido utilizadas para acessar as interações sociais, ainda que apresentem limitações, e variam desde índices calculados a partir de interações diádicas (p.ex.: Índice de Associação - Nanayakkara & Blumstein 2003; Índice de Dominância - Simeonovska-Nikolova 2003; Índice de Afiliação – Freitas et al. 2008) até as mais recentes redes de interação (May 2006). Estudos comparativos dos aspectos da estrutura social nos permitem entender a socialidade em um contexto evolutivo.

Em roedores, diferentes modelos propõem diferentes causas para a evolução da socialidade, sendo testadas hipóteses que envolvem tanto bases ecológicas (p.ex. hipótese do menor risco de predação – Ebensperger & Blumstein 2006) como o efeito dos fatores físicos (p.ex. hipótese da termorregulação social – Scantlebury et al. 2006). No entanto, nem sempre a socialidade significa uma adaptação às pressões ambientais. Ao contrário, assim como outros caracteres do organismo, ela pode representar uma exaptação (Larson & Losos 1996) que permitiu o estabelecimento de um grupo em uma determinada área. Em roedores subterrâneos, por exemplo, a sobrevivência em ambientes restritos, ecologicamente, parece ter sido viabilizada por adaptações relacionadas à alta socialidade refletida na vida em grupo (como escavação comunal de tocas e túneis e suas manutenções) em espécies de batiergídeos (Sherman et al. 1991; Jarvis et al. 1994). O inverso é verdadeiro para ctenomiídeos e octodontídeos: nessas espécies, a escavação comunal seria uma consequência da vida em grupo (Ebensperger & Bozinovic 2000; Lacey & Wiczorek 2003).

Pouco se sabe sobre a real ocorrência da socialidade em roedores, especialmente ao considerarmos as espécies tropicais (principalmente as espécies sul-americanas, ver Tang-Martínez 2003), com exceção para as famílias Bathyergidae (Sherman et al.

1991; Braude 2000) e Ctenomyidae (Lacey et al. 1997; Lacey & Wieczorek 2003). A família Echimyidae destaca-se entre as demais famílias de roedores histricognatos pela sua grande diversidade ecomorfológica, e filogenias têm sido propostas para elucidar as relações entre os diferentes táxons (Leite & Patton 2002; Carvalho & Salles 2004; Galewski et al. 2005). Como tendências evolutivas não podem ser adequadamente sugeridas quando as filogenias dos táxons em foco não estão bem resolvidas, os equimiídeos formam um grupo promissor para estudos evolutivos.

Dentre os equimiídeos, um grupo particularmente interessante para testar hipóteses evolutivas é o dos ratos-de-espinho neotropicais. Trata-se de um grupo que reúne a maior diversidade taxonômica, morfológica e ecológica entre os histricognatos (Leite & Patton 2002). Pouco se sabe sobre os gêneros dessa família, porém, os gêneros de locomoção terrestre, *Proechimys* e *Trinomys* são um pouco mais estudados. Estes gêneros habitam desde florestas tropicais aos ambientes áridos das savanas (Lara & Patton 2000). Estudos recentes, baseados em encontros induzidos entre díades, sugerem uma diversidade de níveis de socialidade em *Trinomys* (Freitas et al. 2003, 2008; dados não publicados; Neves 2004; Neves & Rios 2005; Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008), com especial destaque para a alta afiliação de *Trinomys yonenagae* (Rocha 1995). Trata-se de uma espécie endêmica da Caatinga em que os indivíduos apresentam sobreposição de área domiciliar, habitam tocas comunais, vivendo em grupos com grande variação de tamanho e ausência de territorialidade (Santos 2004, dados não publicados). A alta afiliação em *T. yonenagae* tem sido apontada como uma adaptação da espécie à vida em hábitat semi-árido das dunas (Santos 2004, dados não publicados; Freitas et al. 2008). No entanto, a carência de estudos de outras espécies do gênero ainda não nos permite afirmar se a alta afiliação e a estrutura social decorrente desta afiliação, em *T. yonenagae*, são realmente uma adaptação ao ambiente árido das dunas onde habitam, ou se essas características possibilitaram a passagem dessa espécie de um hábitat florestado para um ambiente semelhante a deserto, viabilizando o seu estabelecimento neste ambiente com altas restrições ecológicas. Neste contexto, este estudo propõe-se a contribuir para a compreensão e elucidação da evolução da socialidade em *Trinomys*, através da descrição das estruturas sociais em grupos desse gênero, interpretadas a partir das interações sociais afiliativas e agonísticas entre os indivíduos de um grupo.

Em estudos envolvendo comparação das interações sociais entre espécies diferentes, torna-se fundamental o controle dos “fatores de confusão”, que podem ser experiências sociais prévias dos indivíduos estudados ou fatores externos (variáveis ambientais), visto que essas interações estão susceptíveis a variação desses fatores (Gromov 2007). Assim, desenvolvemos um estudo comparativo de grupos de indivíduos adultos desconhecidos em cativeiro, entre duas espécies de *Trinomys* (*T. iheringi denigratus*, além de *T. yonenagae*) e uma espécie do gênero *Thrichomys* (“punaré”, também um equimiídeo de locomoção terrestre). *T. i. denigratus* é uma espécie que ocorre na Mata Atlântica (Eisengerg & Redford 1999) e carece de informações sobre padrão de distribuição, ausência de territorialidade intra- ou interespecífica e estrutura social. Essa espécie exibe um padrão comportamental mais afiliativo do que o encontrado entre a maioria dos ratos-de-espinho (Freitas et al. 2008; dados não publicados: Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008). *Thrichomys apereoides* ocorre em ambientes xéricos e rochosos na Caatinga (Nowak 1999; Reis e Pessoa 2004). Os machos desta espécie não apresentam sobreposição de áreas domiciliares e entre as fêmeas a ocorrência de sobreposição é rara (Streilen 1982). Há, também, registro de comportamento intra-específico agressivo nesta espécie (Streilen 1982; Freitas et al. 2008; Saldanha-Filho 2008, dados não publicados).

Diante do monofiletismo bem suportado de *Trinomys* (Lara & Patton 2000; Carvalho & Salles 2004; Galewski et al. 2005), testamos a hipótese de que a alta afiliação e uma provável estrutura social mais complexa é uma apomorfia da espécie *T. yonenagae* e não uma característica do clado ao qual pertence juntamente a *T. i. denigratus* (Lara & Patton 2000). Utilizamos *T. apereoides* como grupo externo, baseados na informação da literatura de que *T. apereoides* é filogeneticamente próximo ao *Trinomys* (Galewski et al. 2005).

Um aumento ou diminuição de afiliação pode ser acessado através dos diferentes níveis em que essas interações podem apresentar. A estrutura social pode ser analisada através de redes de interações de grupos, representadas, por exemplo, por sociogramas quando os grupos são menores. Objetivamos alcançar o nosso propósito, com base em respostas às seguintes questões: (1) roedores de espécies diferentes exibem diferentes níveis de agonismo e afiliação em suas interações sociais? (2) o grau das interações agonísticas e das interações afiliativas dos pares Macho x Macho, Fêmea x Macho, e Fêmea x Fêmea difere entre espécies diferentes?



(3) como os pares se relacionaram dentro do grupo? Há formação de laços entre díades?

Além de testar a hipótese por nós levantada, propomos ainda a utilização de novas variáveis para aferição dos graus de agonismo e afiliação das interações entre os indivíduos de um grupo (aplicados a um sociograma), através de uma classificação das interações sociais de acordo com a sua intensidade.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. CAPTURA E MANUTENÇÃO DOS ANIMAIS

A captura e manutenção dos animais ocorreram no estado da Bahia e foram autorizadas pelo IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) – órgão federal responsável (Licença nº. 0009/2007 – NUFAU/IBAMA/BA, referente ao processo nº. 02006.002120/2005-30).

Os espécimes foram coletados nos seguintes períodos e localidades: *Trinomys iheringi denigratus* - agosto de 2007, em áreas remanescentes do bioma Mata Atlântica, pertencentes à Fazenda Oitinga, município de Jaguaripe (13°00'S; 38°01'O); *Trinomys yonenagae* - agosto de 2007, nas dunas do Rio São Francisco, vila de Ibiraba, município de Barra (10°48'S; 42°50'O), região pertencente ao bioma Caatinga; e *Thrichomys apereoides* - novembro de 2007, na Serra de São José, uma área do bioma Caatinga caracterizada por afloramentos rochosos, pertencente ao município de Feira de Santana (12°08'S; 39°01'O).

O procedimento de captura foi o mesmo nas três diferentes localidades de coleta. Usamos armadilhas do tipo “live-trap” (tomahawk), que foram distribuídas em quatro áreas diferentes para captura de *T. apereoides* e em cinco áreas para captura de *T. i. denigratus* e de *T. yonenagae*. Essas áreas distaram entre si um mínimo de 300 m, para garantirmos nossa premissa de ausência de contato prévio entre indivíduos pertencentes a áreas diferentes (ver abaixo). Considerando as informações disponíveis na literatura sobre área domiciliar para essas espécies (p.ex. Rocha 1991; Bergallo 1995; Nowak 1999), julgamos 300 m ser uma distância segura. Em cada área foram colocadas de 15 a 30 armadilhas, distribuídas de acordo com indícios da presença dos animais, como restos de alimentos, fezes ou tocas com sinais de utilização recente; ou distribuídas aleatoriamente na ausência destes indícios. As

armadilhas foram iscadas no início da manhã, enquanto fazíamos a verificação para constatação de capturas, já que essas espécies apresentam hábito noturno. Ao serem capturados, os animais eram sexados, pesados e avaliados quanto ao estado aparente de saúde. Apenas indivíduos adultos foram coletados. Após a coleta e até a realização do experimento em laboratório, os animais foram mantidos individualmente em caixas de propileno de 30x20x13 cm (durante o período de coleta) e de 41x34x16 cm (após depósito no Biotério do Instituto de Biologia da UFBA), com água e comida *ad libitum*. Ao chegarem ao Biotério, os animais receberam uma anilha numerada para identificação individual. A limpeza das caixas e a pesagem dos animais foram realizadas semanalmente. A fim de não permitir contato acústico ou olfatório entre indivíduos de áreas diferentes, mantivemos juntos no mesmo ambiente físico apenas animais de uma mesma área, tanto no local de hospedagem durante as coletas, como após serem depositados no Biotério. As normas éticas de manutenção e realização do experimento foram cumpridas de acordo com as recomendações sugeridas pelo “Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching” (Animal Behaviour, 1997).

## **2.2. EXPERIMENTO**

Foram formados quatro grupos de cada espécie, constituídos de dois indivíduos de cada sexo, sendo cada indivíduo oriundo de áreas diferentes. Em cada grupo, três animais foram marcados com peróxido de hidrogênio (30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, Asher et al. 2004) para possibilitar sua identificação durante a coleta de dados. Essa marcação ocorreu pelo menos 48 h antes do início do experimento. Os grupos foram constituídos de indivíduos com peso compatível para evitar que grandes diferenças culminassem em maior probabilidade de injúrias mais graves, caso ocorressem episódios de luta. Cada grupo foi mantido durante 15 dias em um espaço físico denominado “colônia”.

Cada colônia consistiu em uma área de 2x1,3 m delimitada por placas de madeira de 0,5 m de altura. Essa área foi dividida em duas arenas de tamanhos iguais, por uma divisória de 1,3 m de comprimento e 0,5 m de altura, que continha uma abertura de 0,3x0,3 m para permitir a passagem dos animais de uma arena para a outra. Foram colocadas quatro telhas, duas por arena, fornecendo um abrigo para cada animal. A colônia foi coberta por tela, para evitar fuga dos animais. O chão foi forrado com uma

lona amarela e coberto por maravalha. Água e comida foram disponibilizadas *ad libitum* nas duas arenas e foi mantido o ciclo de claro e escuro de 12/12h (às 6:00h acendiam-se as luzes, às 18:00h apagavam-se). Antes das luzes serem apagadas, eram ligadas duas lâmpadas vermelhas de 40w que permaneciam acesas, uma sobre cada colônia, até a manhã seguinte, a fim de viabilizar a captura de imagens durante a noite. As colônias foram filmadas continuamente durante os 15 dias do experimento. Cada arena de uma colônia foi filmada por uma mini-câmera de 3,6 mm de circuito interno, de baixa luminosidade com sensibilidade de 0,1 lux (TecVoz®), que ficava a cerca de 1m de altura da tela de proteção que cobria a colônia. A temperatura se manteve constante, em 25° C. Ao iniciar-se cada etapa, que consistiu na filmagem concomitante de duas colônias isoladas acusticamente, os animais eram postos simultaneamente na colônia e, durante as primeiras horas, observávamos, através da sala de controle, a ocorrência de lutas. Caso algum animal se comportasse de forma muito agressiva em relação a outro, retirávamos o indivíduo agredido a fim de evitar um possível óbito. Não foram repostos animais em qualquer uma das colônias. Após o experimento, os animais foram retirados e devolvidos às caixas de propileno individuais. Durante este procedimento, foram pesados e avaliados quanto à presença de ferimentos.

### **2.3. COLETA DE DADOS**

Com o objetivo de avaliar a estrutura social formada em cada colônia, utilizamos os graus de agonismo e afiliação expressos na interação entre os possíveis pares de indivíduos. Analisamos as interações sociais, exibidas durante a fase de atividade dos roedores (fase noturna), na situação em que as relações entre os indivíduos já sofreram alguma acomodação. Baseados em observações prévias em experimentos-piloto e nos dados obtidos neste experimento (as exclusões de animais se deram sempre nos primeiros dois dias após o início do experimento), partimos da premissa que, após dez dias, as relações sociais estão estabilizadas. Assim, analisamos as últimas cinco noites de cada experimento.

Amostramos as interações sociais exibidas em cada colônia a partir da análise de 30 intervalos de 2 minutos por noite, em horários sorteados entre as 18:00 e as

06:00h. Dessa forma, o esforço total realizado foi de 60 horas, divididas igualmente entre as quatro colônias de cada uma das três espécies.

As interações sociais foram classificadas em agonísticas ou afiliativas seguindo a definição de Freitas et al. (2008), na qual são consideradas agonísticas as unidades que aumentam a distância entre os indivíduos e podem promover ou evitar injúrias físicas entre os mesmos; e afiliativas são as unidades que aumentam ou mantêm a proximidade entre os indivíduos, podendo haver contato físico sem promoção de injúrias. As interações, em cada classe, foram organizadas em quatro níveis de uma escala ordinal indicativa do nível de agonismo ou afiliação.

Os níveis progressivamente mais altos de agonismo corresponderam a: nível 1: exibição de reação motora aversiva à aproximação de outro indivíduo sem que houvesse locomoção; nível 2: locomoção para ataque e fuga sem contato físico; nível 3: interação com alto teor agonístico sem contato físico (exibições agressivas); nível 4: interação com alto teor agonístico com contato físico (interação agressiva com contato físico).

A escala da variável para interação afiliativa, por sua vez, foi formada pelos seguintes níveis: nível 1: tolerância sem contato (proximidade não agressiva sem contato físico); nível 2: interação potencialmente afiliativa (interação com contato físico não agressivo predominantemente olfatório); nível 3: interação afiliativa (interação com contato físico não agressivo efêmero não associado a contato olfatório); nível 4: interação com alto teor afiliativo (interação com contato físico baseada na exibição de comportamentos de alolimpeza ou manutenção duradoura de contato não-agressivo). Esta última subcategoria foi assim definida por nós, pois a literatura indica que as unidades nela contidas (alolimpeza e repousar em contato) são usualmente utilizadas para identificar laços entre indivíduos de um grupo, os quais caracterizam alta afiliação entre os indivíduos (Poole 1985, Bradbury & Vehrencamp 1998, Manaf 2000). A subcategoria afiliativa “proximidade não agressiva sem contato físico” inclui as situações onde dois indivíduos estão próximos (distantes ao máximo 50 cm, o equivalente à metade da diagonal de um quadrante da arena) em um período de, no mínimo, 10 segundos. Nesta situação, embora não interajam diretamente entre si, são tolerantes à presença um do outro. Determinamos o mínimo de 10 segundos para identificarmos a sua ocorrência, pois consideramos que um tempo menor do que este não caracterizaria uma real tolerância entre os indivíduos.

Julgamos importante caracterizar “tolerância”, pois concordamos com Lacey & Sherman (2007) de que há um gradiente de socialidade e, portanto, este seria o mais baixo nível de interação social afiliativa.

Em cada unidade amostral (intervalo de 2 minutos), registramos o nível de afiliação ou nível de agonismo do comportamento social exibido na primeira interação entre cada par. Utilizamos como método de amostragem o “par focal” e como método de registro a “amostragem um-zero” (Altmann 1974; Martin & Bateson 1993; Lehner 1996). Embora esse método de registro utilize, geralmente, desde o seu desenvolvimento, intervalos menores (Altmann 1974), julgamos ser adequado o intervalo de 2 minutos, pois intervalos muito curtos não nos possibilitariam registrar as interações entre todos os pares da colônia.

Diante do nosso interesse exclusivo em relação às interações sociais, os comportamentos sexuais não foram registrados e foram identificados nas ocasiões onde um macho parecia tentar a cópula, ao apoiar as patas dianteiras no lombo de uma fêmea. Este comportamento sempre causava uma reação de afastamento das fêmeas, com exceção das ocasiões em que houve cópula.

#### **2.4. ANÁLISE DOS DADOS**

Para respondermos a primeira pergunta – Roedores de espécies diferentes exibem diferentes níveis de agonismo e afiliação em suas interações sociais? – produzimos a matriz indicativa do total de ocorrências de comportamento sociais associados a cada um dos quatro graus de agonismo e de afiliação (atributos), em cada uma das 12 colônias (objetos). O valor de cada célula da matriz foi dividido pelo total da linha (objeto), de modo a se avaliar as proporções de exibição de comportamentos com diferentes níveis de agonismo e afiliação, e não o total absoluto dessas exibições. Após o cálculo das proporções, aplicamos uma análise de variância multivariada (MANOVA) para avaliarmos se houve diferença entre as proporções calculadas, onde a “espécie” foi o fator e as variáveis dependentes foram os oito níveis de interação social (4 de agonismo e 4 de afiliação). O nível de significância inicial (0.05) foi corrigido para 0.025 (correção de Bonferroni, Quinn & Keough 2002), pois aplicamos duas MANOVA durante nossas análises (ver abaixo). A MANOVA foi seguida pelo

teste *post hoc* de comparação múltipla Games-Howell, que prescinde da premissa de homocedasticidade.

Para respondermos a segunda pergunta – O grau das interações agonísticas e das interações afiliativas dos pares Macho x Macho, Fêmea x Macho e Fêmea x Fêmea difere entre espécies diferentes? – produzimos uma matriz com seis atributos e 12 objetos. Os atributos representaram os tipos de pares de roedores (MxM, FxM, FxF) avaliados quanto aos comportamentos afiliativos e agonísticos. Os objetos representaram as quatro colônias das três espécies. Os valores das células representaram o valor ponderado dos níveis de agonismo ou de afiliação por tipo de par. O valor ponderado foi calculado através da multiplicação do total de comportamentos agonísticos (ou afiliativos) ocorrido entre cada par por seus respectivos pesos. Esses pesos foram atribuídos de acordo com as diferentes interações sociais por eles apresentados. Cada nível de comportamento (agonístico ou afiliativo) recebeu um peso. Os pesos foram 1, 2, 4 e 8 para os respectivos níveis 1, 2, 3 e 4. Determinamos os diferentes pesos baseados na relação entre os diferentes níveis. Assim, o nível afiliativo 4 “interação com alto teor afiliativo” equivaleria a oito ocorrências de “tolerância sem contato”, a quatro ocorrências de “interação potencialmente afiliativa” e a duas ocorrências de “interação afiliativa”. Nas colônias em que houve mais de um par do mesmo tipo, o valor da célula foi representado pela média dos comportamentos ponderados desses pares. A matriz foi então transformada, dividindo-se o valor de cada célula pelo total da linha, de modo a se obter valores comparáveis entre as colônias. Esses valores representam os graus relativos de agonismo ou de afiliação ocorridos entre o par, isto é, a proporção entre o valor ponderado de agonismo (ou afiliação) do par e o valor ponderado do total de comportamentos da colônia. Testamos a hipótese de que os graus relativos de agonismo e afiliação entre os pares (variáveis resposta) variou entre as espécies (fator) usando uma MANOVA seguida pelo teste Games-Howell.

As quatro estatísticas mais comuns utilizadas para avaliar a significância de MANOVA são Pillai's Trace, Wilk's Lambda, Hotelling's Trace e Roy's largest root (Muller & Peterson 1984). Embora Wilk's Lambda seja mais largamente utilizada, Pillai's Trace é considerada a estatística mais robusta em relação às violações das premissas e mais desejável para uso geral (Zar 1999; Magnusson & Mourão 2003). Entretanto, em casos onde os quatro testes estatísticos não indicarem a mesma

conclusão sobre a hipótese nula, Zar (1999) sugere um exame minucioso dos dados, através, por exemplo, de uma matriz de similaridade de dispersões. Uma correlação entre as variáveis sugere uma maior confiança na conclusão da estatística Pillai's Trace; uma ausência de correlação indica a escolha pela estatística Roy's largest root. Seguimos essas sugestões durante as interpretações dos resultados das MANOVA. Para avaliar se o teste detectou diferença entre as espécies em relação a cada variável, ajustamos o nível de significância de acordo com as indicações de Quinn & Keough (2002). Estes autores sugerem o uso da "Seqüência de Bonferroni" a partir de um nível de significância superior a 0.05, a fim de que, ao se evitar a ocorrência do erro do Tipo I, não aumentemos demasiadamente a probabilidade de ocorrência do Tipo II. Como decidimos ser cautelosos em relação ao erro do Tipo I, o nosso nível de significância inicial na "Seqüência de Bonferroni" foi de 0.05, já que mantivemos 0.025 para cada MANOVA. Usamos o software SPSS 13.0 para Windows para a realização destes testes.

Para respondermos a terceira pergunta – Como os pares se relacionaram dentro do grupo? Há formação de laços entre díades? – construímos um sociograma para cada colônia, no qual representamos as interações entre os pares de roedores, a partir de quatro variáveis, cujos valores variam entre 0 e 1. As três primeiras variáveis comparam o ocorrido entre o par com o ocorrido nas interações entre todos os pares da colônia: (a) freqüência relativa de interação, calculada como a proporção entre o número de interações ocorridas entre o par e o número total de interações da colônia, (b) grau de agonismo da interação, calculado pela proporção entre o agonismo total do par e o agonismo total da colônia [ $\sum(\text{número de comportamentos agonísticos do par} \times \text{peso do comportamento}) / \sum(\text{número de comportamentos agonísticos de todos os pares da colônia} \times \text{peso do comportamento})$ ] e (c) grau de afiliação da interação, com o mesmo modo de cálculo do grau de agonismo da interação, mas substituindo-se os comportamentos agonísticos pelos afiliativos. Esta última variável foi utilizada, em conjunto com a freqüência relativa de interação, para identificar a ocorrência de laços entre díades de indivíduos. Esses laços foram caracterizados pela ocorrência do valor mais alto da variável "grau de afiliação da interação" entre pares que apresentaram maior freqüência relativa de interação social. A quarta variável, (d) índice de afiliação (Freitas et al. 2008), representa uma proporção entre os comportamentos afiliativos e o total de comportamentos sociais exibidos por um determinado par. Este índice é

usado para caracterizar a natureza das interações diádicas: valores mais próximos de 0 indicam interações predominantemente agonísticas e valores próximos de 1 indicam interações predominantemente afiliativas. As variáveis “grau de agonismo da interação” e “grau de afiliação da interação” diferem do índice afiliativo, pois o índice considera apenas o número de comportamentos e não o quanto esses comportamentos são agonísticos ou afiliativos. Como o nosso objetivo é identificar o quanto as interações são agonísticas ou afiliativas nos seus diferentes níveis, desenvolvemos essa variável que nos permite diferenciar dois pares que possam ter a mesma quantidade de comportamentos afiliativos, mas, no entanto, diferirem significativamente no grau desta mesma afiliação. Um exemplo disto seria se no primeiro par os comportamentos fossem predominantemente de tolerância e no segundo par, predominantemente, de alolimpeza. O mesmo é verdadeiro para os diferentes níveis de agonismo.

O sociograma pode ser definido como uma rede de interação onde: a largura das setas que ligam dois indivíduos indica a frequência de interações sociais ocorridas entre eles; e os valores indicam a natureza dessas interações (proporcionalmente mais afiliativas ou mais agonísticas, indicadas pelo Índice de Afiliação – I.A.) e o quanto cada interação diádica foi afiliativa ou agonística em relação às demais interações afiliativas ou agonísticas ocorridas na colônia (indicados respectivamente pelas variáveis “grau de afiliação da interação” e “grau de agonismo da interação”).

As interpretações evolutivas fundamentaram-se nas séries de transformações identificadas, através do método da polarização dos caracteres, com base no grupo externo (Harvey & Pagel 1993) e nas filogenias da família Echimyidae e do gênero *Trinomys* apresentadas por Lara & Patton (2000), Carvalho & Salles (2004) e Galewski et al. (2005). Consideramos o estado de um caráter como plesiomórfico para uma espécie de *Trinomys*, quando ele era compartilhado com o grupo externo (*T. apereoides*). O estado alternativo (i.e., significativamente diferente do grupo externo) foi considerado apomórfico. Consideramos o estado de um caráter como sinapomorfia do clado *Trinomys*, quando as duas espécies do gênero diferiram do grupo externo, mas não entre si. Estados que não diferiram entre as três espécies foram considerados plesiomórficos para o clado *Thrichomys* + *Trinomys*.



### 3. RESULTADOS

Em todas as quatro colônias de *Thrichomys apereoides* (colônias de número 1, 2, 3 e 4) um macho foi retirado em conseqüência de injúrias graves provocadas pelo outro macho. Isto aconteceu, sempre, durante as primeiras seis horas do experimento. Assim, durante o período de análise, as quatro colônias abrigavam três animais: um macho e duas fêmeas. Na colônia 4, uma fêmea procriou dois filhotes, que foram retirados logo após seu nascimento. Isto ocorreu no primeiro dia do experimento.

Em uma colônia de *Trinomys iheringi denigratus* (colônia 6), um macho também se comportou de forma agressiva em relação ao outro e procedemos da mesma maneira. No entanto, os ferimentos mais graves foram causados pelo próprio animal (automutilação), que iniciou esse comportamento durante a segunda noite do experimento. Uma outra colônia, também, abrigou um animal a menos (colônia 5), em virtude do óbito de uma fêmea durante os primeiros dias do experimento, sem que o motivo fosse por nós detectado (não houve indícios de ferimentos provocados por outros animais). As duas outras colônias (de números 7 e 8) permaneceram com o número original de animais.

As colônias de *Trinomys yonenagae* (colônias 9, 10, 11 e 12) não apresentaram alterações em relação à composição original.

A análise das três espécies nos permitiu a identificação de 16 comportamentos agonísticos e 15 comportamentos afiliativos. Os comportamentos de ambas classes (agonística e afiliativa) apresentaram diferentes níveis de intensidade, o que nos permitiu classificá-los nas duas escalas progressivas de interação social por nós definidas. A escala da variável para interação agonística foi composta pelos seguintes comportamentos: nível 1: evitação de contato, reação à aproximação sem luta, reação ao contato sem luta; nível 2: afastar-se, afastar-se com vigor, avançar, esconder-se, perseguir; nível 3: encarar, encarar bípede, levantamento parcial, levantamento total; nível 4: empurrar com as patas, golpear região rostral, morder região caudal, pular em ataque. Os seguintes comportamentos compuseram a escala da variável para interação afiliativa: nível 1: proximidade não agressiva sem contato; nível 2: contato naso-auricular, contato naso-nasal, contato rostro-anal, contato rostro-caudal, contato rostro-lombar, contato rostro-rostral; nível 3: apoiar a cabeça no outro, apoiar as patas anteriores sobre o outro, ficar em baixo, parar em contato,

passar em contato corporal; nível 4: alolimpeza, permanecer em contato, repousar em contato. As Tabelas 01 e 02 apresentam cada um desses comportamentos, suas respectivas descrições e o nível da escala da variável de interação social ao qual pertence.

Os diferentes níveis de comportamentos agonísticos ocorreram predominantemente na espécie *T. apereoides*, com expressiva variação entre as colônias, sendo apenas o nível 1 exibido mais homoganeamente. Em relação aos comportamentos afiliativos, o nível 1 foi ligeiramente menos exibido por *T. apereoides*, enquanto o nível 2 não apresentou diferença marcante entre as espécies. O nível 3 foi perceptivelmente menos exibido por *T. apereoides* e com variação em *T. i. denigratus*. O nível 4, também, foi exibido menos freqüentemente por *T. apereoides* e foi mais freqüente em *T. i. denigratus*. As proporções de exibição destes diferentes níveis de interação social foram utilizadas na verificação de diferença nas exibições entre as espécies, através da MANOVA. Os resultados das quatro estatísticas não indicaram a mesma conclusão (Pillai's Trace:  $F = 2.684$ ,  $df = 16$ ,  $p = 0.114$ ; Wilk's Lambda:  $F = 8.097$ ,  $df = 16$ ,  $p = 0.028$ ; Hotelling's Trace:  $F = 16.955$ ,  $df = 16$ ,  $p = 0.057$ ; Roy's Largest Root:  $F = 100.552$ ,  $df = 8$ ,  $p = 0.001$ ). Geramos, então, uma matriz com 28 gráficos de dispersão entre os pares de variáveis dependentes e observamos um padrão de associação apenas entre os níveis 3 e 4 de afiliação, e os níveis 2 e 4, também de afiliação. A ausência de correlação nos indicou a escolha pela estatística Roy's largest root (Zar 1999). Concluimos, portanto, que a MANOVA detectou diferença entre as espécies. Com base nos níveis de significância relacionados ao nível ajustado pela "Seqüência de Bonferroni" (Quinn & Keough 2002) e na análise dos gráficos de dispersão correspondentes, verificamos diferença nos seguintes níveis: Agonismo 1 ( $p < 0.001$ , *T. apereoides* é diferente de *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*); Agonismo 2 ( $p = 0.011$ , *T. apereoides* é diferente de *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*); Afiliação 3 ( $p = 0.005$ , *T. apereoides* é diferente de *T. yonenagae*); e Afiliação 4 ( $p = 0.006$ , *T. apereoides* é diferente de *T. i. denigratus*) (Figura 01).

Para realizarmos a análise de variância multivariada, a fim de verificar se o grau relativo de comportamentos agonísticos e afiliativos dos pares (Macho x Macho, Fêmea x Macho, Fêmea x Fêmea) difere entre as espécies, foi necessário gerar valores para os pares MxM de *T. apereoides*, um par MxM de *T. i. denigratus* e um

par FxF de *T. i. denigratus* para os quais o cálculo a partir dos dados coletados no período analisado foi impossibilitado, devido à ausência dessas informações (em virtude da retirada dos indivíduos das colônias). Para o cálculo das proporções entre MxM de *T. apereoides*, consideramos a média das interações sociais entre os pares da colônia como a quantidade de interações entre os dois machos. Já que a interação entre eles foi completamente agonística, julgamos que, se mantivéssemos sempre dois machos na colônia, o resultado seria interações agonísticas durante todo o tempo. Assim, classificamos todas as interações sociais entre machos como interação agonística de nível 4 (exibição de agressividade com contato físico). Não consideramos as duas possíveis interações entre macho e fêmea (conseqüentes da presença de outro macho), pois, em situações em que os machos estão exibindo agressividade, o macho agredido não interage com outros animais, apenas foge do animal que o ataca (observações pessoais). Não utilizamos este mesmo procedimento para o cálculo do par MxM da colônia de *T. i. denigratus*, pois ao contrário do que aconteceu em *T. apereoides*, a ocorrência de alta agressividade entre machos desta espécie foi um acontecimento atípico. Um cálculo como procedemos com *T. apereoides* geraria valores muito diferentes em relação às demais colônias da espécie, o que não nos permitiria identificar padrões genuínos. Dessa forma, para a realização da MANOVA, decidimos substituir as proporções para a colônia 6 (colônia onde houve a retirada do macho) pela média das proporções das demais colônias de *T. i. denigratus*. Para calcularmos as proporções entre FxF (colônia 5), primeiro simulamos valores, para todos os pares possíveis, formados com essa fêmea que estava ausente. Esses valores foram calculados, a partir da média entre as interações das colônias 7 e 8 (colônias que mantiveram o número original de indivíduos). Em seguida, procedemos ao cálculo de acordo como fizemos para todos os pares.

Os graus relativos mais altos de agonismo ocorreram entre os pares da espécie *T. apereoides*, com destaque para o marcadamente alto agonismo entre os pares MxM. Nas espécies de *Trinomys*, por sua vez, os graus relativos de afiliação foram mais altos: destacadamente em relação aos pares MxM e de forma mais discreta para os pares FxM. Não houve diferença entre as espécies em relação à afiliação entre fêmeas.

Consideramos que o resultado da MANOVA (Figura 02) detectou diferença significativa entre as espécies, pois o resultado para a estatística Pillai's Trace foi marginalmente significativo ( $F = 3.218$ ,  $df = 12$ ,  $p = 0.037$ ) e as demais estatísticas (Wilk's Lambda, Hotelling's Trace e Roy's Largest Root) indicaram diferença significativa ( $p < 0.001$ ). O teste de comparação entre as variáveis detectou diferença significativa em cinco das seis variáveis, e, somado ao resultado do teste de comparação múltipla, indica a existência de dois grupos distintos: *T. apereoides* com valores dos níveis de agonismo mais altos e valores dos níveis de afiliação mais baixos (exceto para o par FxF,  $p = 0.606$ ) e *T. i. denigratus* + *T. yonenagae* com valores dos níveis de agonismo mais baixos e valores dos níveis de afiliação mais altos ( $p < 0.001$  para agonismo entre MxM, FxF e para afiliação entre MxM, FxM;  $p = 0.005$  para agonismo entre FxM). Não houve diferença no nível de afiliação entre os pares FxF porque duas colônias de *T. apereoides* (colônias 1 e 3) apresentaram alta afiliação entre as fêmeas (0.17 e 0.25, respectivamente).

Os resultados das MANOVA nos permitem sugerir, através do método da polarização dos caracteres com base no grupo-externo (Harvey & Pagel 1993), um cladograma indicando quais os caracteres parecem ser apomórficos para *Trinomys* (ver Figura 03). Considerando que as características exclusivas de *Trinomys* podem ser sinapomorfias, sugerimos que o teor muito acentuado de agonismo entre MxM e o alto agonismo entre FxM e FxF sofreram decréscimo durante a evolução deste clado. A marcante baixa afiliação entre MxM e a menor afiliação entre FxM, por sua vez, parecem ter sofrido aumento de intensidade na evolução do clado supracitado. Uma afiliação mais alta entre FxF parece ser uma característica plesiomórfica. Os resultados sugerem ainda um acréscimo na afiliação de nível 3 para *T. yonenagae* e um acréscimo na afiliação de nível 4 para *T. i. denigratus*, podendo estas serem autoapomorfias, respectivamente, para essas espécies.

A estrutura social formada em cada colônia foi representada por nós, através de um sociograma. A Tabela 03 traz os valores das freqüências relativas de interação entre as díades de cada colônia. Estes valores estão representados pela largura das setas nos sociogramas. A Figura 04 ilustra os sociogramas que representam as estruturas sociais formadas nas colônias de *T. apereoides*. Em duas colônias, houve formação de laço entre duas fêmeas (colônias 1 e 3), e em uma colônia, houve formação de laço entre o macho e uma fêmea (colônia 2). A colônia 4 não nos

permitiu identificar laços entre os indivíduos, embora uma fêmea (Fêmea 2) tenha apresentado um nível de afiliação alto em relação ao macho (0.47). Nas colônias onde ocorreu laço entre as fêmeas, uma das fêmeas apresentou uma maior afiliação em relação ao macho, enquanto a outra fêmea manteve interação predominantemente agonística (I.A. = 0.45 e I.A. = 0.42, colônias 1 e 3, respectivamente). Na colônia 2, a fêmea que não manteve interação afiliativa com o macho manteve interação predominantemente agonística com a outra fêmea também (I.A. = 0.28). Em três colônias (colônias 1, 2 e 3), o par que apresentou maior interação obteve o maior grau de afiliação, enquanto o menor grau de afiliação ocorreu entre o par que apresentou menor interação. Em três colônias (colônias 1, 3 e 4), o maior grau de agonismo, também, ocorreu entre o par que apresentou maior interação. Em três colônias (colônias 2, 3 e 4), o menor grau de agonismo ocorreu entre o par que obteve menor interação. Em três colônias (1, 2 e 3), o maior grau de agonismo ocorreu entre as fêmeas e o menor grau de afiliação ocorreu entre um par de macho e fêmea. Nas quatro colônias, o menor grau de agonismo e a menor interação ocorreram entre um par de macho e fêmea. Não houve demais tendências detectadas.

A Figura 05 (A) ilustra os sociogramas que representam as estruturas sociais formadas nas colônias de *T. i. denigratus*. Nas colônias 5 e 6 (colônias com três indivíduos), não foi possível detectar a formação de laços. Nas demais colônias, os dados sugerem formação de laços entre macho e fêmea, inclusive dois pares distintos de macho e fêmea formaram-se na colônia 8. Nas quatro colônias, o maior grau de agonismo ocorreu entre o par que apresentou maior interação social. Em três colônias (colônias 5, 7 e 8), o maior grau de afiliação ocorreu entre um par de macho e fêmea. Na colônia 6 o maior grau de afiliação ocorreu entre as fêmeas. Nas quatro colônias, o maior grau de agonismo e a maior interação ocorreram, também, entre um par de macho e fêmea. Não houve demais tendências detectadas.

A Figura 05 (B) ilustra os sociogramas que representam as estruturas sociais formadas nas colônias de *T. yonenagae*. Nas quatro colônias, houve formação de laços, isto é, o par que apresentou maior grau de afiliação foi o mesmo par que mais interagiu socialmente. Em três colônias (colônias 9, 10 e 11), esse par foi composto por um macho e uma fêmea. Na colônia 12, o laço ocorreu entre as duas fêmeas. Em três colônias (colônias 9, 10 e 12), o maior grau de agonismo ocorreu entre um par de

macho e fêmea, o que também aconteceu em relação ao menor grau de afiliação. Em três colônias (colônias 9, 11 e 12), o menor grau de agonismo ocorreu entre um par de macho e fêmea. Não foi possível detectar outras tendências.

#### 4. DISCUSSÃO

O objetivo deste trabalho foi avaliar como se alterou a estrutura social de espécies progressivamente mais afiliativas de uma linhagem de roedores neotropicais da família Echimyidae, com base em uma abordagem filogenética explícita. Nossas interpretações evolutivas fundamentaram-se nas filogenias propostas por Lara & Patton (2000), Carvalho & Salles (2004) e Galewski et al. (2005). Lara & Patton (2000) sugerem a existência de três grupos (clados) monofiléticos em *Trinomys*: clado 1 inclui (*T. iheringi iheringi* + *T. dimidiatus*) + (*T. iheringi gratiosus* + *T. iheringi bonafidei*); clado 2 inclui (*T. iheringi eliasi* + *T. iheringi paratus*) + [(*T. iheringi denigratus* + *T. setosus setosus*) + *T. yonenagae*]; e clado 3 inclui *T. albispinus*. O monofiletismo de *Trinomys* foi corroborado pelos demais trabalhos supracitados. Para alcançar tal objetivo, procuramos responder a três perguntas: (1) Roedores de espécies diferentes exibem diferentes níveis de agonismo e afiliação em suas interações sociais? (2) O grau das interações agonísticas e das interações afiliativas dos pares (Macho x Macho, Fêmea x Macho, Fêmea x Fêmea) difere entre espécies diferentes? (3) Como os pares se relacionaram dentro do grupo? Há formação de laços entre díades?

Em relação à primeira pergunta, nossos resultados demonstram que *T. apereoides* não apenas se comportou de forma mais agonística em relação às espécies de *Trinomys*, como houve diferença significativa na proporção de ocorrência dos níveis 1 e 2 de agonismo (“exibição de reação motora aversiva à aproximação de outro indivíduo sem que houvesse locomoção” e “locomoção para ataque e fuga sem contato físico”, respectivamente) entre esses gêneros. Esses dados são corroborados pelos resultados de Streilen (1982) que indicam que o aspecto geral dos encontros de díades de *T. apereoides* é de evitação de contato, ao invés de defesa ativa. Indivíduos desta espécie apresentam baixa sobreposição intra-sexual de área domiciliar, sendo estas relativamente exclusivas entre machos e muito pouco sobrepostas entre fêmeas, embora ocorra sobreposição intersexual (Streilen 1982).

Este mesmo autor sugere que, sob condições naturais, é provável que encontros violentos apenas ocorram em contatos iniciais (ver adiante), enquanto uma subsequente evitação resulte em áreas domiciliares exclusivas. Assim, a alta frequência dos níveis 1 e 2 indica um constante estado de “alerta” entre os indivíduos, sempre prontos a reagir à aproximação de um outro indivíduo, seja por ataque ou por fuga. No que diz respeito à afiliação, detectamos diferença em relação ao nível 3 (“interação com contato físico não agressivo efêmero não associado a reconhecimento olfatório”) entre *T. apereoides* e *Trinomys yonenagae*. *T.i. denigratus* apresentou valores intermediários, embora mais próximos a *T. yonenagae*. Os comportamentos que compõem esse nível estão associados a um incremento na afiliação de *T. yonenagae* (Saldanha-Filho 2008, dados não publicados). São comportamentos que, embora efêmeros, denotam uma alta tolerância e socialidade entre os indivíduos. Houve diferença significativa entre *T. apereoides* e *T. i. denigratus* em relação ao nível 4 de afiliação. *T. yonenagae* apresentou valores intermediários, no entanto, mais próximos a *T. i. denigratus*. Esses resultados podem ter sido influenciados, em parte, pela alta atividade de *T. yonenagae*. Como esse nível é composto principalmente por unidades que exigem uma menor atividade (permanecer em contato e repousar em contato), os resultados podem ter sido influenciados pelo padrão de atividade contínuo, durante a noite, de *T. yonenagae* (corroborado por Marcomini & Oliveira 2003), enquanto *T. i. denigratus* apresentou padrão intermitente, onde os períodos de repouso foram caracterizados pela ocorrência constante de “repousar em contato” e “alolimpeza”.

As espécies, também, diferiram quanto ao grau relativo de comportamentos agonísticos e afiliativos dos pares (Macho x Macho, Fêmea x Macho, Fêmea x Fêmea). Com exceção do grau relativo de afiliação entre fêmeas, todas as demais variáveis diferiram significativamente entre as espécies, indicando dois grupos distintos: *T. apereoides* e *T. i. denigratus* + *T. yonenagae*. A maior diferença ocorreu entre os pares MxM em relação a ambos os graus relativos (agonismo e de afiliação), com destaque para *T. apereoides*. Como supracitado, Streilen (1982) sugere que os contatos iniciais sejam violentos e isso foi verificado em todas as colônias de *T. apereoides*, resultando na retirada, por nós, de um dos machos durante o primeiro dia de experimento. Embora tenha ocorrido um agonismo mais elevado entre os machos da colônia 6 de *T. i. denigratus*, acreditamos que este seja um fato isolado, pois, nas

demais colônias, não registramos qualquer indício de ocorrência deste tipo. Inclusive, em duas colônias, o menor grau de agonismo ocorreu entre os machos. Portanto, uma diminuição significativa no grau de agonismo (especialmente entre machos) e um aumento no grau de afiliação (com exceção para FxF) parecem representar apomorfias do clado composto por *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*. Essa proposição é suportada pelos resultados encontrados por Freitas et al. (2008). Estes autores avaliaram a evolução da socialidade em três espécies de *Trinomys* (*T. minor*, *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*), através do Índice de Afiliação, e encontraram baixos valores para *T. minor* – espécie que apresenta uma maior frequência de comportamentos agonísticos –, especialmente para as díades de machos. Esses resultados assemelham-se aos resultados por nós encontrados em relação a *T. apereoides* e, juntamente com informações sobre ausência de sobreposição de áreas domiciliares entre fêmeas de *T. iheringi* (Bergallo 1995), sugerem que o incremento na afiliação e a perda de agonismo podem ser características do clado supracitado, e não do gênero *Trinomys*.

Houve uma considerável variabilidade intra-específica, em todas as espécies, quanto às estruturas sociais formadas nos grupos, no entanto, padrões foram identificados. Em *T. apereoides*, por exemplo, ficou evidente o territorialismo dos machos desta espécie, caracterizado pela impossibilidade da manutenção de dois machos em uma mesma colônia. Fica evidente, ainda, a associação positiva entre frequência de interação e grau de afiliação, e frequência de interação e grau de agonismo. Isto sugere uma ausência no padrão das interações sociais (mais afiliativas ou mais agonísticas) entre as díades que apresentaram maior interação. Isto é, uma díade pode apresentar alta interação social e esta ser predominantemente agonística, assim como outra díade igualmente apresentar alta interação, no entanto, esta sendo predominantemente afiliativa. Essas características indicam que realmente essa espécie deve apresentar um padrão de organização solitário na natureza. Como as áreas domiciliares dos machos sobrepõem as áreas das fêmeas e há indícios de poliginia para essa espécie (Tang-Martínez 2003), a baixa ocorrência de laços entre macho e fêmea pode ser, portanto, compreendida. Houve ocorrência, inclusive, de gravidez das fêmeas de uma mesma colônia.

As colônias de *T. i. denigratus* apresentaram pouco padrão, ou, talvez, os padrões não foram detectáveis em virtude dos incidentes que causaram diferença na



composição das colônias durante a análise (duas colônias com três animais e duas com quatro animais). Podemos identificar laços entre fêmea e macho como um possível padrão para a espécie. A associação entre maior grau de agonismo e maior frequência de interação foi evidente nas quatro colônias e ocorreu entre um par de macho e fêmea. Essa relação remete à associação encontrada em *T. apereoides*, no entanto, é importante ressaltar que a ocorrência de agonismo foi muito baixa em comparação a esta espécie. Esses resultados sugerem que, talvez, a presença de fêmeas possa diminuir ainda mais um possível baixo agonismo entre os machos, anteriormente detectado em trabalhos com díades (dados não publicados: Barduke 2008; Saldanha-Filho 2008). Os valores do Índice de Afiliação e da proporção de exibição do nível 4 de afiliação indicam que *T. i. denigratus* é uma espécie que apresenta alto grau de afiliação entre os indivíduos, diferente do grau “intermediário” entre *T. yonenagae* e *T. minor* sugerido por Freitas et al. (2008). Talvez um maior agonismo possa ocorrer durante os primeiros contatos (representados por encontros de 40 minutos, utilizados para análise por esses autores) entre indivíduos desconhecidos. Se essa hipótese for verdadeira, podemos supor que essa espécie apresenta uma alta capacidade de afiliação que pode ser explorada ou não em seu hábitat. A escassez de informações sobre a ecologia dessa espécie restringe a formulação de hipóteses relacionadas à alta afiliação por nós detectada.

A estrutura social de *T. yonenagae* foi caracterizada pela formação de laços em todas as colônias, isto é, a alta frequência de interação esteve relacionada a um alto grau de afiliação nas quatro réplicas. Predominou o laço entre macho e fêmea (ocorreu em três colônias) o que poderia ser considerado um possível padrão para o clado 2. A variação nessa espécie, no entanto, chama atenção: ao mesmo tempo em que o maior grau de afiliação ocorreu, na maioria das colônias, entre um par FxM, o menor grau de afiliação também ocorreu em um par desse tipo. Esta tendência é, também, verdadeira para o grau de agonismo entre FxM. Manaf (2000) também encontrou variação em seu estudo com colônias de *T. yonenagae*, em cativeiro. O autor utilizou Índice de Associação e identificou tanto valores mais altos como mais baixos, numa mesma colônia, para pares FxM. Seus resultados também apontam para capacidade de formação de laços entre indivíduos do mesmo sexo. Em relação às interações agonísticas, o autor encontrou grande variação entre as colônias, com ocorrência, inclusive, de expulsão de indivíduos durante o estabelecimento das

mesmas. Carmo (2008, dados não publicados) encontrou notável variação no número de tipos de emissões sonoras e suas frequências entre grupos artificiais em cativeiro, durante o estabelecimento das relações sociais dos indivíduos (período de 15 dias). Esta flexibilidade social tem sido relatada em estudos com outros roedores (Schradin & Pillay 2005; Cooper & Randall 2007; Kyle et al. 2007) e, assim como em outros mamíferos, geralmente estão relacionadas à variação ambiental (Lott 1984; Kamler et al. 2004). Esse, porém, não parece ser o padrão para *T. yonenagae*, já que esta é uma espécie endêmica das dunas do Rio São Francisco. A alta variação nessa espécie não está restrita às interações sociais. Marconato (2003, dados não publicados) também observou diferença nos comportamentos de escavar e enterrar alimento entre e dentro de colônias em cativeiro. Esse autor (assim como Carmo 2008) sugere que essas diferenças devem estar relacionadas a uma plasticidade fenotípica entre os indivíduos dessa espécie. Estudos com díades intra-sexuais apontam para uma apomorfia de *T. yonenagae* em relação à afiliação, não relatando diferenças nessa afiliação entre os sexos (Freitas et al. 2003, 2008; dados não publicados; Neves & Rios 2005, Saldanha-Filho 2008). No entanto, nossos resultados sugerem que o padrão intraespecífico de menor interação, menor grau de agonismo e menor grau de afiliação entre FxM, observado em *T. apereoides*, foi modificado no clado 2 para uma maior interação, maior grau de agonismo e maior grau de afiliação entre FxM. Essa modificação pode ter sofrido um incremento, no que diz respeito à variação, em *T. yonenagae*, refletindo uma plasticidade fenotípica. Esta mesma plasticidade também tem sido observada quanto à organização social, na natureza, onde são encontrados em um determinado sistema de galerias, desde indivíduos solitários, passando por casais, grupos de um único sexo, até grupos estendidos com múltiplos (até 11 indivíduos jovens e adultos) machos e fêmeas (Santos 2004, dados não publicados). Dentre as informações disponíveis, não há indícios de dominância reprodutiva para essa espécie, o que sugere que *T. yonenagae*, talvez esteja no “meio do caminho” em relação a uma alta complexidade social, já que o desvio reprodutivo é uma característica notável, entre os grupos altamente complexos (Jarvis 1991; Blumstein & Armitage 1997; Allainé 2000; Lacey 2000). No entanto, estudos em campo estão sendo realizados para avaliar o padrão de parentesco genealógico dos indivíduos em diferentes grupos, acompanhando os padrões de dispersão e filopatria, o que poderá esclarecer se de fato não há essa dominância (Santos, comunicação pessoal).

Considerando que agonismo intra-específico está relacionado à aquisição e defesa de recursos, que podem ser parceiro reprodutivo, alimento, espaço ou aquisição de um status superior que pode levar à prioridade no acesso a esses recursos (Scott 1966; Poole 1985; Lacey et al. 1991); e que afiliação está relacionada à tolerância, prevenção de agressão, manutenção de laços e coesão do grupo (Poole, 1985; Bradbury & Vehrencamp 1998; Manaf & Oliveira 2000), podemos supor um cenário evolutivo para *Trinomys*.

O alto grau de agonismo de *T. apereoides* (e que é compartilhado por *T. minor*, Freitas et al. 2008) sugere que o ancestral dos equimiídeos apresentava baixo grau de afiliação, o que é corroborado por informações para espécies de *Proechimys* (agressividade intra-específica: Everard & Tikasingh 1973; Lusty & Seaton 1978; ausência de sobreposição intra-sexual de áreas domiciliares: Emmons 1982; Aguilera 1999). Esse ancestral, provavelmente habitante de floresta (Galewski et al. 2005), era solitário, apresentando interações sociais intersexuais incomuns, talvez limitadas ao período de reprodução. Em um dado momento, houve um incremento na capacidade afiliativa do ancestral silvícola do clado ao qual pertencem *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*. Esta deve ter se expressado por uma maior tolerância a coespecíficos, especialmente de sexos diferentes, e tal tolerância pode ser caracterizada tanto por um baixo grau de agonismo como por um maior grau de afiliação refletido, principalmente, em um contato mais próximo e continuado entre os indivíduos, inclusive entre machos. Com a passagem de um ambiente florestado para um ambiente de áreas abertas com maior pressão de predação e aridez, o maior grau de afiliação entre os indivíduos deve ter sofrido um novo incremento (talvez um pouco mais sutil) em consequência das vantagens da vida em grupo – escavação comunal, por exemplo, como sugerido por Freitas et al. (2008). Neste cenário, Freitas et al. (2003) sugerem que alta afiliação em *T. yonenagae*, inclusive entre indivíduos de grupos distintos, deve ser decorrente da ausência de pressão seletiva associada à competição por recursos, em consequência da estocasticidade da precipitação na Caatinga. Esta ausência de competição é corroborada pela redução da territorialidade apontada por Santos (2004, dados não publicados). Assim, a socialidade estaria relacionada ao padrão de uso de recursos em área aberta. Esta hipótese parece ser corroborada pelas características apresentadas por *T. minor*, táxon que passou para área aberta independentemente. O padrão de uso dos recursos nessa espécie parece

estar baseado em uma exploração solitária dos recursos localmente concentrados. Dessa forma, houve manutenção do caráter plesiomórfico de baixa socialidade (Freitas et al. 2008; Saldanha-Filho 2008, dados não publicados). Rocha et al. (2007) encontraram diferença na locomoção de *T. minor* e *T. yonenagae*, sugerindo que o padrão apresentado por esta última é vantajoso para escape de predadores. Uma alta eficiência na locomoção permite um maior sucesso na exploração de áreas de forma cooperativa, promovendo a ocorrência de socialidade e novos incrementos. Esses incrementos podem ser expressos em unidades comportamentais de contato efêmero, que, entretanto, sugerem alta frequência de interação sócio-positiva e tolerância entre indivíduos de um grupo.

Dessa forma, sugerimos que um alto grau de afiliação, expresso principalmente pela redução da agressividade entre machos e aumento da afiliação entre machos e o par fêmea e macho, é uma característica do clado 2 de *Trinomys*. Essa característica provavelmente viabilizou o estabelecimento de *T. yonenagae* no ambiente das dunas do Rio São Francisco, refletido, principalmente, nos benefícios da escavação comunal. Para *T. yonenagae*, as limitações impostas pelo ambiente de dunas (maior exposição a predadores, além do ambiente árido) podem ter influenciado a composição dos grupos e suas relações: filopatria de ambos os sexos (sugerida por Santos 2004, dados não publicados) aumenta a variabilidade das interações afiliativas. Assim, a socialidade mais elevada seria tanto uma exaptação como uma adaptação às dunas, a depender do grau de socialidade referido. No entanto, estudos ecológicos enfocando *T. i. denigratus* e *T. i. eliasi* (também pertencente ao clado 2) e exemplares dos cladros 1 e 3 (*T. iheringi gratiosus*, por exemplo, e *T. albispinus*) são fundamentais para um esclarecimento sobre em que momento a vida em grupo surgiu: antes ou depois da passagem para o ambiente de dunas. Caso esta característica seja uma apomorfia do clado 2, a flexibilidade social em *T. yonenagae* talvez esteja relacionada às restrições ecológicas do ambiente, diferente do que tem sido apontado em outras espécies, onde essa flexibilidade está relacionada às variáveis ecológicas (isto é, diferenças na distribuição e abundância de alimento; nível de competição por alimento; nível e tipo de pressão de predação; nível de densidade populacional; e saturação do habitat – Lott 1984).

A estrutura social pode ser acessada de diferentes maneiras. No entanto, acreditamos que o método, por nós proposto, possibilitou a identificação de uma

importante sinapomorfia do clado 2 de *Trinomys*, antes considerada autapomorfia para *T. yonenagae*. Certamente, esta identificação traz importantes implicações na compreensão e elucidação da evolução da socialidade nesse notável grupo de equimiídeos terrestres.

## REFERÊNCIAS

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

Alexander, R.D., 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325-383.

Allainé, D., 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence and hypotheses. *Behav. Process.* 51, 21-34.

Altmann, J., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-267.

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.

Asher, M., Oliveira, E.S. and Sachser, N., 2004. Social system and spatial organization of wild guinea pigs (*Cavia aperea*) in a natural population. *J. Mammal.*, 85(4): 788-796.

Barduke, T.V., 2008. Estudo do Repertório Comportamental e das Seqüências Comportamentais do rato-de-espinho (*Trinomys iheringi denigratus*) durante Interações Sociais Induzidas. Monografia. Universidade Federal da Bahia. 39p.

Bergallo, H.G., 1995. Comparative life-history characteristics of two species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil. *Mammalia* 59, 51-64.

Blumstein, D.T. and Armitage, K.B., 1997. Does Sociality Drive the Evolution of Communicative Complexity? A Comparative Test with Ground-Dwelling Sciurid Alarm Calls. *Am. Nat.*, 150: 179-200.

- Bradbury, J. W. and Vehrencamp, S. L., 1998. Principles of Animal Communication. University of California, San Diego.
- Brattstrom, B.H., 1974. The evolution of reptilian social behavior. *Am. Zool.* 14:35-49.
- Braude, S., 2000. Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behav. Ecol.* 11: 7-12.
- Carmo, A.B. 2008. Comunicação acústica no estabelecimento de relações sociais em *Trinomys yonenagae*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia. 45 p.
- Carvalho, G.A.S. and Salles, L.O., 2004. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linn. Soc.* 142, 445-477.
- Cooper, L.D. and Randall, J.A., 2007. Seasonal changes in home ranges of the giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*): a study of flexible social structure. *J. Mammal.*, 88(4): 1000-1008.
- Costa, J.T. and Fitzgerald, T.D., 1996. Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends Ecol. Evol.* 11: 285-289.
- Crook, J.H., and Gartlan, J.S., 1966. Evolution of Primate Societies. *Nature*, 210: 1200-1203.
- Dalerum, F., 2007. Phylogenetic reconstruction of carnivore social organizations. *Journal of Zoology*, 273: 90-97.
- Di Fiore, A. and Rendall, D., 1994. Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proc. Natl. acad. Sci. USA*, 91: 9941-9945.
- Ebensperger, L.A. and Blumstein, D.T., 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behav. Ecol.*, 17: 410-418.
- Ebensperger, L.A. and Bozinovic, F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 365-369.
- Ebensperger, L.A. and Cofré, H., 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behav. Ecol.*, 12: 227-236.
- Eisenberg, J.F. and Redford, K.H., 1999. Mammals of the Neotropics – The Central Neotropics, Vol. 3. The Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Emmons, L.H., 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. *Trop. Ecol.*, 23: 280-290.

- Everard, C.O.R. and Tikasingh, E.S., 1973. Ecology of the rodents *Proechimys guyannensis trinitatis* and *Oryzomys capito velutinus*, on Trinidad. J. Mammal., 54: 875-886.
- Freitas, J.N.S., El-Hani, C.N. and 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. Rev. Ethol., 5: 61-73.
- Freitas, J.N., El-Hani, C.N. and Rocha, P.L.B., 2008. Affiliation in four echimyid rodent species based in intrasexual dyadic encounters: evolutionary implications. Ethology, 114: 389-387.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L.R., Patton, J.L. and Douzery, E.J.P., 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. Mol. Phyl. Evol., 34: 601-615.
- Gromov, V.S., 2007. Spatial Ethological Structure and Evolution of Sociality in Rodents. Doklady Biological Sciences, 412: 46-48.
- Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. 1997. Anim. Behav., 53: 229-234.
- Harvey, P.H. and Pagel, M.D., 1993. The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hinde, R.A., 1976. Interactions, relationships and social structure. Man, 11: 1-17.
- Jarvis, J.U.M., 1991. Reproduction of Naked mole-rat. In: P.W. Sherman, J.U.M Jarvis and R.D. Alexander (Editors), The Biology of the Naked Mole-Rat, Princeton University Press, pp. 384-425.
- Jarvis, J.U.M., O'Riain, M.J., Bennett, N.C. and Sherman, P.W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair. Trends Ecol. Evol., 9: 47-51.
- Kamler, J.F., Ballard, W.B., R.L., Lemons, P.R. and Mote, K., 2004. Variation in mating system and group structure in two populations of swift foxes, *Vulpes velox*. Anim. Behav., 68: 83-88.

- Kyle, C.J., Karels, T.J., Davis, C.S., Mebs, S., Clark, B., Strobeck, C. and Hik, D.S., 2007. Social structure and facultative mating systems of hoary marmots (*Marmota caligata*). *Molecular Ecology*, 16: 1245-1255.
- Lacey, E.A., 2000. Spatial and Social Systems of Subterranean Rodents. In: E.A. Lacey, J.L. Patton and G.N. Cameron (Editors), *Life Underground: the biology of subterranean rodents*, University of Chicago Press, pp: 257-296.
- Lacey, E.A. and Sherman, P.W., 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: J.O. Wolff and P.W. Sherman (Editors), *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, University of Chicago Press, pp. 243-254.
- Lacey, E.A. and Wieczorek, J.R., 2003. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid perspective. *J. Mammal.*, 84 (4): 1198-1211.
- Lacey, E.A., Braude, S.H. and Wieczorek, J.R., 1997. Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). *J. Mammal.*, 78: 556-562.
- Lacey, E.A., Alexander, R.D., Braude, S.H., Sherman, P.W., and Jarvis, J.U.M., 1991. An ethogram for the Naked mole-rat: nonvocal behaviors. In: P.W. Sherman, J.U.M. Jarvis and R.D. Alexander (Editors), *The Biology of the Naked Mole-Rat*, Princeton University Press, pp. 209-242.
- Lara, M.C. and Patton, J.L., 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zool. J. Linn. Soc.*, 130: 661-686.
- Larson, A. and Losos, J.B., 1996. Phylogenetic systematics of adaptation. In: M.R. Rose and G.V. Lauder (Editors), *Adaptation*, Academic Press, San Diego, CA, pp.187-220.
- Lehner, P.N., 1996. *Handbook of Ethological Methods*, 2nd edn. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 672 pp.
- Leite, Y.L.R. and Patton, J.L., 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Mol. Phyl. Evol.*, 25: 455-464.
- Lott, D.F., 1984. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour*, 88: 266-325.



- Lusty, J.A. and Seaton, B., 1978. Oestrus and ovulation in the casiragua *Proechimys guairae* (Rodentia: Hysthricomorpha). J. Zool., 184: 255-265.
- Magnusson, W.E and Mourão, G., 2003. Estatística sem matemática: a ligação entre as questões e a análise. Editora Planeta, 126 pp.
- Manaf, P., 2000. Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 114p.
- Manaf, P. and Oliveira, E.S., 2000. Behavioural repertoire of *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. Rev. Ethol., 1: 3-15.
- Marcomini, M. and Oliveira, E. S., 2003. Activity pattern of echimyid rodent species from the brazilian caatinga in captivity. Biological Rhythm Research, 34(2): 157-166.
- Marconato, D.A., 2003. 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. 81p.
- Martin, P. and Bateson, P., 1993. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. 2ª ed. Cambridge University Press, Cambridge. 222 pp.
- May, R.M., 2006. Network structure and the biology of populations. Trends Ecol. Evol., 21: 394-399.
- Muller, K.E. and Peterson, B.L., 1984. Practical methods for computing power in testing the multivariate general linear hypothesis. Computational Statistics and Data Analysis, 2: 143-158.
- Nanayakkara, D.D. and Blumstein, D.T., 2003. Defining Yellow-bellied Marmot social groups using association indices. Oecologia Montana, 12: 7-11.
- 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. 56p.
- Neves, E.S. and Rios, V.P., 2005. Seqüências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys yonenagae* (Rodentia, Echimyidae) em situação de cativeiro. In: V.P.

Rios, 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. 79p.

Nowak, R. M., 1999. Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins Univ. Press, London. 1921p.

Poole, T., 1985. Social Behaviour in Mammals. Chapman and Hall. New York. 248 pp.

Quinn, G.P. and Keough, M.J., 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, Cambridge, 537 pp.

Reis, S.F. and Pessoa, L.M., 2004, *Thrichomys apereoides*. Mammalian Species, 741: 1-5.

Rivas, J.A. and Burghardt, G.M., 2005. Snake mating systems: the revisionary implications of recent findings. Journal of Comparative Psychology, 119: 447-454.

Rocha, P.L.B. 1991. Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco na Caatinga. USP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 119p.

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: 537-549.

Rocha, P.L.B., Renous, S., Abourachid, A. and Hofling, E., 2007. Evolution toward asymmetrical gaits in neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaptation. Can. J. Zool., 85: 709-717.

Saldanha-Filho, A.J.M., 2008. Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Bahia. 74p.

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. 121p.

Scantlebury, M., Bennett, N. C., Speakman, J. R., Pillay, N. and Schradin, C., 2006. Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. Functional Ecology, 20: 166-173.

- Schradin, C. and Pillay, N., 2005. Intraspecific variation in the spatial and organization of the African striped mouse. *J. Mammal.*, 86(1): 99-107.
- Scott, J.P., 1966. Agonistic behaviour of mice and rats: a review. *Am. Zoologist*, 6: 683-701.
- Sherman, P.W., Jarvis, J.U.M. and Alexander, R.D., 1991. *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. 518 pp.
- Simeonovska-Nikolova, D.M., 2003. Social relationships and social structure of the mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in intraspecific cage groups. *Acta Ethol.*, 6: 39-45.
- Souza, D.C.S., 2008. Repertório comportamental de *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae) em semi-cativeiro. Artigo em preparação.
- Streilein, K.E., 1982. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. V. Agonistic behavior and overview. *Ann. Carnegie Mus.*, 51: 345-369.
- Tang-Martínez, Z., 2003. Emerging themes and future challenges: forgotten rodents, neglected questions. *J. Mammal.*, 84: 1212-1227.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. New Jersey, Prentice Hall.

Tabela 01. Repertório comportamental da classe “Interação Social Agonística” obtido através de interações entre díades de indivíduos das espécies *Thrichomys apereoides*, *Trinomys iheringi denigratus* e *T. yonenagae*, em situação artificial de grupo em cativeiro. “Nível de agonismo” refere-se à classificação progressiva das diferentes intensidades dos comportamentos agonísticos. O “peso” refere-se ao valor associado a cada nível, de acordo com a intensidade do comportamento exibido: quanto maior a intensidade, maior o peso. Os comportamentos seguiram definições obtidas em trabalhos publicados por Streilen (1992) e Manaf & Oliveira (2000), e em trabalhos não publicados de Manaf (2000) e do nosso grupo de pesquisa (Albérico Saldanha-Filho, Diego Souza, Érica Neves e Tatiane Barduke). As unidades comportamentais redescritas neste trabalho estão indicadas com um asterisco (\*).

Comportamento	Descrição	Nível de Agonismo (Peso)	Origem da descrição
Evitação de contato	Um animal inclina o corpo em direção oposta a outro animal que se aproxima para um contato físico, evitando este contato	Reação aversiva sem locomoção (1)	Este trabalho
Reação à aproximação sem luta	Um animal volta-se bruscamente para um outro animal que se aproxima dele, sem agredi-lo	Reação aversiva sem locomoção (1)	Este trabalho
Reação ao contato sem luta	Um animal volta-se bruscamente para um outro animal que o tocou, sem agredi-lo	Reação aversiva sem locomoção (1)	Este trabalho
Afastar-se*	Um animal se afasta quando outro animal se aproxima ou o toca	Locomoção para ataque e fuga (2)	Manaf; este trabalho
Afastar-se com vigor	Um animal se afasta com vigor quando outro animal se aproxima	Locomoção para ataque e fuga (2)	Manaf
Avançar	Um animal se locomove bruscamente em direção a outro animal	Locomoção para ataque e fuga (2)	Manaf & Oliveira
Esconder-se	Um animal se esconde sob o abrigo quando outro animal se aproxima	Locomoção para ataque e fuga (2)	Este trabalho
Perseguir	Um animal segue outro em alta velocidade	Locomoção para ataque e fuga (2)	Neves
Encarar	Um 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 região rostral da cabeça do outro animal	Exibição de agressividade sem contato físico (4)	Saldanha-Filho
Encarar bípede	Um animal fica frente a frente com o outro, em postura totalmente bípede	Exibição de agressividade sem contato físico (4)	Freitas et al.
Levantamento parcial*	Um animal fica frente a outro que está próximo, em postura parcialmente bípede, com as patas anteriores esticadas, próximas ao tórax. Muitas vezes o outro animal se posiciona da mesma forma	Exibição de agressividade sem contato físico (4)	Streilein; este trabalho
Levantamento total*	Um animal fica frente a frente com o outro, em postura totalmente bípede, com as patas anteriores esticadas, próximas ao tórax, a cauda pode estar totalmente esticada. Muitas vezes o outro animal se posiciona da mesma forma	Exibição de agressividade sem contato físico (4)	Streilein; este trabalho
Empurrar com as patas	Um animal empurra outro com uma ou duas patas dianteiras em postura bípede.	Exibição de agressividade com contato físico (8)	Este trabalho
Golpear região rostral	Um animal bate com uma ou ambas as patas anteriores na região rostral de outro animal	Exibição de agressividade com contato físico (8)	Barduke
Morder região caudal	Um animal morde a região caudal de outro	Exibição de agressividade com contato físico (8)	Souza
Pular em ataque	Um animal pula agressivamente sobre outro animal, provocando, muitas vezes, uma reação agressiva	Exibição de agressividade com contato físico (8)	Este trabalho

Tabela 02. Repertório comportamental da classe “Interação Social Afiliativa” obtido através de interações entre díades de indivíduos das espécies *Thrichomys apereoides*, *Trinomys iheringi denigratus* e *T. yonenagae*, em situação artificial de grupo em cativeiro. “Nível de afiliação” refere-se à classificação progressiva das diferentes intensidades dos comportamentos afiliativos. O “peso” refere-se ao valor associado a cada nível, de acordo com a intensidade do comportamento exibido: quanto maior a intensidade, maior o peso. Os comportamentos seguiram definições obtidas em trabalho publicado Manaf & Oliveira (2000), e em trabalhos não publicados de Manaf (2000) e do nosso grupo de pesquisa (Érica Neves, Ilai Alves e Vitor Rios).

<b>Comportamento</b>	<b>Descrição</b>	<b>Nível de Afiliação (Peso)</b>	<b>Origem da descrição</b>
Proximidade não agressiva sem contato	Um animal está próximo (distância máxima de 50 cm) ao outro sem ocorrência de interação social entre eles, em um período de no mínimo 10 segundos	Tolerância sem contato (1)	Este trabalho
Contato naso-auricular	Um animal introduz o focinho dentro da orelha do outro com movimentos vigorosos da cabeça	Interação potencialmente afiliativa (2)	Manaf & Oliveira
Contato naso-nasal	Um animal encosta o focinho na região do focinho do outro animal	Interação potencialmente afiliativa (2)	Neves & Rios
Contato rostro-anal	Um animal encosta a boca ou focinho no ânus do outro animal	Interação potencialmente afiliativa (2)	Neves & Rios
Contato rostro-caudal	Um animal encosta a boca ou focinho em qualquer parte da cauda do outro, que não seja a sua base	Interação potencialmente afiliativa (2)	Alves
Contato rostro-lombar	Um animal encosta a boca ou focinho no lombo do outro animal	Interação potencialmente afiliativa (2)	Neves & Rios
Contato rostro-rostral	Um animal encosta a boca ou focinho na boca, focinho ou qualquer região da face do outro animal (quando não é possível fazer distinção da região)	Interação potencialmente afiliativa (2)	Neves & Rios
Apoiar a cabeça no outro	Um animal apóia a cabeça sobre o outro animal, geralmente apoiando também as patas anteriores	Interação afiliativa (4)	Manaf & Oliveira
Apoiar as patas anteriores sobre o outro	Um animal apóia as patas anteriores na cabeça ou tórax do outro	Interação afiliativa (4)	Neves & Rios
Ficar em baixo	Um animal enfia a cabeça embaixo da cabeça ou tórax do outro, ficando por alguns instantes nessa posição	Interação afiliativa (4)	Neves & Rios
Parar em contato	Um animal pára em contato corporal com o outro, muitas vezes em sentido antiparalelo, podendo ou não realizar outras ações durante este contato. Duração mínima de 5 segundos	Interação afiliativa (4)	Neves & Rios
Passar em contato corporal	Um animal passa rente ao outro animal, esfregando a lateral do focinho ou do corpo	Interação afiliativa (4)	Manaf
Alolimpeza	Um animal penteia a região da cabeça ou do pescoço do outro animal	Interação com alto teor afiliativo (8)	Manaf & Oliveira
Permanecer em contato	Um animal permanece em contato a outro por tempo continuado, geralmente em sentido paralelo, podendo realizar outras ações durante este contato. Duração mínima de 30 segundos	Interação com alto teor afiliativo (8)	Este trabalho
Repousar em contato	Um animal repousa em contato com o outro animal	Interação com alto teor afiliativo (8)	Este trabalho

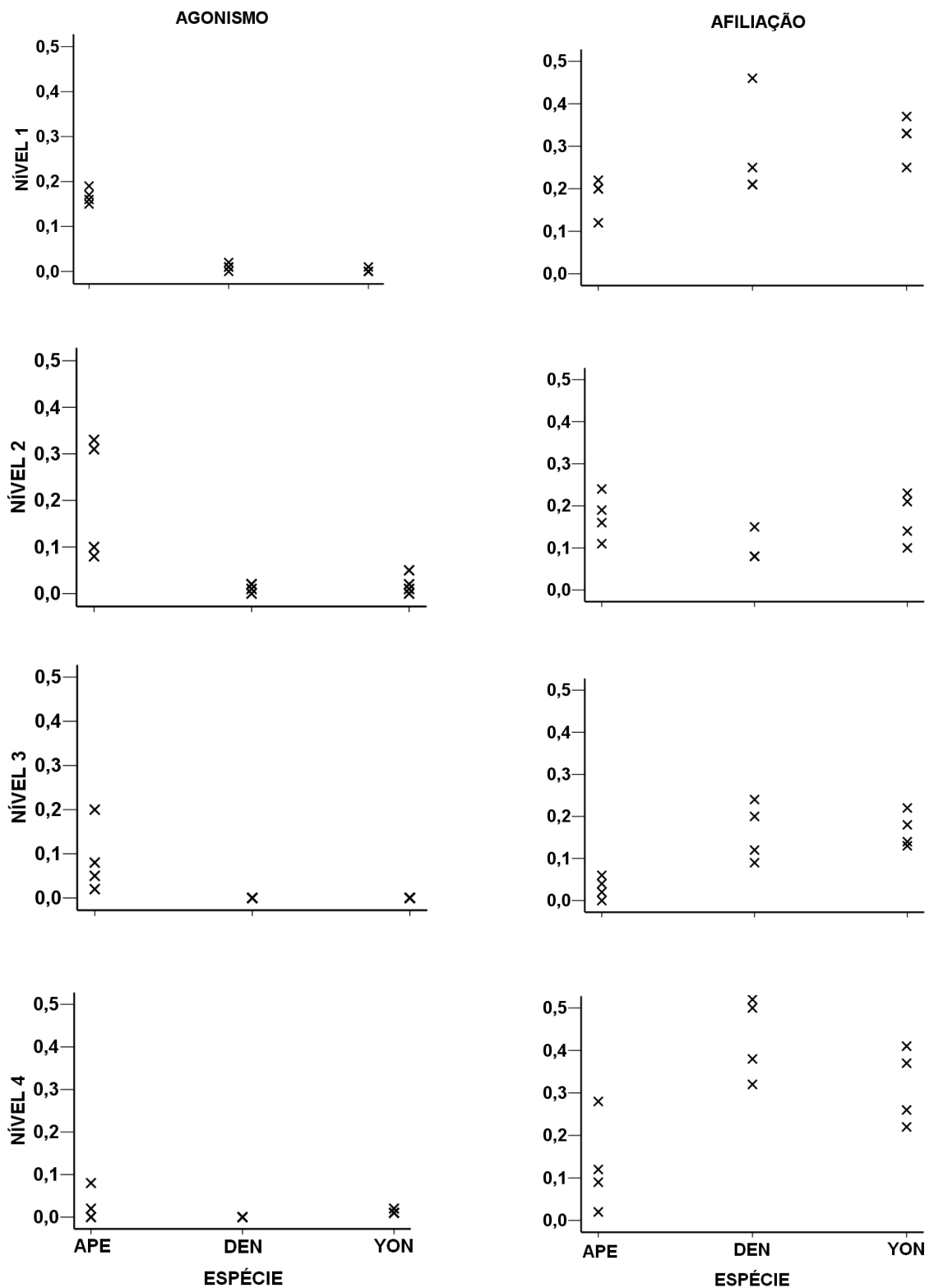


Fig. 01: Comparação entre as espécies *Thrichomys apereoides* (APE), *Trinomys iheringi denigratus* (DEN) e *T. yonenagae* (YON), quanto à proporção de exibição dos diferentes níveis de agonismo (esquerda) e afiliação (direita) ocorridos em suas interações sociais, em situação artificial de grupo em cativeiro. O nível de cada interação social (1 a 4 de cima para baixo) refere-se à classificação progressiva das diferentes intensidades pelas quais os comportamentos podem ser expressos. A proporção de exibição de um nível é representada pela razão entre o total de comportamentos deste nível e o total de comportamentos sociais, ambos ocorridos na colônia.

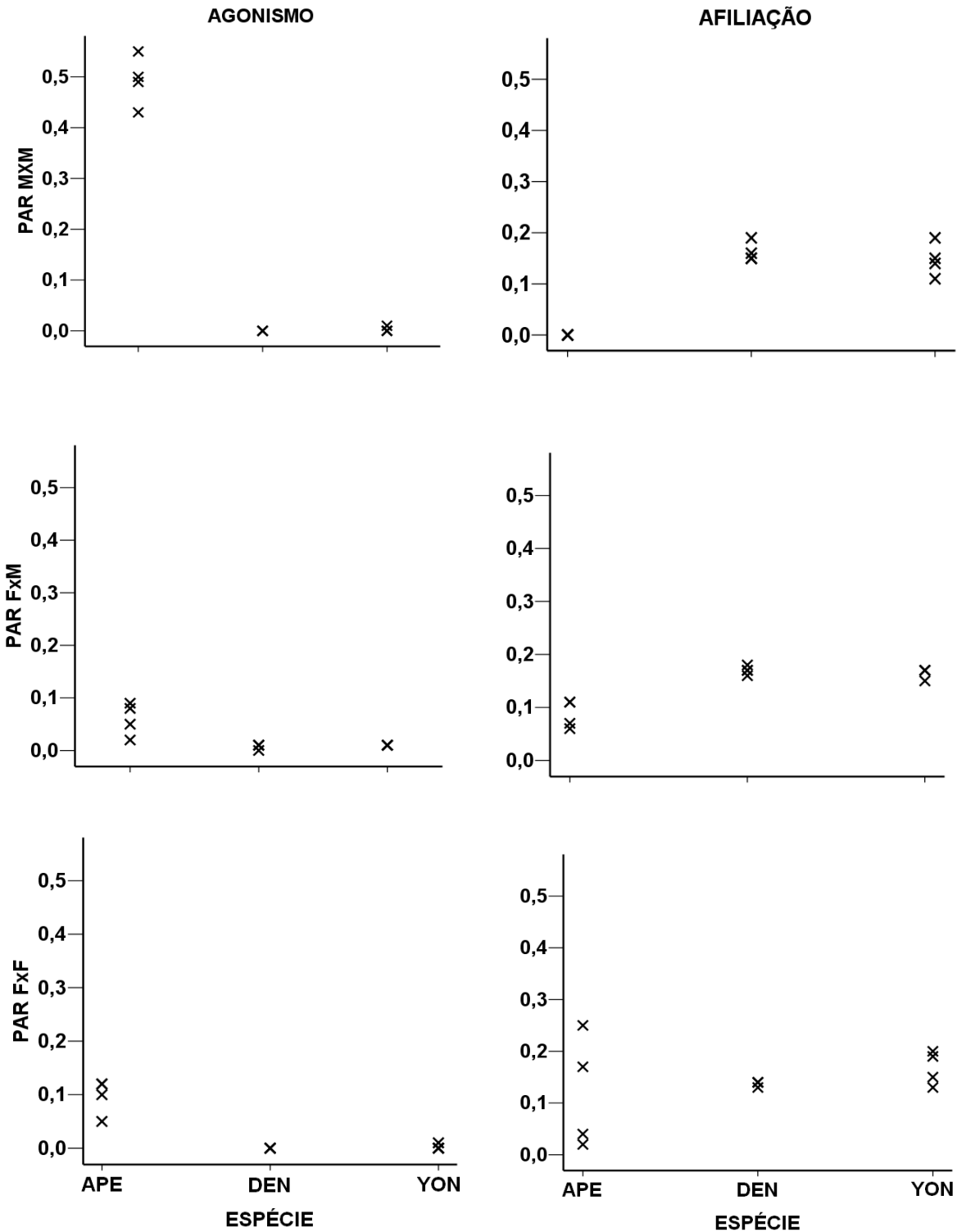


Fig. 02: Comparação entre as espécies *Thrichomys apereoides* (APE), *Trinomys iheringi denigratus* (DEN) e *T. yonenagae* (YON), quanto aos níveis de agonismo e afiliação relativos dos pares Macho x Macho, Fêmea x Macho, Fêmea x Fêmea, em situação artificial de grupo em cativeiro. O nível de agonismo de um par é representado pela proporção entre o valor ponderado de agonismo do par (total de comportamentos agonísticos ocorridos entre o par multiplicados por seus respectivos pesos) e o valor ponderado de comportamentos da colônia (total de comportamentos sociais ocorridos na colônia multiplicados por seus respectivos pesos). O nível de afiliação de um par é calculado seguindo o mesmo critério, substituindo-se os comportamentos agonísticos pelos comportamentos afiliativos. Os valores para os pares FxM foram representados pela média destes pares em suas respectivas colônias.

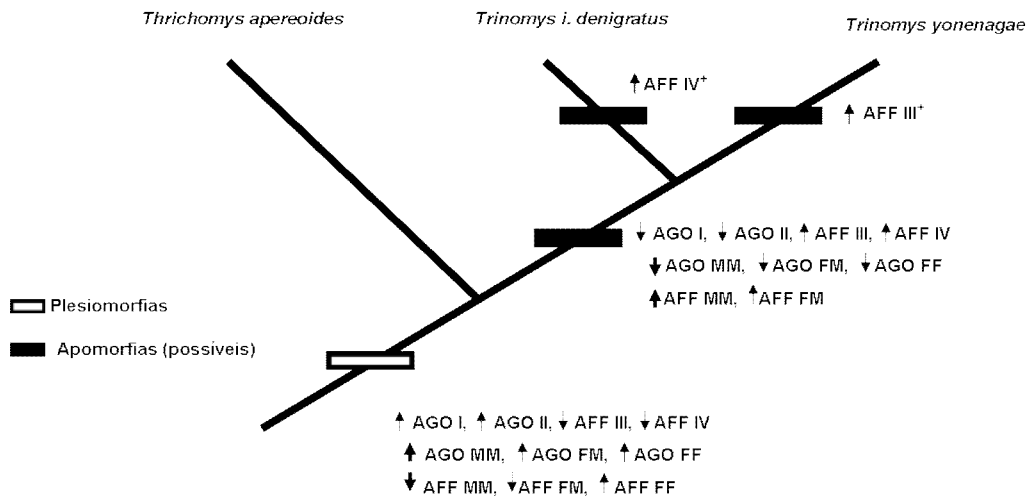


Figura 03: Cladograma baseado nas diferenças de caracteres encontradas entre as espécies *Thrichomys apereoides*, *Trinomys iheringi denigratus* e *T. yonenagae*, em situação artificial de grupo em cativeiro, quanto à proporção de exibição dos diferentes graus de agonismo e afiliação ocorridos em suas interações sociais e quanto aos níveis de agonismo e afiliação relativos dos pares Macho x Macho (MM), Fêmea x Macho (FM), Fêmea x Fêmea (FF). As setas direcionadas para cima significam uma alta intensidade para a interação em questão, assim como setas direcionadas para baixo significam um baixo valor. Setas mais espessas representam maior intensidade nestas interações. O sinal “+” caracteriza um incremento em determinado caráter. “AGO I” representa “Nível 1 de Agonismo”, “AFF III” representa “Nível 3 de Afiliação”, e assim, sucessivamente. “AGO MM” significa “Grau de Agonismo no par MxM”, assim como “AFF FF” significa “Grau de Afiliação no par FxF”. Consideramos como caráter plesiomórfico para uma espécie de *Trinomys*, o caráter compartilhado com o grupo externo (*T. apereoides*). Um caráter significativamente diferente do grupo externo foi considerado apomórfico.



Tabela 03: Freqüências relativas das interações sociais ocorridas entre as díades das espécies *Thrichomys apereoides* (colônias de 1 a 4), *Trinomys i. denigratus* (colônias de 5 a 8) e *T. yonenagae* (colônias de 9 a 12), em situação artificial de grupo em cativeiro. A freqüência relativa equivale à proporção entre o número de interações ocorridas entre o par e o número total de interações da colônia. A largura das setas nos sociogramas é proporcional à esta freqüência.

COLÔNIA	M I x F I	M I x F II	M I x M II	F I x M II	F II x M II	F I x F II
1	0,23	0,34	0,00	0,00	0,00	0,43
2	0,49	0,22	0,00	0,00	0,00	0,29
3	0,14	0,39	0,00	0,00	0,00	0,47
4	0,44	0,26	0,00	0,00	0,00	0,30
5	0,35	0,00	0,32	0,33	0,00	0,00
6	0,32	0,35	0,00	0,00	0,00	0,33
7	0,14	0,18	0,17	0,15	0,20	0,16
8	0,17	0,18	0,17	0,18	0,15	0,14
9	0,22	0,14	0,14	0,18	0,14	0,18
10	0,16	0,21	0,12	0,14	0,16	0,21
11	0,20	0,15	0,18	0,17	0,15	0,16
12	0,17	0,19	0,16	0,16	0,15	0,17

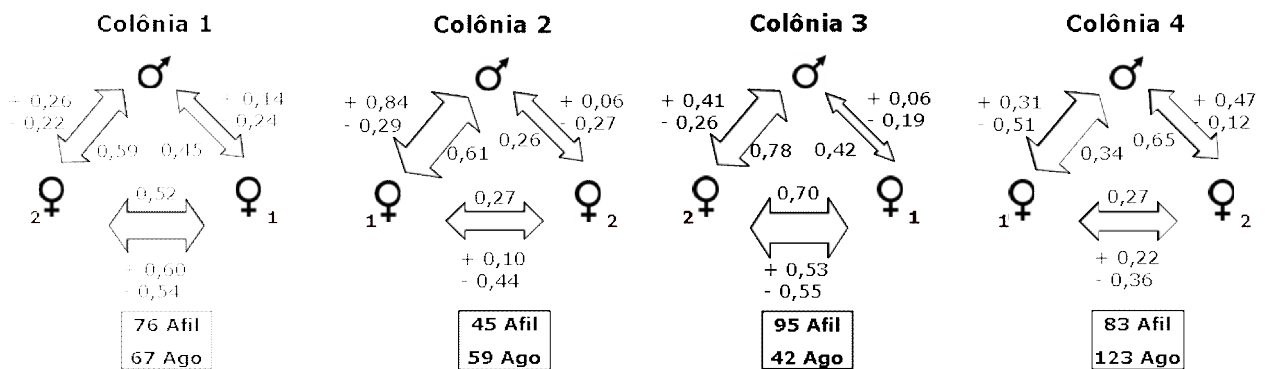


Figura 04: Sociogramas representando a estrutura social formada em cada uma das colônias de *Thrichomys apereoides*. A largura das setas é proporcional à quantidade de interação social que ocorreu entre cada par. Os valores que estão na parte interna do sociograma indicam o Índice de Afiliação. Os demais valores representam: afiliação relativa da interação (assinalados com “+”) e agonismo relativo da interação (assinalados com “-“). O quadro na parte inferior da ilustração indica o total de comportamentos afiliativos e agonísticos identificados durante a análise.

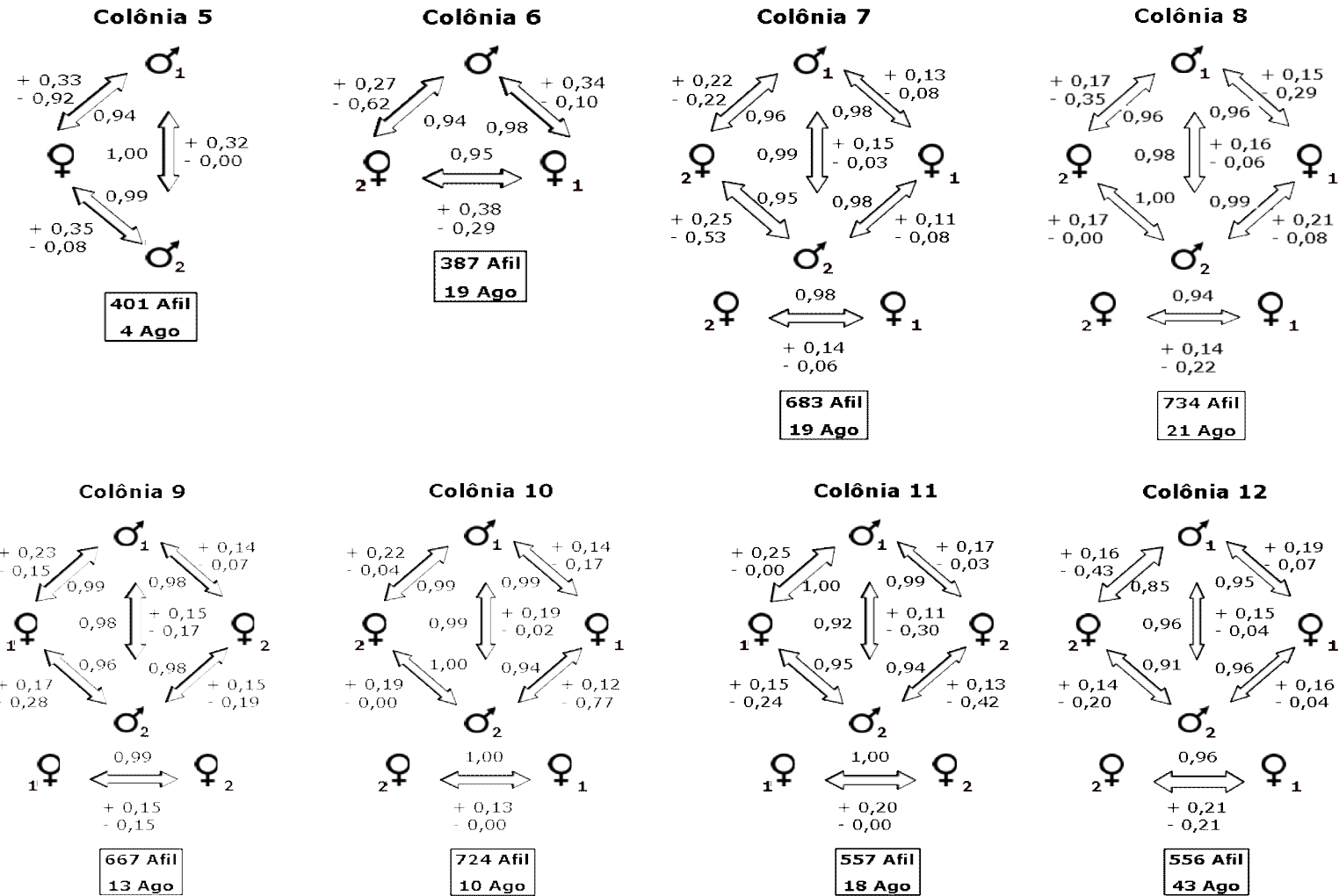


Figura 05: Sociogramas representando a estrutura social formada em cada uma das colônias de *Trinomys iheringi denigratus* (A) e *T. yonenagae* (B). A largura das setas é proporcional à quantidade relativa de interação social que ocorreu entre cada par. Os valores que estão na parte interna do sociograma indicam o Índice de Afiliação. Os demais valores representam: grau de afiliação da interação (assinalados com "+") e grau de agonismo da interação (assinalados com "-"). O quadro na parte inferior da ilustração indica o total de comportamentos afiliativos e agonísticos identificados durante a análise.

## CONCLUSÕES GERAIS

---

1. Valores mais altos para os níveis de agonismo em *Thrichomys apereoides*, e não compartilhados por *Trinomys i. denigratus* e *T. yonenagae*, corroboram a hipótese de que esse caráter é plesiomórfico em *Trinomys*.
2. A associação positiva, entre frequência de interação e grau de afiliação, e frequência de interação e grau de agonismo, em *T. apereoides*, reflete uma instabilidade social nesta espécie. Isto indica, portanto, um padrão de organização solitário na natureza.
3. Indícios de poliginia para *T. apereoides* (p.ex. gravidez das fêmeas de uma mesma colônia) parecem explicar a baixa ocorrência de laços entre macho e fêmea.
4. Os baixos valores da variável “grau de agonismo”, para os pares de machos de *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*, indicam uma redução da agressividade nesses pares como apomorfia para o clado 2.
5. Os altos valores da variável “grau de afiliação”, para os pares de machos e de fêmea e macho de *T. i. denigratus* e *T. yonenagae*, indicam um aumento da afiliação nesses pares como apomorfia para o clado 2.
6. *T. i. denigratus* apresentou valores para o Índice de Afiliação tão altos quanto *T. yonenagae*. Laços entre fêmea e macho parecem ser um possível padrão para essas espécies. Conseqüentemente, alta afiliação e laços entre fêmea e macho parecem ser características do clado 2 de *Trinomys*.
7. *T. yonenagae* parece apresentar um incremento na socialidade, refletido em uma maior frequência de interações afiliativas de contato efêmero que sugerem uma alta tolerância e socialidade entre os indivíduos.
8. Os resultados deste trabalho, em conjunto com as informações disponíveis pra *Trinomys*, sugerem que a socialidade estaria relacionada ao padrão de uso de recursos em área aberta. Essa socialidade mais elevada seria tanto uma exaptação como uma adaptação às dunas, a depender do grau de socialidade referido.

9. A plasticidade fenotípica de *T. yonenagae*, já documentada em estudos de campo e laboratório, foi refletida nas diferentes estruturas sociais formadas nos grupos. Tal plasticidade, talvez esteja relacionada às restrições ecológicas do ambiente, diferente do que tem sido apontado em outras espécies de vertebrados, onde essa flexibilidade está relacionada às variáveis ecológicas.
10. O método, por nós proposto, para acessar estrutura social, parece ser frutífero, já que possibilitou a identificação de uma importante sinapomorfia do clado 2 de *Trinomys*, antes considerada autapomorfia para *T. yonenagae*.