

ALBÉRICO JOSÉ DE MOURA SALDANHA FILHO

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

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

Salvador
2008

38 ALBÉRICO JOSÉ DE MOURA SALDANHA FILHO

39

40

41

42

43

44 **Evolução dos Tipos de Comportamentos**

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

46

47

48

49

50

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

51

52

53

54

Orientador: Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha.

55

56

57

58

59

60

61

62

63

Salvador

64

2007

65

Dedicatória

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

90

A Peu, meus Pais,

91

Alcides, Tia Cici,

92

meus Avós,

93

e Tia Dora.

94

95

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

Biblioteca Central Reitor Macêdo Costa - UFBA

Saldanha Filho, Albérico José de Moura.

Evolução dos tipos de comportamentos sociais em *Trinomys* (Rodentia : Echimyidae) /

Albérico José de Moura Saldanha Filho. - 2008.

73 f. : il.

Inclui anexos.

Orientador : Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha.

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

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

Comissão Julgadora

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

Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha
Orientador

129

130

Agradecimentos

131 A Deus por estar sempre ao meu lado.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

176 Muito obrigado!

Índice

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

INTRODUÇÃO GERAL

190

191

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

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

207 Tais estudos vêm sendo desenvolvidos para vários grupos animais, incluindo
208 mamíferos (Guttman *et al.* 1975; Nevo *et al.* 1975; Livoreil *et al.* 1993; Mandier & Gouat
209 1996; Pellis & Iwaniuk 1999; Nevo *et al.* 2007; Freitas *et al.* 2008), aves (Prum 1990;
210 Edwards & Naeem 1993), peixes (Gittleman 1981), abelhas (Bosch & Rust 2001; Alcock
211 2005) e aranhas (Evans 1998; Japyassú & Viera 2002; Japyassú *et al.* 2003; Pereira *et al.*
212 2004; Japyassú & Macagnan 2004; Japyassú & Jotta 2005).

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

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

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

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

236 Nosso grupo de pesquisa tem se dedicado recentemente à descrição e análise do
237 comportamento de *T. yonenagae* e das demais espécies incluídas no presente estudo.
238 Abaixo, citamos alguns dos trabalhos desenvolvidos por nosso grupo.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

302

303

304

305

306

307

308

309

310 **Referências Bibliográficas (Introdução Geral)**

- 311
- 312 Alcock, J. 2005. *Animal Behavior: Na Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc. 564p.
- 313 Alves, I. M. M. 2005. Análise de unidades comportamentais exibidas por díades de
- 314 *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em laboratório e em situação de pós-captura.
- 315 Monografia. IBIO-UFBA.
- 316 Alves, I. M. M. 2007. O comportamento pode ser modificado em função do tempo de
- 317 permanência em cativeiro? Um estudo de caso com *Trinomys yonenagae* (Rodentia:
- 318 Echimyidae). Dissertação de Mestrado. Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento-UFBA.
- 319 Amorim, D. S. 2005: Fundamentos de sistemática filogenética. Editora Holos. Ribeirão
- 320 Preto-SP.
- 321 Barduke, T. V. 2007. Estudo do Repertório Comportamental e das Sequências
- 322 Comportamentais do rato-de-espinho (*Trinomys iheringi denigratus*) durante Interações
- 323 Sociais Induzidas. Monografia. Instituto de Biologia-UFBA.
- 324 Bejder, L; Fletcher, D & Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of
- 325 social animals. *Animal Behaviour*, 56: 719-725.
- 326 Bosch, J; Maeta Y & Rust, R. A. 2001. Phylogenetic Análisis of Nesting Behavior in the
- 327 Genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavior*, 94: 617-627.
- 328 Carvalho, G. A. S & L. O. Salles. 2004. Relationships among extant and fóssil echimyids
- 329 (Rodentia: Hystricognathi). *Zool. J. Linn. Soc.* 142: 445-477.
- 330 Ebensperger, L. A. 1998. Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as
- 331 study models. *Rev. Chil. Hist. Nat*, 71: 65-77.
- 332 Ebensperger, L. A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta*
- 333 *Ethol*, 46: 115-144.
- 334 Ebensperger, L. A & Cofré, H. 2001. On the evolution of group-living in the New World
- 335 cursorial hystricognath rodents. *Behav. Ecol.* 12: 227-236.

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

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

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

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

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

459 **MANUSCRITO PARA APRECIÇÃO**

460

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

468

469

470

471

472

473

474

475

476

477

478

479

480

481

482

483

484

485

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

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

488

489

490 Albérico J. de M. Saldanha-Filho * ¹; Pedro L. B. da Rocha * ² (autor para

491 correspondência) & El-Hani, C. N * ³.

492

493

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

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

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

497

498 E-mails: ¹ saldanhafilho@gmail.com, ² peurocha@ufba.br,

499 charbel.elhani@pesquisador.cnpq.br

500

501

502

503

504

505

506

507

508

509

510

511 “ **Evolution of the kinds of social behavior in *Trinomys***512 **(Rodentia:Echimyidae)”.**513 **Abstract.**

514 Little is known on how evolutionary changes on behavioral repertoire of species
515 relates to changes in sociality. In this study we compare the expression of types of
516 social behaviors in three species of rodents of the *Trinomys* genus (*T. yonenagae*, *T.*
517 *iheringi denigratus* e *T. minor*) and in *Trichomys apereoides* discussing the evolution
518 of these characteristics in *Trinomys*. For each species we registered from 8 to 12 diadic
519 intra-sexual encounters in a neutral arena (50% between males and 50% between
520 females) and quantified the frequency of exhibition of agonistic and affiliative
521 behaviors. We used a two-way multivariate analysis of variance in order to detect
522 differences in the behavioral repertoire among species and between sexes, followed by
523 a multiple comparison test using the most common behavioral units. We interpreted
524 evolutionarily the data for *Trinomys* based on the polarization methodology by outer
525 group (*Trichomys apereoides*). Our results indicate that: (1) the greater sociality of
526 *Trinomys yonenagae* evolved through the loss and the decrease of the frequency of
527 agonistic behaviors (behaviors of locomotion to attack and run away and of fight),
528 followed by the gain and increase in frequency of affiliative behaviors related to
529 group cohesion and stability (behaviors of social grooming; non aggressive physical
530 contact and potential olfactory recognition); (2) The lower affiliation in *Trinomys*
531 *minor* is related to the evolutionary loss of affiliative behaviours and frequencies
532 (behavior of non aggressive physical contact and potential olfactory recognition) and

533 the gain and increase of frequencies of agonistic behaviors (behaviors of locomotion to
534 attack and run away and exhibition of aggressiveness without contact). The
535 intermediary affiliation of *T. iheringi denigratus* is due to this species' greater
536 tolerance to co-specifics than *Thrichomys apereoides* (outer group) and *Trinomys*
537 *minor*.

538

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

540

541 **Resumo.**

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

558 comportamentos afiliativos relacionados com coesão e estabilidade do grupo
559 (comportamentos de limpeza social; de contato físico não-agressivo e potencial
560 reconhecimento olfatório); (2) a menor afiliação em *Trinomys minor* está relacionada
561 com a perda evolutiva de comportamentos e frequências afiliativas (comportamentos
562 de contato físico não agressivo e de potencial reconhecimento olfatório) e com o
563 surgimento e aumento na frequência de comportamentos agonísticos (comportamento
564 de locomoção para ataque e fuga e exibição de agressividade sem contato). A afiliação
565 intermediária de *T. iheringi denigratus* se deve ao fato dessa espécie ser mais tolerante
566 a co-específicos do que *Thrichomys apereoides* (grupo externo) e *Trinomys minor*.

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

568 **Introdução**

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

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

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

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

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

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

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

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

635

636 **Materiais e Métodos**

637 Espécies Analisadas

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

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

652

653 Coleta e Manutenção

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

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

667 1995). Os exemplares de *Thrichomys apereoides* foram capturados em fevereiro de 2006, em
668 áreas de afloramentos rochosos na Serra de São José (a cerca de 400 m de altitude) localizada
669 no município de Feira de Santana (12°08'S; 39°01'O), em uma área de caatinga antropizada.
670 Os exemplares de *Trinomys iheringi denigratus* foram capturados entre abril e maio de 2005
671 em fragmentos de Mata Atlântica (a cerca de 50 m de altitude) localizados na Fazenda Oitinga,
672 no município de Jaguaripe (13°00'S; 38°01'O). Os exemplares de *Trinomys yonenagae* foram
673 capturados em novembro de 2001 nas dunas localizadas a margem do Rio São Francisco, Vila
674 de Ibiraba (altitude de aproximadamente 480 m, segundo Reis 1976), no município de Barra
675 (10°48'S; 42°50'O). Todas as localidades de coleta estão localizadas na Bahia. Esta é uma área
676 de dunas com baixo índice de cobertura vegetal e a vegetação é formada por árvores e arbustos
677 de pequeno porte e cactáceas (Rocha *et al.* 2004).

678

679 Procedimento experimental

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

690 Para caracterizar os repertórios sociais dos roedores das quatro espécies, realizamos
691 experimentos de encontros de díades. Para *T. iheringi denigratus*, *T. minor* e *Thrichomys*
692 *apereoides*, o tempo transcorrido entre as coletas dos animais e o início dos experimentos
693 variou de 12 horas a 12 dias (em uma base de campo), dependendo do sucesso de captura.
694 Utilizamos os repertórios comportamentais de *T. iheringi denigratus* e *T. yonenagae*,
695 elaborados previamente por pesquisadores do nosso grupo, com base no mesmo protocolo das
696 outras duas espécies. Para os experimentos com *T. yonenagae* foram utilizados animais
697 coletados em campo, mas mantidos em laboratório por um período que variou de 1 a 2 anos¹.
698 Utilizamos nas filmagens, apenas animais adultos e aparentemente saudáveis. De acordo com a
699 literatura, espécies de equimiídeos possuem área domiciliar pequena, com mais de 5 indivíduos
700 por hectare (Fleming 1971; Emmons 1982; Bergallo 1995, 1996), sendo que, para *T.*
701 *yonenagae*, a densidade média encontrada foi de 15,5 indivíduos/ha (Santos 2004). Com isso,
702 em 50% dos experimentos de cada espécie, utilizamos exemplares com alta probabilidade de
703 contato prévio no campo (coletados a menos de 100 metros um do outro), e nos outros 50%,
704 utilizamos exemplares com baixa probabilidade de contato prévio (coletados a mais de 100
705 metros). Já que animais com contato prévio em campo podem exibir comportamentos distintos
706 daqueles que não tiveram esse contato, esse procedimento foi adotado com o objetivo de
707 padronizar o efeito desse fator. Os experimentos foram realizados entre as 21:00 e as 00:00 h,
708 devido ao fato de as espécies desse estudo apresentarem hábito noturno. Cada experimento
709 consistiu de um encontro de 40 minutos entre dois exemplares adultos e do mesmo sexo de
710 uma determinada espécie. Os encontros foram realizados em uma arena neutra (1,0m x 1,0m x
711 0,5m) formada por duas paredes de madeira (opostas) e duas paredes de acrílico (opostas). A

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

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

726 Coleta de dados

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

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

752

753 Análise dos dados

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

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

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

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

783 agregação dos encontros por sexo e por espécie em função da semelhança dos comportamentos
784 exibidos. O NMDS é uma técnica baseada em procedimentos de interação que maximiza a
785 qualidade da representação das distâncias entre objetos (i.e., encontros) de uma matriz
786 multivariada em um espaço de dimensionalidade reduzida e mede essa qualidade com base em
787 uma medida denominada estresse (McCune & Grace 2002). O estresse representa o quanto de
788 informação é perdida ao se reduzir os dados multidimensionais para bidimensionais. Para
789 aplicar a técnica, utilizamos como medida de distância entre objetos a medida de Sorensen, que
790 é uma medida que relativiza e homogeneiza os dados gerando uma escala que varia entre 0 e 1,
791 mantendo as distâncias de menor estresse. Estabelecemos como 500 o número máximo de
792 iterações para obter a melhor solução (a de menor estresse, e como critério de estabilidade da
793 solução alterações menores que 0,19 de estresse ao longo de 500 iterações. Para evitar o
794 problema dos mínimos locais que se refere à produção de ordenação com padrões regulares,
795 fortes e geométricos (McCune & Grace 2002), realizamos 20 análises iniciadas com diferentes
796 configurações. Adicionalmente ao valor do estresse, para avaliar a qualidade da representação
797 das distâncias em duas dimensões, calculamos o valor de coeficiente de correlação de Mantel
798 entre as matrizes de distâncias baseadas na matriz com a dimensionalidade original e a
799 dimensionalidade reduzida (McCune & Grace 2002). Consideramos o nível de significância de
800 0,05.

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

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

817 O teste MANOVA de dois fatores foi realizado usando o software SPSS for Windows
818 13.0 e a análise de NMDS, usando o software PC ORD4

819

820 Resultados

821 Foram detectados, no total, 48 diferentes tipos de comportamentos sociais. Destes, 26
822 (14 agonísticos e 12 afiliativos) foram considerados comuns de acordo com os critérios
823 previamente estipulados (Tabela.1).

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

830 *denigratus* e *Thrichomys apereoides* apresentaram valores intermediários (46 ± 65 e 62 ± 49)
831 (Figura. 1).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

938

939 **Discussão**

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

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

952 comportamentais ritualizadas podem ter função de comunicação. Segundo Streilein (1982b)
953 após uma aproximação com contato naso-nasal, tem início uma luta ritualizada, com os animais
954 na posição vertical. No presente estudo estes comportamentos de luta foram observados e
955 classificados nas subcategorias comportamentais exibição de agressividade sem contato e
956 locomoção para ataque e fuga. Devido ao fato de essa espécie ter sido utilizada como grupo
957 externo, esses comportamentos não puderam ser considerados plesiomórficos ou apomórficos
958 em relação a ela. Foi possível apenas constatar que, dentre as espécies estudadas, a frequência
959 de muitos comportamentos agonísticos foi maior nessa espécie. Esses dados estão de acordo
960 com a literatura que cita essa espécie como sendo territorialista, agressiva (Streilein 1982a, b) e
961 possuindo baixa afiliação (Freitas et al. 2008). Espécies agressivas e territorialistas exibem
962 principalmente comportamentos agonísticos, relacionados com territorialidade e conflitos
963 (Guttman *et al.* 1975), o que foi observado em *Thrichomys*. No presente estudo, muitos dos
964 comportamentos considerados simplesiomórficos foram agonísticos (locomoção para ataque e
965 fuga; exibição de agressividade sem contato e luta). Muitos dos comportamentos de potencial
966 reconhecimento olfatório também foram considerados simplesiomórficos. Estudos realizados
967 até o momento com espécies pertencentes a gêneros aparentados a *Trinomys* indicaram baixa
968 tolerância intra-específica em *Proechimys* (Fleming 1971; Lusty & Seaton 1978; Everard &
969 Tikasingh 1973; Emmons 1982) e *Thrichomys* (Streilein 1982a, b). O compartilhamento com
970 as espécies de *Trinomys* usadas neste estudo de muitos dos comportamentos agonísticos das
971 subcategorias locomoção para ataque, fuga e luta, apóiam o argumento de que a baixa afiliação
972 em *Thrichomys* representa um estado plesiomórfico para equimiídeos terrestres (Freitas et al.
973 2008).

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

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

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

999 O surgimento do comportamento de limpeza social (alolimpeza) no clado 2 e,
1000 principalmente, o aumento desse comportamento em *T. yonenagae* podem estar ligados ao
1001 maior papel social desse comportamento. De acordo com a literatura, o comportamento de

1002 alolimpeza é importante em espécies de mamíferos sociais, pois tem função de comunicação
1003 tátil (Poole 1985), auxiliando na manutenção da estabilidade dos grupos (Mateo 2003) e
1004 aglomeração (Lacey et al. 1991; Bradburry & Vehrencamp 1998; Lacey 2000). Alolimpeza é
1005 comum em animais sociais que vivem em grupo, tais como primatas, cavalos e aves (Bradbury
1006 & Vehrencamp 1998). O mesmo se aplica ao aumento do comportamento contato naso-
1007 auricular em *T. yonenagae*. Nós também observamos esses comportamentos. Manaf (2000) cita
1008 que os indivíduos dominantes mantêm uma série de interações de contato físico afiliativo
1009 (contato naso-auricular e alolimpeza) com subordinados, as quais podem exercer um
1010 importante papel na manutenção da tolerância, coesão e estabilidade do grupo e prevenção no
1011 aparecimento de agressões e reconhecimento de parentes (Mateo 2003). De acordo com Poole
1012 (1985) animais sociais exibem uma maior quantidade de comportamentos afiliativos,
1013 principalmente aqueles relacionados com manutenção das alianças sociais Sachser et al. (1998),
1014 reconhecimento de parentes (Mateo 2003), tolerância, prevenção de agressão, estabilidade e
1015 coesão (Bradbury & Vehrencamp 1998; Manaf 2000, Manaf & Oliveira 2000). Bradbury &
1016 Vehrencamp (1998) também citam que animais sociais empregam uma variedade de
1017 comportamentos afiliativos que são realizados mutuamente e servem para manter relações
1018 pacíficas entre eles, incluindo tocar o nariz, cheirar, aninhamento e lambe a face ou genitais.

1019 Animais que vivem em grupo utilizam diversos mecanismos para reconhecimento e
1020 manutenção da coesão (Bradbury & Vehrencamp 1998). Roedores empregam principalmente o
1021 sentido do olfato na comunicação social (Bradbury & Vehrencamp 1998; Manaf et al. 2003;
1022 Mateo 2003), e espécies subterrâneas utilizam principalmente sinais químicos, visuais e
1023 sísmicos na comunicação (Francescoli 2000). Poole (1985) e Francescoli (2000) citam que os
1024 sinais químicos são de grande importância em grupos de mamíferos sociais, enquanto Roberts
1025 (2007) cita que, em roedores, os sinais químicos têm muitas funções, dentre as quais a de
1026 reduzir a competição e manter o status social. Roberts (2007) cita que, em roedores, a urina e

1027 secreção anal possuem uma grande importância social. A alteração das frequências de
1028 comportamentos de reconhecimento olfatório em *T. yonenagae* (perda do comportamento
1029 contato rostro-caudal e aumento de contato rostro-anal e contato rostro-lombar) deve estar
1030 relacionada ao fato de que, nessa espécie, a glândula anal produz secreções com função social
1031 de reconhecimento individual ou de grupo (Manaf et al. 2003). O aumento observado, em *T. i.*
1032 *denigratus*, do comportamento de reconhecimento olfatório “contato rostro-lombar” também
1033 pode estar relacionado ao reconhecimento químico (Roberts 2007). Aparentemente a função
1034 social da glândula anal surgiu em *T. yonenagae*. Entretanto, como a literatura indica que outras
1035 espécies de equimiídeos consideradas solitárias e territorialistas possuem estruturas similares
1036 (Manaf et al. 2003) seria interessante a realização de estudos para avaliar se o tegumento da
1037 região lombar nessas espécies tem glândulas, e se suas secreções possuem alguma função
1038 social, já que existe registro de roedores que possuem glândulas dorsais com função social
1039 (Randall 1994), e avaliar se, nas espécies supra citadas, a secreção dessa glândula tem função
1040 social.

1041 De acordo com Galewski et al. (2005), o ancestral dos roedores equimiídeos atuais
1042 teria sido um habitante de solo de florestas. Freitas et al. (2008) citam que para *T.*
1043 *yonenagae* e *T. minor*, a vida em ambientes abertos possivelmente representa uma
1044 mudança evolutiva homoplástica a partir do padrão primitivo. Entretanto, em *T. yonenagae*
1045 a conquista de uma área aberta foi acompanhada de um aumento da socialidade (Freitas et
1046 al. no prelo), enquanto que em *T. minor* isso não ocorreu. De acordo com Ebensperger et
1047 al (2006) e Ebensperger & Cofre (2001, 2006) dois fatores evolutivos que selecionaram o
1048 aumento da socialidade em Hystricognathi neotropicais foram à exposição à predação em
1049 habitats mais abertos e a escavação de tocas comunais. O aumento da socialidade em *T.*
1050 *yonenagae* está relacionado com a exploração de áreas abertas (dunas do médio São
1051 Francisco), ao tipo de passo assimétrico (Rocha et al. 2007) e à escavação de tocas

1052 comunais (Rocha 1991; Santos 2004) com conseqüente diminuição do risco de predação.
1053 Esse aumento de socialidade se deu através do ganho e do aumento na freqüência de tipos
1054 de comportamentos afiliativos importantes na manutenção de grupos sociais, e a perda e
1055 diminuição de tipos de comportamentos agonísticos. Por outro lado em *T. minor* a
1056 conquista de uma área aberta (ambiente rochoso), manutenção do tipo simétrico de passo e
1057 a exploração de micro-hábitats protegidos aparentemente não levaram à seleção de um
1058 aumento da socialidade nessa espécie. Em *T. minor* o que ocorreu foi uma perda e
1059 diminuição na freqüência de tipos de comportamentos afiliativos e um ganho e aumento
1060 dos tipos de comportamentos agonísticos. Nosso trabalho indica que a alteração evolutiva
1061 do comportamento em *T. yonenagae* provavelmente se deu através do aumento de
1062 comportamentos afiliativos, importantes na manutenção da tolerância, coesão, estabilidade
1063 do grupo e na prevenção do aparecimento de agressões (Lacey et al. 1991; Lacey 2000;
1064 Mateo 2003), com conseqüente perda e diminuição de comportamentos agonísticas ligados
1065 a ataque, fuga, luta e exibição de agressividade sem contato.

1066

1067

1068

1069

1070

1071

1072

1073

1074

1075

1076

1077 **Referências Bibliográficas**1078 Aguilera, M. 1999. Population ecology of *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). J.

1079 Mammal, 80: 487-498.

1080 Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. Annual Review of Ecology and

1081 Systematics, 5: 325-83.

1082 Allainé, D. 2000. Sociality, mating system and reproductive skew in marmots: evidence

1083 and hypotheses. Behav. Proc. 51: 21-34.

1084 Almeida, C. E. P. 2007. Evolução da Estrutura Social em Roedores Equimiídeos: Estudo com

1085 Colônias em cativeiro. Dissertação de mestrado em andamento. UFBA-BA.

1086 Amorim, D. S. 2005. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Editora Holos. 156p.

1087 Armitage, K. B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia 48:

1088 36-49.

1089 Armitage, K. B. 2007. Evolution of Sociality in Marmots: It Begins with Hibernation. In:

1090 Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P.

1091 W; eds). University of Chicago Press. Pp. 356-367.

1092 Barash, D. P. 1974. The evolution of marmot societies: a general theory. Science 185: 415-

1093 420.

1094 Bejder, L; Fletcher, D & Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of

1095 social animals. Animal Behaviour, 56: 719-725.

1096 Bergallo, H. G. 1995: Comparative life-history characteristics of two species of rats,

1097 *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil.

1098 Mammalia, 59:51-64.

1099 Bergallo, H.G. 1996: The population dynamics of the spiny rat (*Proechimys iheringi*) and1100 the rice rat (*Oryzomys intermedius*) in Southeast Brazil. Ciência e Cultura Journal of the

1101 Brazilian Association for the Advancement of Science, (48): 193-198.

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

- 1126 Everard, C. O. R & Tikashing, E. S. 1973: Ecology of the rodents *Proechimys guyannensis*
1127 *trinitatis* and *Oryzomys capito velutinus*, on Trinidad. J. Mammal. 54: 875-886.
- 1128 Faulkes, C. G & N. C. Bennett. 2007. African Mole-Rats: Social and Ecological Diversity.
1129 In: Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective (Wolff, J. O &
1130 Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 427-437.
- 1131 Feer, F & L. H. Emmons. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide. 2° ed.
1132 The University Chicago Press. 307p.
- 1133 Fleming, T. H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc.
1134 Publ. Mus. Zool. Univ. Mich, 143: 1-77.
- 1135 Francescoli, G. 2000. Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. In:
1136 Life Underground: the biology of subterranean rodents. Lacey, E. A; Patton, J. L &
1137 Cameron, G. N. (Edts.) The University of Chicago Press. Pp: 111-144.
- 1138 Freitas, J. N. S; El-Hani, C. N; Rocha, P. L. B. 2004. Affiliation in the torch tail rat,
1139 *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a sand-dwelling rodent from Brazilian
1140 semiarid Caatinga: evolutionary implications. Revista de Etologia, 5 (2): 61-73.
- 1141 Freitas, J. N; Rocha, P. L. B & El-Hani, C. N. 2008. Affiliation in four echimyid rodent
1142 species based in intrasexual dyadic encounters: evolutionary implications. Ethology, 114:
1143 389-397.
- 1144 Galewski, T; Mauffrey, J. F; Leite, Y. L. R; Patton, J. M & Douzery, E. J. P. 2005.
1145 Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia:
1146 Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. Mol. Phylogenet. Evol. 34: 601-
1147 615.
- 1148 Guilhem, C; Bideau, E; Gerard, J. F & Maublanc, M. L. 2000. Agonistic and proximity
1149 patterns in enclosed mouflon (*Ovis gmelini*) ewes in relation to age, reproductive status
1150 and kinship. Behavioural Processes, 50: 101-112.

- 1151 Guttman, R; G. Naftali & E. Nevo. 1975. Aggression patterns in three chromosome forms
1152 of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Animal Behaviour* 23: 485-93.
- 1153 Hare, J. F & Murie, J. O. 2007. Ecology, kinship, and ground squirrel sociality: insights
1154 from comparative analyses. Pp: 345-355. In: *Rodent societies: an ecological &*
1155 *Evolutionary Perspective*. Wolff, J & Sherman, P. W. The University of Chicago Press.
- 1156 Harvey, P. H & Pagel, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*.
1157 Oxford University Press, Oxford.
- 1158 Honeycutt, R. L; Frabotta, L. J & Rowe, D. L. 2007. Rodent Evolution, Phylogenetics and
1159 Biogeography. In: *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective* (Wolff, J.
1160 O & Sherman, P. W; org). The University of Chicago Press. 8-23.
- 1161 Hoogland, J. L. 2007. Alarm Calling, Multiple Mating, and Infanticide among Black-
1162 Tailed, Gunnison's, and Utah Prairie Dogs. In: *Rodent Societies: An Ecological and*
1163 *Evolutionary Perspective* (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago
1164 Press. Pp. 438-450.
- 1165 Japyassú, H. F & Viera, C. 2002. Predatory plasticity in *Nephilengys Cruentata* (Araneae:
1166 Tetragnathidae): relevante for phylogeny reconstruction. *Behaviour*, 139: 529-544.
- 1167 Japyassú, H. F & Jotta, E. G. 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina* Levi
1168 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota*
1169 *Neotropica*, 5: 1-15.
- 1170 Jarvis, J. U. M. Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat
1171 colonies. 1981. *Science* 212: 571-73.
- 1172 Jarvis, J. U. M & N. C. Bennett. 1993. Eusociality has evolved independently in two
1173 genera of bathyergid mole-rats – but occurs in no other subterranean mammal. *Behavioral*
1174 *Ecology and Sociobiology* 33: 253-60.

- 1175 Lacey, E. A; Alexander, R. D; Braude, S. H; Sherman, P. W; & Jarvis, J. U. M. 1991. An
1176 Ethogram for the Naked Mole-rat: Nonvocal Behaviors. In: The Biology of the Naked
1177 Mole-Rat (Sherman, P. W; Jarvis, J. U. M & Alexander, R. D; eds). Princeton University
1178 Press.
- 1179 Lacey, E. A. 2000. Spatial and Social Systems of Subterranean Rodents. In: Life
1180 Underground: the biology of subterranean rodents (Lacey, E. A; Patton, J. L & Cameron,
1181 G. N; eds). University of Chicago Press. Pp: 257-296.
- 1182 Lacey, E. A & Solomon, N. G. 2003. Social biology of rodents: trends, challenges and
1183 future directions. *Journal of Mammalogy*, 84 (4): 1135-1140.
- 1184 Lacey, E. A & Wieczorek, J. R. 2003. Ecology of sociality in rodents: a ctenomyid
1185 perspective. *Journal of Mammalogy*, 84 (4): 1198-1211.
- 1186 Lacey, E. A & P. W. Sherman. 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: *Rodent
1187 Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (Wolff, J. O & Sherman, P. W;
1188 eds). University of Chicago Press. Pp. 243-254.
- 1189 Lara, M. C; Patton, J. L & Silva, M, N. F da. 1996. The simultaneous diversification of
1190 South American echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b
1191 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 5. n° 2. Pp: 403-413.
- 1192 Lara, M. C & Patton, J. L. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus
1193 *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of
1194 Linnean Society*, 130: 661-686.
- 1195 Leal-Mesquita, E. R; Yonenaga-Yassuda, Y; Chu, T. H & Rocha, P. L. B. 1992.
1196 Chromosomal characterization and comparative cytogenetic analysis of two species of
1197 *Proechimys* (Echimyidae: Rodentia) from the Caatinga domain of the State of Bahia,
1198 Brazil. *Caryologia*, vol. 45 (2): 197-212.

- 1199 Lehner, P. N. 1996. Handbook of ethological methods. Cambridge University Press. 2^a ed.
1200 672p.
- 1201 Leite, Y. L. R & Patton, J. L. 2002. Evolution of South American spiny rats (Rodentia,
1202 Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. Molecular Phylogenetics and
1203 Evolution. 25: 455-464.
- 1204 Livoreil, B; Gouat, P & Baudoin, C. 1993. A comparative study of social behaviour of two
1205 sympatric ground squirrels (*Spermophilus spilosoma*, *S. mexicanus*). Ethology, 93: 236-
1206 246.
- 1207 Lorenz, K. 1995. Os fundamentos da etologia. São Paulo. Editora da Universidade
1208 Estadual Paulista. 147p.
- 1209 Lusty, J. A & Seaton, B. 1978. Oestrus and evolution in the casiragua *Proechimys guairae*
1210 (Rodentia: Hysthricomorpha). J. Zoo. 184: 255-265.
- 1211 McCune, B & Grace, J. B. 2002 Analysis of Ecological Communities. MjM Software
1212 Design. 300p.
- 1213 MacDonald, D. W; E. A. Herrera & A. B. Taber. 2007. Social Organization and Resource
1214 Use in Capybaras and Maras. In: Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary
1215 Perspective (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 393-
1216 402.
- 1217 Magnusson, W. E & Mourão, G. 2003. Estatística sem matemática: a ligação entre as
1218 questões e a análise. Editora Planeta. 126p.
- 1219 Manaf, P & Oliveira, E. S. 2000. Behavioural repertoire of *Proechimys* [*Trinomys*]
1220 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. Rev. Etol. 1 (2): 3-15.
- 1221 Manaf, P. 2000. Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys*
1222 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro. Dissertação de mestrado. Universidade
1223 de São Paulo. 114p.

- 1224 Manaf, P; Brito-Gitirana, L & Oliveira, E. S. 2003. Evidence of chemical communication
1225 in the spiny rat *Trinomys yonenagae* (Echimyidae): anal scent gland and social
1226 interactions. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1138-1143.
- 1227 Mandier, V & Gouat, P. 1996. A laboratory study of social behaviour of pairs of females
1228 during the reproductive season in *Spermophilus spilosoma* and *Spermophilus mexicanus*.
1229 *Behavioural Processes*, 37: 125-136.
- 1230 Nevo, E; G. Naftali & R. Buttman. 1975. Aggression patterns and speciation. *Proceedings*
1231 *of the National Academy of Science (USA)* 72: 3250-54.
- 1232 Nevo, E. S. Simson; G. Heth & A. Beiles. 1992. Adaptive pacifistic behaviour in
1233 subterranean mole rats in the Sahara Desert, contrasting to and originating from
1234 polymorphic aggression in Israeli species. *Behaviour* 123: 70-76.
- 1235 Nevo, E. 2007. Evolution of Pacifism and Sociality in Blind Mole-Rats. In: : *Rodent*
1236 *Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (Wolff, J. O & Sherman, P. W;
1237 eds). University of Chicago Press. Pp. 291-302.
- 1238 Nowak, R. M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vol. I e II. The Johns Hopkins
1239 University Press. 1936p.
- 1240 Owings, D. H & R. G. Coss. 2007. Social and Antipredator Systems: Intertwining links in
1241 Multiple Time Frames. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*
1242 (Wolff, J. O & Sherman, P. W; eds). University of Chicago Press. Pp. 305-316.
- 1243 Pessôa, L. M & Strauss, R. E. 1999. Cranial size and shape variation, pelage and bacular
1244 morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, *Proechimys albispinus* (Is.
1245 Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil. *Bonn. Zoo. Beitr* (48): 3-4.
- 1246 Poole, T. 1985. *Social Behaviour in Mammals*. Chapman and Hall. New York.

- 1247 Powell, R. A & Fried, J. J. 1992. Helping by juvenile pine voles (*Microtus pinetorum*),
1248 growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociality. *Behav.*
1249 *Ecol.* 3: 325-333.
- 1250 Randall, J. A. 1994. Convergences and divergences in communication and social
1251 organization of desert rodents. *Aust. J. Zool.*, 42: 405-433.
- 1252 Reis, S. F & Pessôa, L. M. 1995. *Proechimys albispinus minor*, a new subspecies from the
1253 state of Bahia, northeastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). *Z. Säugetierkunde*, 60: 237-
1254 242.
- 1255 Rios, V. P. 2005. Sequências comportamentais exibidas por díades de *Trinomys*
1256 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em situação de cativeiro e análise de séries temporais
1257 de comportamentos utilizando modelagem computacional. Monografia. Universidade
1258 Federal da Bahia. 90.
- 1259 Rios, V. P; Neves, E. S; El-Hani, C. N & Rocha, P. L. B. 2003. Descrição do repertório
1260 comportamental de *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e avaliação das
1261 diferenças entre os sexos em situação de cativeiro. Resumo, Congresso Brasileiro de
1262 Ecologia, Fortaleza-CE. 355-356.
- 1263 Roberts, S. C. Scent marking. 2007. Pp: 255-266. In: *Rodent Societies: an Ecological &*
1264 *Evolutionary Perspective*. Wolff, J. O & Sherman, P. W. The University of Chicago Press.
- 1265 Rocha, P. L. B. 1991. Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys*
1266 (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco na Caatinga. USP.
1267 Dissertação de Mestrado. IB-USP. 119p.
- 1268 Rocha, P. L. B. 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia:
1269 Echimyidae) from fossil sand dunes in Brazilian Caatinga. *Mammalia*, 59: 537-550.

- 1270 Rocha, P. L. B; Queiroz, L. P de & Pirani, J. R. 2004. Plant species and habitat structure in
1271 a sand field in the Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring na endemic
1272 biota. *Revista Brasil. Bot*; V. 27, n. 4: 739-755.
- 1273 Rocha, P. L. B; Renous, S; Abourachid, A & Höfling, E. 2007. Evolution toward
1274 asymmetrical gaits in neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring
1275 adaptation. *Can. J. Zool.* 85: 709-717.
- 1276 Sachser, N; Dürschlag, M & Hirzel, D. 1998. Social relationships and the management of
1277 stress. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 23. n° 08: pp.891-904.
- 1278 Santos, J. W. A. 2004. Ecologia da socialidade do roedor psamófilo *Trinomys yonenagae*
1279 (Rodentia: Echimyidae) em uma área das dunas do rio São Francisco na Caatinga.
1280 Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo-USP.
- 1281 Sena, E. N. 2004. Diferenças sexuais do repertório comportamental de *Trinomys*
1282 *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) e seqüências comportamentais exibidas por díades de
1283 fêmeas em situação de cativeiro. Monografia. Universidade Federal da Bahia. 56p.
- 1284 Sherman, P. W; J. U. M. Jarvis & R. D. Alexander (Eds). 1991. The biology of the naked
1285 mole-rat. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- 1286 Sibbald, A. M; Elston, D. A; Smith, D. J. F & Erhard, H. W. 2005. A method for assessing
1287 the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep.
1288 *Applied Animal Behaviour Science*, 91: 57-73.
- 1289 Streilein, K. E. 1982a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (I).
1290 Climate and faunal composition. *Annals of Carnegie Museum*. Pittsburgh. 79-107p.
- 1291 Streilein, K. E. 1982b. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. (V).
1292 Agonistic behavior and Overview. *Annals of Carnegie Museum*. Pittsburgh. 345-369p.
- 1293 Tang-Martínez, Z. 2003. Emerging themes and future challenges: forgotten rodents,
1294 neglected questions. *J. Mammal*, 84: 1212-1227.

- 1295 Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. New Jersey, Prentice Hall.
- 1296 Whitehead, H. 1997. Analysing animal social structure. *Anim. Behav.*, 53: 1053-1067.
- 1297 Wolff, J. O & Sherman, P. W. 2007. Rodent Societies as Model Systems. In: *Rodent*
- 1298 *Societies: Na Ecological & Evolutionary Perspective* (Wolff, J. O & Sherman, P. W;
- 1299 *org.*). The University of Chicago Press. 3-7.
- 1300
- 1301
- 1302
- 1303
- 1304
- 1305
- 1306
- 1307
- 1308

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

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

1309

1310 Tabela 01 - Comportamentos sociais comuns exibidos por *Thrichomys apereoides*, *T. i. denigratus*, *T. minor* e *T. yonenagae*, em díades intra-
1311 sexuais. Os comportamentos estão classificados de acordo com as categorias e subcategorias descritas no texto. As descrições dos
1312 comportamentos são baseadas em dados publicados previamente, em dados não publicados e no presente trabalho (última coluna).

1313

1314

1315

1316

1317

1318

1319

1320

1321

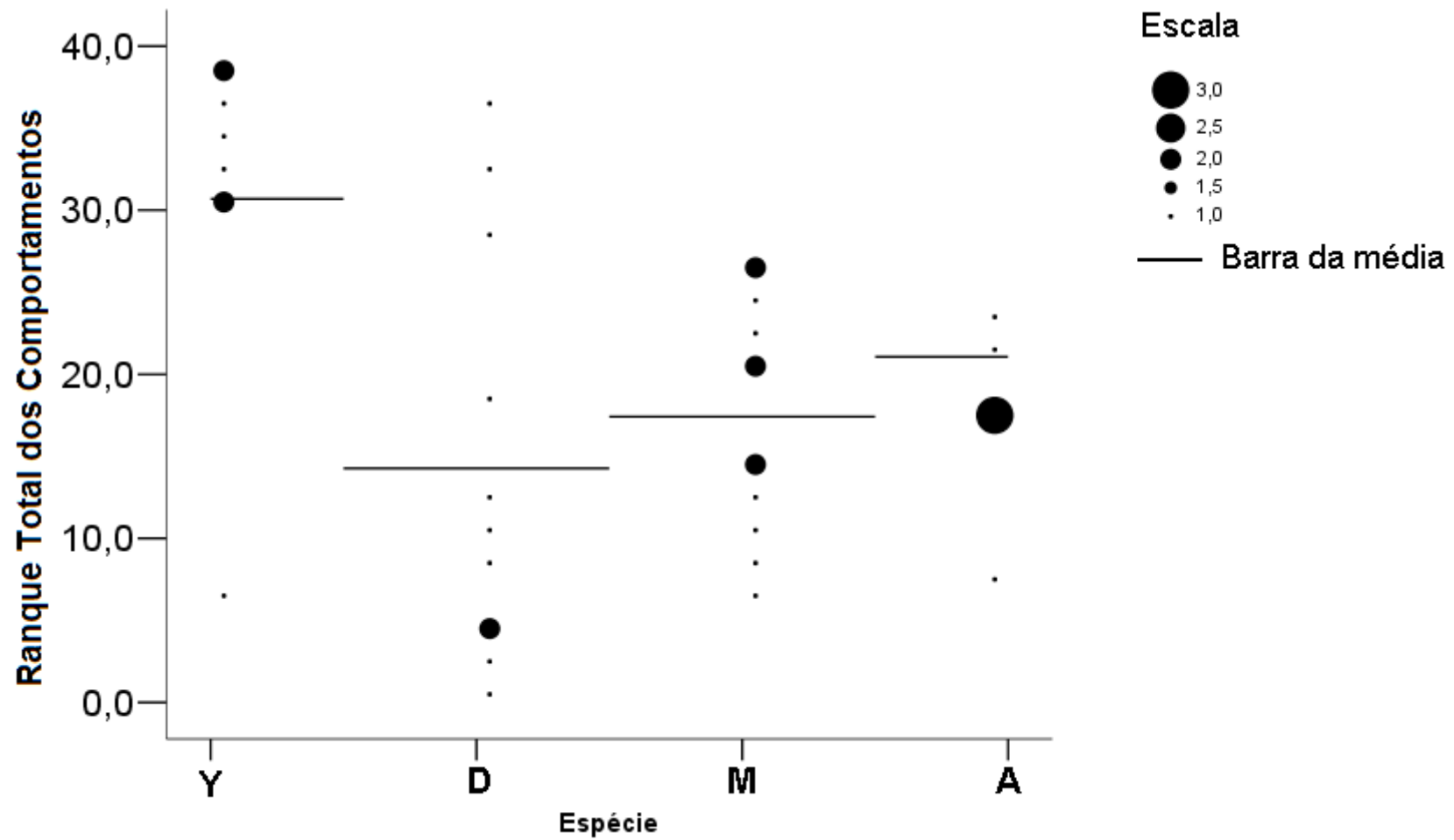
1322

1323

1324

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

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



32

33

34 Figura 01. Gráfico de dispersão, com o padrão dos dados coletados, baseado na freqüência total dos comportamentos exibidos pelas díades.

35 Pontos maiores da escala representam díades com maior exibição de tipos de comportamentos Legenda: Y = *T. yonenagae*; D = *T. i.*

36 *denigratus*; M = *T. minor* e A = *Thrichomys apereoides*.

37

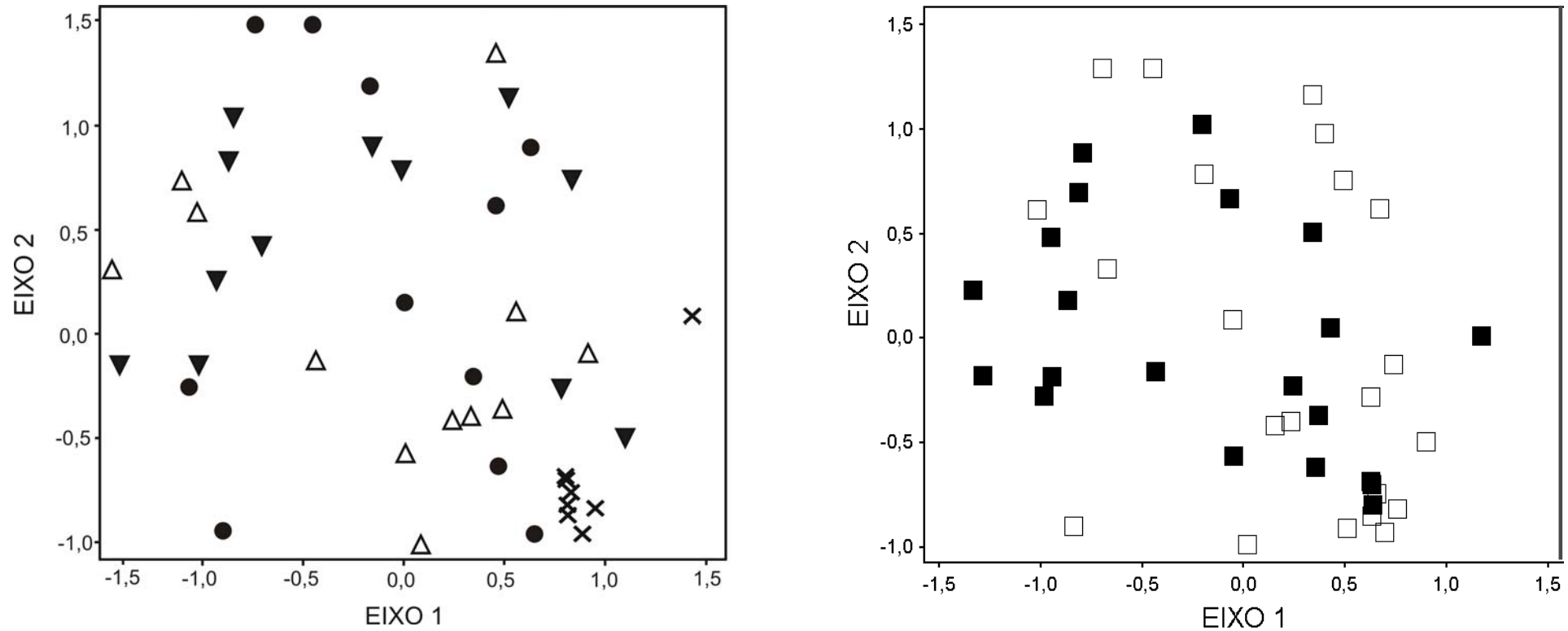
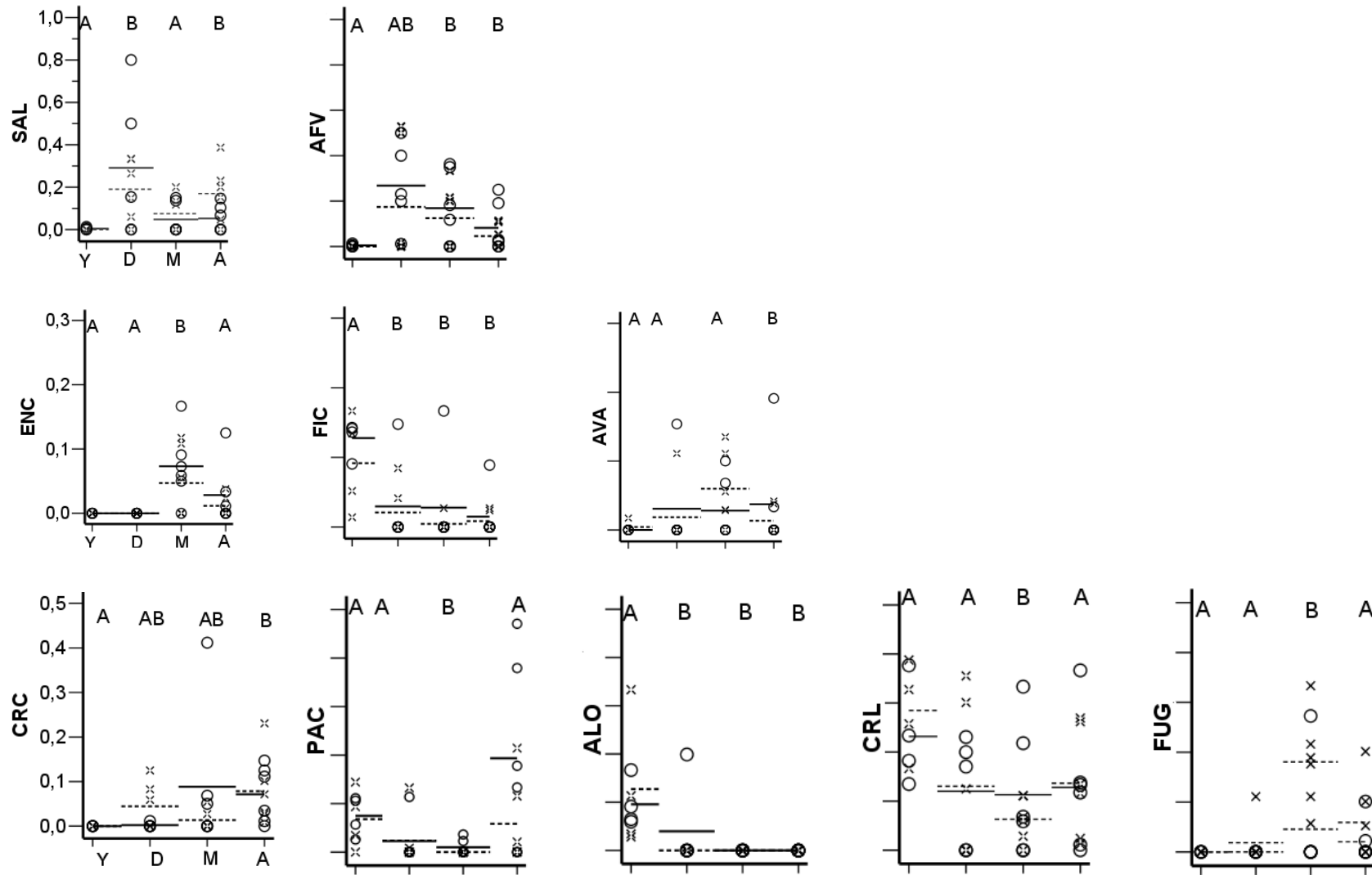
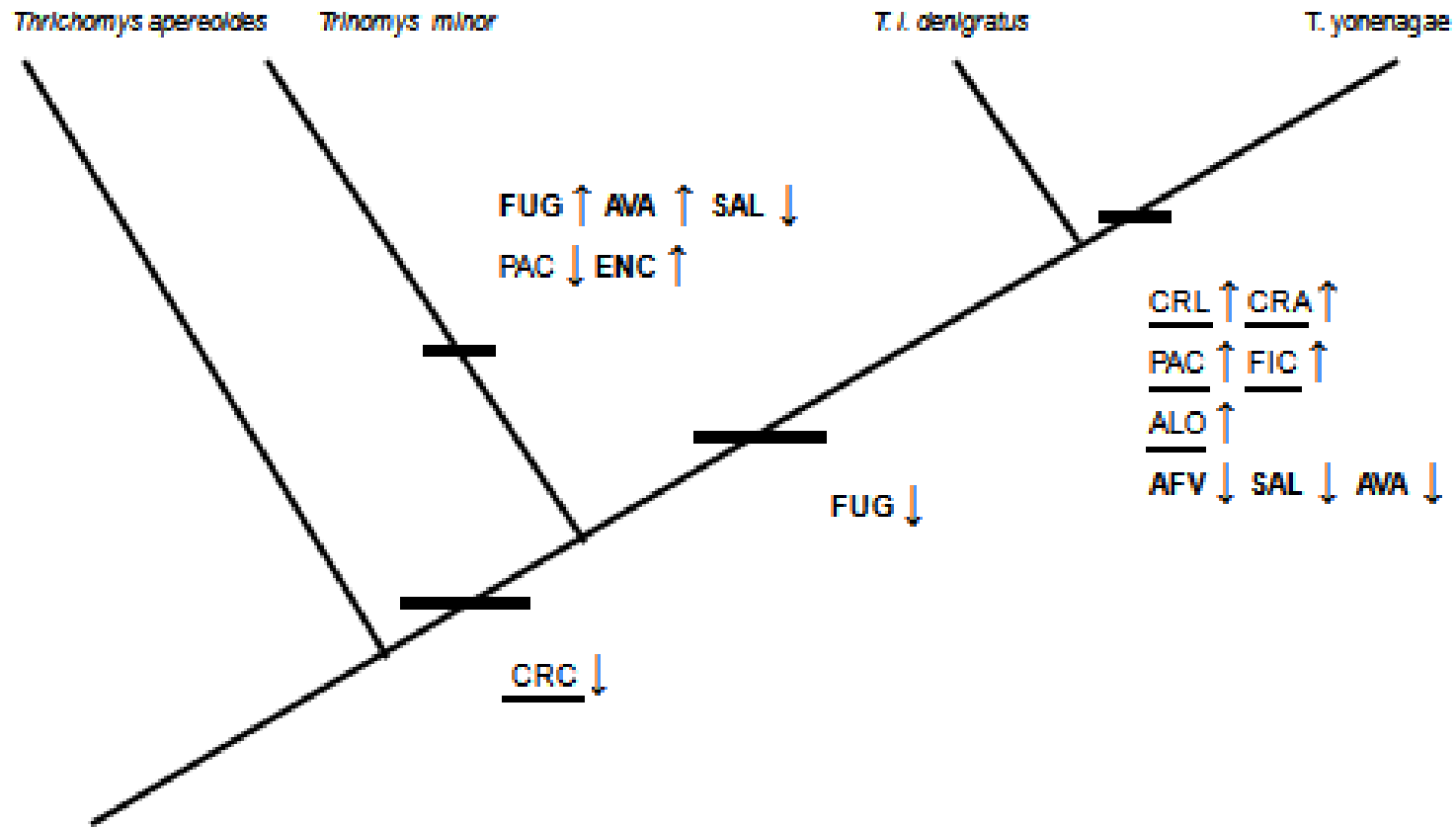


Figura 02: Representações bidimensionais das distâncias entre os encontros de *Thrichomys apereoides*, *T. i. denigratus*, *T. minor* e *T. yonenagae*, considerando-se as semelhanças entre as proporções dos comportamentos exibidos. À esquerda, dispersão das espécies (X – *T. yonenagae*; ● – *T. denigratus*;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



51
52
53
54
55
56
57
58
59
 Figura 03- Frequências relativizada dos comportamentos de roedores com diferenças estatisticamente significativas. Siglas dos comportamentos conforme tabela 1. Y = *T. yonenagae*; D = *T. i. denigratus*; M = *T. minor* e A = *T. apereoides*; O = fêmeas e X = machos. Barras das médias: ----- = fêmeas, - - - - - = machos. Espécies com frequências estatisticamente semelhantes foram colocadas nos grupos A ou B, e aquelas com frequência estatisticamente intermediária entre A e B, foram colocadas no grupo AB.

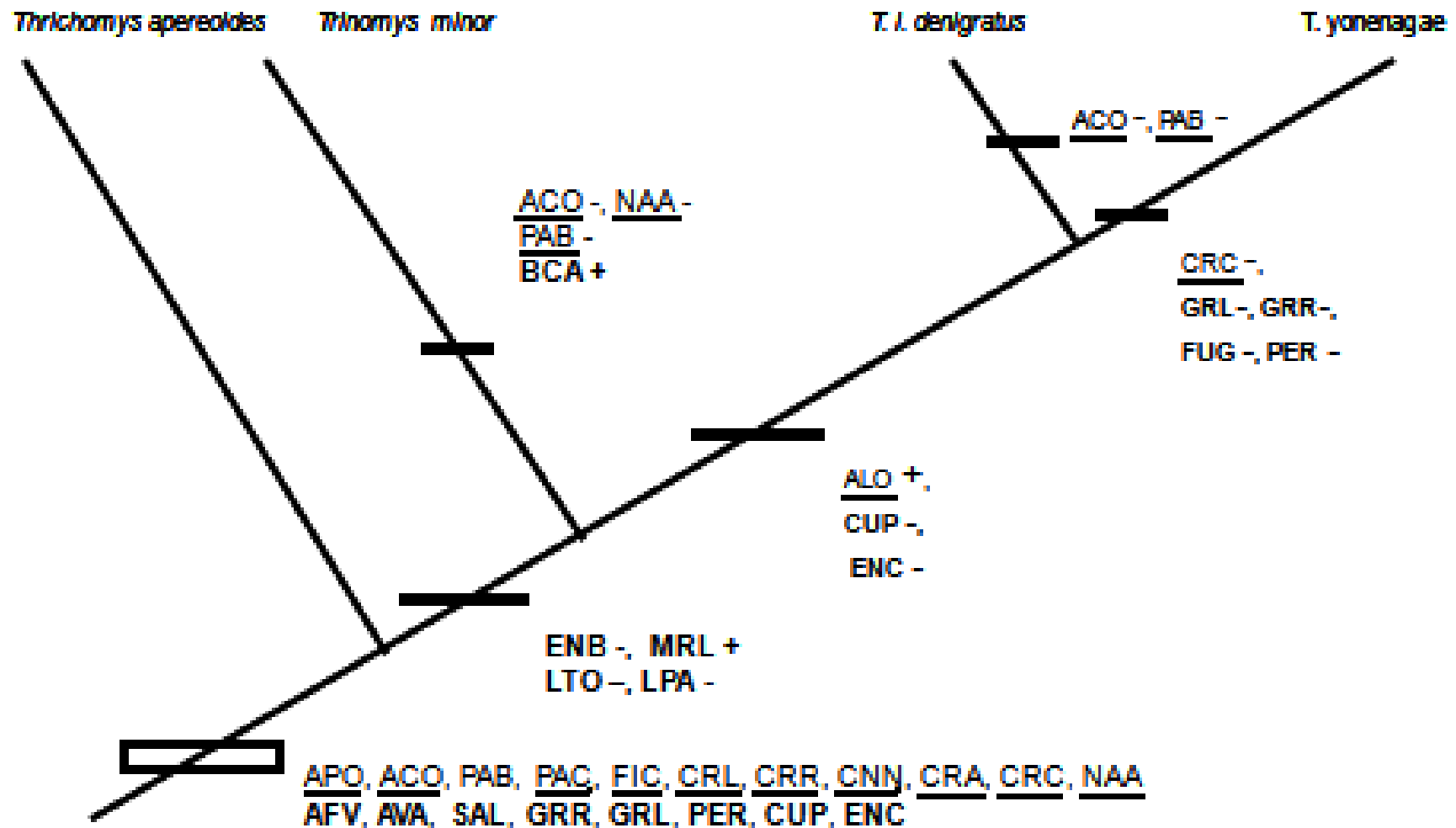


72

73

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

77

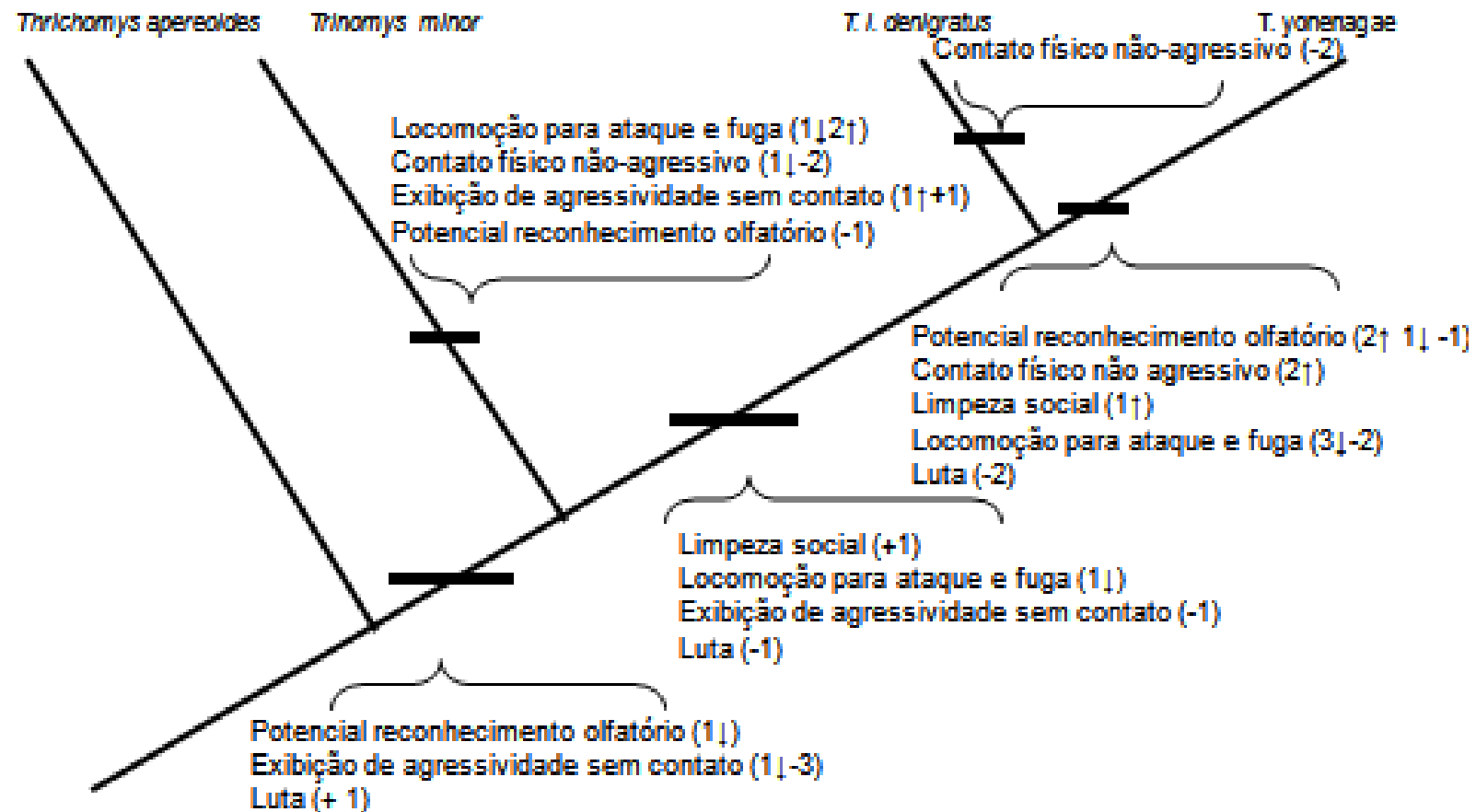


78

79

80

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



1381

1382 Figura 06- Filogenia com as subcategorias comportamentais baseadas no surgimento (+) e desaparecimento (-) e nas frequências (↑ = aumento e ↓ = diminuição)

1383 de exibição dos comportamentos para três espécies de *Trinomys* usando *T. apereoides* como grupo externo. Códigos dos comportamentos segundo tabela 1.

1384 Filogenia baseada Galewski et al. 2005; Lara & Patton 2000.

Conclusão geral

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

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

Anexo

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

<http://www.blackwellpublishing.com/submit.asp?ref=0179-1613&site=1>,

acessado em 26 de novembro de 2007).

Ethology

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

Edited by:

Michael Taborsky (Editor-in-Chief)

Print ISSN: 0179-1613

Online ISSN: 1439-0310

Frequency: Monthly

Current Volume: 113 / 2007

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

Impact Factor: 2.245

[Top](#) Author Guidelines

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

1. General

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

Pre-submission English-language editing

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

2. Submission and Acceptance of Manuscripts

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

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

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

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

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

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

3. Requirements for Manuscripts

3.1 Content

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

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

3.2 Format

Initial submission

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

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

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

Final submission

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

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

For further information please consult

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

3.3 Length

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

3.4 Units, Abbreviations and Nomenclature

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

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

3.5 Illustrations and Tables

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

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

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

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

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

3.6 References

References in Articles

We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

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

Reference Manager reference styles can be searched for here:

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

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

References should be formatted as in the following examples:

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

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

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

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

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

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

4. Copyright Assignment

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

5. Proof Correction

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

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

6. Online Early

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

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

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

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

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

7. Offprints

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

8. Book Reviews

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

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

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

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

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

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

9. Author Services

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

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

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

Last update: January 2007
