USP – UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

PÓS-GRADUAÇÃO EM NEUROCIÊNCIAS E COMPORTAMENTO

BRUNO GARCIA SIMÕES FAVARETTO

**Marcação por urina como *trade-off* em ambiente árido: estudo em cativeiro com o
rabo-de-facho**

Ribeirão Preto – SP

2015

BRUNO GARCIA SIMÕES FAVARETTO

**Marcação por urina como *trade-off* em ambiente árido: estudo em cativeiro com o
rabo-de-facho**

(Versão Original)

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia – USP,
como requisito para obtenção do título de Mestre em
Neurociência e Comportamento, sob orientação da Prof^a
Dr^a Elisabeth Spinelli de Oliveira.

Ribeirão Preto – SP

2015

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTES
TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO,
PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Favaretto, Bruno Garcia Simões.

Marcação por urina como *trade-off* em ambiente semiárido: estudo em cativeiro com o rabo-de-facho / Bruno Garcia Simões Favaretto; orientadora Elisabeth Spinelli de Oliveira. -- São Paulo, 2015.

63 f.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Neurociências e Comportamento) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Marcação 2. Equimídeos 3. Comunicação química 4. Coesão social I. Título.

QL737.R666

Nome: FAVARETTO, Bruno Garcia Simões

Título: Marcação por urina como *trade-off* em ambiente árido: estudo em cativeiro com o rabo-de-facho

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como requisito necessário para obtenção de título em Mestre em Neurociência e Comportamento. Qualquer citação atenderá as normas da ética científica.

Dissertação apresentada em ____/____/____

Aprovado em:

Banca Examinadora

Orientadora Prof^a. Dr^a. Elisabeth Spinelli de Oliveira

1º Examinador Prof^a. Dr^a. Patrícia Ferreira Almada-Monticelli

2º Examinador Dr. Dilmar. Alberto Gonçalves de Oliveira

Dedico este trabalho aos amantes do
comportamento animal e aos rabos-de-facho.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, que me geraram e sempre investiram em mim, valorizando em especial minha educação, acreditando ser este o mais poderoso caminho para mudar realidades. Ainda, sempre me incentivaram a buscar excelência em minhas tarefas. Em especial ao meu pai, David Natal Favaretto Filho, que foi essencial na realização deste projeto.

Aos meus amigos, que fizeram os momentos difíceis mais tênues, e os momentos alegres mais ricos. Prefiro não nomeá-los, por medo de esquecer alguém, erro pelo qual eu nunca iria me perdoar. Sem amigos, vida nenhuma tem graça.

Aos meus professores, desde os que não mais recordo o nome, que o passado me fez esquecer, até os recentes, seja pelos bons ou pelos maus exemplos. A educação, sem o professor, é como um voo sem asas.

À Larissa Daniele Dias, pelo conforto, pela paciência, pelas conversas, pela ajuda que sequer consigo me lembrar, tamanha que foi.

À minha orientadora Prof^a Dr^a Elisabeth Spinelli de Oliveira, pelos momentos de paciência devotados a mim e ao grupo, durante os quais compartilhou sua vasta experiência, a qual não encontro em livro algum.

Aos meus colegas de trabalho (LECO e PEIC) pelo apoio, pela ajuda, pela colaboração, pelas dicas e críticas, pelos ensinamentos e pelos momentos de crescimento.

Ao prof. Dr. Wagner Ferreira dos Santos, pelo auxílio com o fornecimento de material e pelas boas conversas de corredor.

À bioterista Thalita Riul Prado, pelo esforço de tornar o ambiente de trabalho digno, organizado, limpo e pelo seu cuidado com os animais.

À técnica Ana Paula dos Santos, pelo auxílio no dia-a-dia do laboratório.

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras (FFCLRP – USP RP), que me forneceu infraestrutura, formação e a oportunidade para realizar meu projeto.

Ao Instituto de Psicologia (IP - USP SP), que me forneceu oportunidade, formação e credibilidade para eu realizar meu projeto.

Aos funcionários da FFCLRP e do IP, pela manutenção do local e pelo auxílio com informações e equipamentos. Em especial, à secretária do programa de Pós-Graduação de Neurociências e Comportamento, Maria Clarice Ferreira da Silva, pela paciência e pelas informações que me pouparam muito tempo e esforço.

Ao CNPq, pela credibilidade e pelo auxílio em forma de Bolsa de Mestrado, essencial para minha manutenção e possibilitando a realização do meu projeto.

Aos grandes sábios da filosofia e da ciência, cujas simples frases e palestras dizem mais do que estantes de livros.

RESUMO

FAVARETTO, B.G.S. **Marcação por urina como *trade-off* em ambiente semiárido: estudo em cativeiro com o rabo-de-facho**. 2015. 63 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

A urina é importante na comunicação olfativa de mamíferos, especialmente em roedores: apresenta baixo custo e contém metabólitos potencialmente informativos. Possibilita que o receptor avalie características do emissor (p. ex. espécie, sexo, idade, *status* de dominância e de saúde, receptividade sexual e o tempo da emissão) a partir da urina encontrada. O balanço hídrico, no entanto, pode ser desvantajoso com o uso da urina na marcação por animais de ambientes xéricos e quentes, já que existe um *trade-off* entre o volume de água acessível/ingerido e o emitido na micção/marcação, com pressão seletiva a favor da economia hídrica. Nestes casos pode ocorrer redução na emissão de volume com consequente limitação do uso da marcação por urina. *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995) (Rodentia, Echimyidae) é altamente afiliativa, endêmica da Caatinga, e pertencente a um gênero de ancestral silvícola, cuja maioria das espécies apresenta fidelidade a ambientes florestados. Produz urina de média osmolaridade e de volume semelhante ao de espécies silvícolas do gênero, embora viva em um paleodesserto de temperatura elevada. Nesse contexto hipotetizamos que *T. yonenagae* faz uso de marcação por urina, uma estratégia importante para roedores sociais, explorando favoravelmente a restrição filogenética (produção de urina de média osmolaridade) imposta por sua ancestralidade. O padrão de deposição de urina e de fezes de *T. yonenagae* (n=10) e da espécie-irmã, *Trinomys setosus* (n=10), de ambiente florestado, foi visualizado sob luz ultravioleta (UV), em sessões individuais (24h), em gaiolas-padrão (40x33x16cm), forradas com papel de filtro. O mesmo procedimento foi usado nas investigações posteriores - a quantificação do número de fezes e das marcas de urinas, com estimativas do volume de marcação ($VUt = \mu L \text{ total/sessão e } \mu L/\text{marca}$) - em *T. yonenagae* pré-pubertal (32 a 76d, n=10) e em adultos (um a 11 anos, n=21), de ambos os sexos, em sessões (10min) individuais e em contexto social. Nesse caso os rabos-de-facho adultos foram pareados em compartimentos adjacentes (caixa de 40x30x26cm), com um coespecífico de mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e de sexo oposto, desconhecido. Qualitativamente as espécies-irmãs apresentam padrão de disposição de urina semelhantes, provavelmente herdados do ancestral silvícola comum. Há depósitos de dois tipos: marcas grandes, nos cantos da gaiola, e marcas pequenas, distribuídas na área central. Em *T. yonenagae*, as marcas grandes ($VUt=3,00-750,00\mu L$, $6,67\pm 4,30\%$ do volume urinário diário), correlacionam-se significativamente ($Pearson=0,41$; sig.<0,00) com a deposição de fezes, sugerindo deposição de latrina; o VUt das marcas pequenas é de 0,01 a 0,05 μL . O número de marcas pequenas mais elevado, entre os sujeitos que urinaram, foi de ♀ quando pareadas com ♀ conhecidas (ANOVA um fator, $F=3,70$ sig.<0,00), sugerindo coesão social em ♀, e associado a um pequeno investimento hídrico. Observou-se também depósitos de secreções da Glândula Harderiana (GH), que não se correlacionaram com nenhuma das variáveis analisadas. Não ocorreram diferenças estatisticamente significantes nas demais comparações feitas. Em condição solitária, 80% dos indivíduos adultos marcaram (latência <5min), enquanto que o grupo de 26-41d apenas dois sujeitos marcaram. O VUt correlacionou-se com a idade positivamente ($Pearson=0,64$; sig.=0,05), entre os indivíduos jovens, e negativamente entre os adultos ($Pearson=-0,39$; sig.<0,00), o que sugere que a marcação por urina possa ser hormônio-dependente, como ocorre em outras espécies de roedores. A limitação ao acesso à água no ambiente natural dos rabos-de-facho parece

não ter se sobreposto aos fatores de ancestralidade e comunicação social na modulação do comportamento de marcação por urina em *T. yonenagae*, especialmente para fêmeas que ocupam papel diferenciado na hierarquia social do grupo. O trabalho também salienta a ausência de hierarquia linear nos rabos-de-facho, como anteriormente relatado, e evidencia a presença de atividade da GH, abrindo nova linha de estudos fisiológicos e comportamentais dessa glândula em ratos-de-espinho.

Palavras-chave: marcação, equimídeos, comunicação química, coesão social

ABSTRACT

FAVARETTO, B.G.S. **Urine marking as trade-off in semi-arid environment: captivity study with *rabo-de-facho***. 2015. 63 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

Urine is important in olfactive communication in mammals, especially in rodents: its presents low costs and had potentially informatives metabolites. The urine enables the sender to transmit informations about itself (p. ex. species, sex, age, dominance and health status, sexual receptivity, and time of deposit). The water balance, however, can be disadvantageous with the use of urine marking in xeric and hot environments, because there is a trade-off between the amount of water available/ingested and delivered in urination/markings, with pressure selective in favor of the water economy. In these cases there may be a reduction in emission of the volume with consequent limitation of the use of the urine in marking. *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995) (Rodentia, Echimyidae) is highly affiliative, endemic in the Caatinga, and belongs to a genus of forestry ancestral, which most of species have congruence with forested environments. The rabo-de-facho produces urine with medium osmolarity and volume similar to that of forestry species in the genus, although lives in a high temperature paleodesert. In this context we hypothesized that *T. yonenagae* marks with urine, an important strategy for social rodents, and explore favorably the phylogenetic constraint (production of medium osmolarity urine) imposed by their ancestral. The pattern of urine and feces deposition of *T. yonenagae* (n=10) and of the sister-species, *Trinomys setosus* (n=10), of forested environment, was visualized under ultraviolet light (UV) in individual sessions (24h) in house-cages (40x33x16cm), with the floor covered with filter paper. The same procedure was used in further investigations – quantification of the number of feces and of the urine marks, with estimation of the urine volume (VUt = μL total/session and μL /mark) – in pre-puebertal (32 to 76d, n = 10) and adults (one to 11 years, n = 21) *T. yonenagae*, of both sexes, in 10min sessions under individual and social context. The adults in social context was pared, in an adjacent compartments (of 40x30x26cm box), with a same-sex conspecific, known and unknown, and opposite, sex unknown. Qualitatively, both species shows similar patterns of urine deposition, probably inherited from the forestry ancestral. There are kinds of deposits: larger ones, deposited in the corners of the cage, and small ones, distributed in the central area. In *T. yonenagae*, the larger marks (VUt = 3,00-750,00 μL , $6.67 \pm 4.30\%$ of the daily urine volume) are significantly correlated (*Pearson* = 0.41, sig <0.00.) with the number of feces *pellets*, suggesting latrine deposition; the VUt of small marks is from 0.01 to 0,05 μL . The higher number of small marks among subjects who urinated was in ♀ paired with known ♀ situation (one-way ANOVA, *F* = 3.70; sig. <0.00), suggesting social cohesion in ♀, and associated with a small water investment. It is also noted deposits of Harderian gland (GH) secretions, which were not correlated with any of the variables. There were no statistically significant differences in the other comparisons. In solitary condition, 80% of adults marked (latency <5min), while only two subjects in the 26-41d group marked. The VUt correlated positively with age (*Pearson* = 0.64; sig = 0.05) among young individuals, and negatively among adults (*Pearson* = -0.39; sig <0.00). This suggests urine-marking in *T. yonenagae* as a hormone-dependent behavior, like in other rodent species. The limited access to water in the natural environment of rabo-de-facho seems to have not overlapped the ancestry factors and social communication in the modulation of urine for marking behavior, especially for females

occupying distinct role in the social hierarchy the group. The work also highlights the absence of linear hierarchy in rabo-de-facho, as previously reported, and shows the presence of GH activity, opening new line of physiological and behavioral studies of this gland in spiny-rats.

Key-words: marking, echimyid, latrine, chemical communication, social cohesion

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
1.1 Comunicação e Marcação por Cheiro: definições	11
1.2 Funções de Marcação por Cheiro em Mamíferos.....	11
1.3 A Urina como Fonte de Cheiro	11
1.4 A Marcação por Urina em Roedores Silvícolas	12
1.5 A Marcação por Urina em Roedores de Deserto	12
1.6 A Marcação por Urina em Roedores Caviomorfos	12
1.7 Evidências de Marcação por Urina em <i>Trinomys yonenagae</i>	15
2. JUSTIFICATIVA	15
3. OBJETIVO	16
4. MATERIAL E MÉTODOS	17
4.1 Sujeitos	17
4.2. Condições de manutenção	17
4.3. Estudo Experimental	18
4.4 Investigações acerca da Marca Vermelha	23
5. RESULTADOS & DISCUSSÃO	24
5.1 O padrão de deposição de urina: condição ancestral silvícola?	24
5.2. Caracterização da Marcação por Urina em <i>Trinomys yonenagae</i>.....	25
5.2.1. Marcas de urina grandes: latrinas e comportamento hormônio-dependente	25
5.2.2. Marcas de urina pequenas: preservando a coesão social entre fêmeas.....	28
5.2.3. Marcas de urina pequenas: estratégia de economia hídrica.....	30
5.3 Marcas Harderianas: Caracterização.....	31
6. CONCLUSÃO.....	34
7. REFERÊNCIAS	35
APÊNDICES	39

1 INTRODUÇÃO

1.1 Comunicação e Marcação por Cheiro: definições

Comunicar significa *passar ou compartilhar, através de sinais, informações entre indivíduos*. A comunicação química é uma das vias predominantes no estilo de vida de animais terrestres, sendo o meio mais antigo de comunicação na história da vida na Terra (TOMECEK, 2009). A marcação por cheiro pode ser definida como *a deposição, em locais específicos, de odores provenientes de urina, de fezes ou de secreções glandulares, que possam ser reconhecidos por outros indivíduos (receptores) e estabelecer o contato indireto entre o doador e o receptor* (JOHNSON, 1973). Ainda, Johnson (1973) classificou a comunicação por cheiro de acordo com a localização em que as marcas são depositadas, o estado motivacional do animal e o efeito da marcação perante os demais animais.

1.2 Funções de Marcação por Cheiro em Mamíferos

As marcas de cheiro têm um papel particularmente importante no comportamento territorial de mamíferos, apontando uma forte correlação entre a marcação por cheiro e a defesa de áreas detentoras de determinado recurso (territórios), como alimentos, área de tocas, parceiros etc. Assim sendo, no comportamento de marcação os cheiros “são depositados em locais conspícuos em sua área domiciliar ou em seus territórios, geralmente em linhas ao longo de passagens ou fronteiras. Desta maneira, mamíferos machos tendem a marcar mais que fêmeas, e machos dominantes ou donos de território marcam mais que os demais” (WYATT, 2003).

1.3 A Urina como Fonte de Cheiro

A urina se apresenta como uma fonte de informações fidedigna e de baixo custo, uma vez que é produto de processos fisiológicos essenciais, sendo obrigatoriamente eliminada por qualquer indivíduo. A urina, então, é capaz de informar a identidade do emissor (espécie, população, grupo social, afiliação familiar, parceiros e indivíduo), assim como seu sexo, idade, tamanho corporal, *status* de dominância e condições fisiológicas como saúde, estado de estresse e receptividade sexual, além de informar que o emissor esteve no local (BRADBURY & VEHRENCAMP, 2011). Tais informações são decorrentes da presença na urina de metabólitos hormonais e dos complexos MHC (*Major Histocompatibility Complex*, ver detalhes em YOUNG, 1988), e MUP (*Major Urinary Proteins*, ver detalhes em BRENNAN & ZUFALL, 2006).

1.4 A Marcação por Urina em Roedores Silvícolas

A maioria das investigações sobre o papel da urina na comunicação entre os roedores utiliza ratos e camundongos como modelos animais. Nas demais espécies, a ênfase tem sido a outras fontes de cheiro, como glândulas de cheiro (ver revisões THIESSEN & RICE, 1976; JOHNSON, 1973; JOHNSTON, 2003; RALLS, 1971). Em camundongos (*Mus musculus*), machos dominantes depositam marcas de urina por todo o território, possivelmente informando a posse do local. Quando outro animal urina no território do camundongo dominante, este deixa uma contra-marca no mesmo local, reafirmando a posse e a dominância do território (BRENNAN, 2001). Machos submissos, por sua vez, urinam em locais isolados e distantes da área do dominante (DESJARDINS, MARUNIAK & BRONSON, 1973).

1.5 A Marcação por Urina em Roedores de Deserto

Roedores de deserto, diferentemente dos camundongos silvícolas, apresentam limitações no acesso à água, o que parece ter influenciado a diversidade de estratégias comportamentais relacionadas à marcação. O hamster Sírio (*Mesocricetus auratus*), uma espécie solitária de deserto, parece utilizar a urina na sinalização do estado reprodutivo, facilitando o encontro entre potenciais parceiros sexuais (JOHNSTON, 2003). Machos de gerbil da Mongólia (*Meriones unguiculatus*), por sua vez, utilizam a urina no estabelecimento de dominância de território e provavelmente na atração de fêmeas (DALY, 1977). Ainda, nesses roedores, a urina parece interferir em relações agonísticas (SHIMOZURU et al., 2006a) e refletir hierarquia social (SHIMOZURU et al., 2006b). Outros roedores de deserto, como o *Meriones hurranae*, o *Millardi meltada* e o *Tatera indica*, parecem depositar a urina de maneira associada à marcação com uma glândula ventral de cheiro. Nessas espécies, a urina é utilizada na comunicação principalmente pelas fêmeas, aparentemente no estabelecimento do grau hierárquico do indivíduo (PRAKASH, IDRIS & KUMARI, 1998).

1.6 A Marcação por Urina em Roedores Caviomorfos

Considera-se que o roedor popularmente conhecido como degus (*Octodon degus*) apresenta dois padrões de marcação. Em um, o animal deposita a urina concomitantemente a movimentos para a direita e para a esquerda, realizados enquanto se move para frente. O resultado é uma trilha ondulada de urina, possivelmente usada pelos degus como uma referência a quais caminhos eles percorreram. Em outro padrão,

chamado *enurination*, os sujeitos urinam sobre coespecíficos quando em contexto social. Tal comportamento, mais comumente realizado por fêmeas, parece induzir coesão entre indivíduos (KLEIMAN, 1974). Os degus são parentes relativamente próximos, dentre a diversidade de roedores, dos equimídios, ambos membros da superfamília Octodontoidae (UPHAM & PATTERSON, 2012). Entre os equimídeos há o gênero *Trinomys*, estritamente brasileiro. O gênero *Trinomys* (Figura 1.1) apresenta suas espécies distribuídas em forte congruência com zonas de umidade-vegetação na região costeira do Sudeste brasileiro, sugerindo que o fator hídrico possivelmente fora um modulador decisivo na diversificação do grupo (LARA & PATTON, 2000). Tal diversificação, ainda, parece ter se ocorrido a partir de um ancestral silvícola (LARA & PATTON, 2000; UPHAM & PATTERSON, 2012), dando origem a espécies endêmicas a habitats particulares, tais como *Trinomys albispinus*, em florestas de substrato rochoso na Caatinga, *Trinomys eliasi*, em restingas de Mariçá e, finalmente, *Trinomys yonenagae*, nas dunas da margem oeste do Médio São Francisco (JACK-XIMENES, 2005, não publicado).

As dunas do rio São Francisco, onde habita *T. yonenagae*, são compostas por uma fisionomia de caatinga seca e agrupada, com acentuado xerofitismo (abundância de cactáceas e bromeliáceas) decorrente da baixa pluviosidade. *T. yonengae* (Figura 1.2), por sua vez, apresenta características morfofisiológicas e comportamentais convergentes com as de outros roedores de ambiente árido, como hábito fossorial, locomoção saltatorial, tamanho corpóreo pequeno e arredondado, patas posteriores longas, bula timpânica lisa e inflada, e, entre outras características, uma cauda longa com um tufo de pelos na ponta – o que lhe confere o nome popular de *rabo-de-facho* (ROCHA, 1992, 1995; MARCOMINI 2004). Reconhecido como altamente social (FREITAS, EL-HANI & ROCHA, 2003; SANTOS & LACEY, 2011) e monogâmico *latu sensu* (MANAF & SPINELLI DE OLIVEIRA, 2009), apresenta estrutura social hierárquica não-linear, com a formação de preferências entre sujeitos no interior de colônias (MANAF, 2000). Ainda, *T. yonenagae* apresenta comportamentos comunicativos tais como o tamborilar (MANAF & SPINELLI DE OLIVEIRA, 2000) e a eversão de uma glândula anal de cheiro em contexto social (MANAF, BRITO-GITIRANA & SPINELLI DE OLIVEIRA, 2003). Seria esperado que, assim como ocorreu com diversos caracteres morfológicos, os rabos-de-facho não utilizassem a urina como meio comunicativo, poupando então o recurso hídrico e resolvendo o problema da escassez de água no semiárido. Porém, este não é o caso, uma vez que *T. yonenagae* não concentra urina (MENDES, 1998), sugerindo que o fator

filogenético foi mais significativo do que o ecológico na seleção de estratégias hídricas durante a evolução da espécie. Consequentemente, reforça-se a possibilidade de que este equimídeo se comunica por meio da urina.

Figura 1.1: Recorte da árvore filogenética obtida por Upham & Patterson (2012). As barras azuis indicam o possível período (95% de probabilidade) de cladogênese do nó. Nota-se que o clado *T.eliasi* (restinga) + *T.paratus* (floresta) é grupo irmão de *T.setosus* (floresta). Tal clado, por sua vez, é grupo irmão de *T. yonenagae* (semiárido). Dado que as demais espécies do gênero *Trinomys* indicadas na figura são de ambiente florestado, infere-se que o ancestral do gênero fora silvícola.

Figura 1.2: Fotografia revelando um indivíduo de *T. yonenagae* em seu ambiente natural, as dunas do Médio São Francisco, próximo à abertura de uma toca. A espécie apresenta coloração críptica, globos oculares avantajados, pavilhões auriculares largos, patas traseiras compridas e cauda longa com tufo de pelos na extremidade. Fotografia de José Wellington A. Santos, retirada de www.arkive.org.

1.7 Evidências de Marcação por Urina em *Trinomys yonenagae*

De fato, há evidências de que *Trinomys yonenagae* marca com urina, conforme a definição adotada por Johnson (1973). Um dos critérios requeridos é a deposição de odores em locais específicos; sabe-se por experimentos em cativeiro que os rabos-de-facho depositam a urina comunitariamente nos cantos das colônias e no interior de um dos abrigos (MANAF & SPINELLI DE OLIVEIRA, 2000). Outro critério consiste na capacidade do indivíduo receptor ser capaz de reconhecer os odores, estabelecendo contato indireto com o emissor; além de investigarem a urina de coespecíficos (MANAF & SPINELLI DE OLIVEIRA, 2000), estudos preliminares sugerem que os *T. yonenagae* machos são capazes de discriminar indivíduos por odores na urina, ao passo que as fêmeas são capazes de discriminar *pools* de urina distintos (ROSA, 2011).

2. JUSTIFICATIVA

A espécie *Trinomys yonenagae* é endêmica, social e apresenta características adaptadas à vida fossorial no deserto, mas carrega caracteres de ancestrais silvícolas, como a baixa capacidade de concentrar urina. Ao depositar a urina comunitariamente em locais específicos, sendo por ela capaz de discriminar indivíduos, apresenta evidências de que utiliza a urina na comunicação. Este trabalho pode, então, contribuir na compreensão de como a ancestralidade, a sociabilidade e processos evolutivos, tais como a desertificação, podem modular comportamentos como o de marcação por urina em caviomorfos.

3. OBJETIVO

Este trabalho tem como primeiro objetivo verificar o resultado de uma possível condição evolutiva que impôs um *trade-off* entre a ancestralidade silvícola (que estabelece a urina como meio comunicativo de baixo custo benefício) e a pressão ecológica decorrente da escassez hídrica de ambientes secos (que atribui custos ao uso da água como recurso comunicativo). Especificamente, objetiva verificar o comportamento de marcação de duas espécies irmãs de *Trinomys* de diferentes habitats: *Trinomys yonenagae*, do semiárido, e *Trinomys setosus*, de floresta. Desta maneira, considerando-se que *T. yonenagae* apresenta baixa capacidade de concentrar urina, através da qual é capaz de discriminar sujeitos pelo cheiro e, ainda, a deposita comunitariamente em locais específicos, hipotetizamos que o fator da ancestralidade tenha sido mais decisivo do que as pressões ecológicas de escassez hídrica na seleção da comunicação por urina. Assim, é esperado que o rabo-de-facho apresente marcação por urina, assim como sua espécie irmã, *T. setosus*.

Em caso da primeira hipótese ser confirmada, espera-se que a biologia de uma espécie de semiárido, como *Trinomys yonenagae*, ofereça condições favoráveis à manutenção da urina como recurso comunicativo, uma vez que a água em seu habitat natural é escassa. Dado que o rabo-de-facho é uma espécie de alto grau afiliativo, com hierarquia não linear e com preferências entre sujeitos dentro de um mesmo grupo, este trabalho tem como segundo objetivo verificar o papel de pistas sociais na modulação do comportamento de marcação por urina. Desta maneira, hipotetizamos que a urina é utilizada em contexto social.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Sujeitos

Neste trabalho foram utilizadas duas espécies: *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995) e *Trinomys setotus* (Desmarest, 1916). Entre os *Trinomys yonenagae*, foram indivíduos nascidos no biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento de Roedores Silvestres (LECO) da Faculdade de Filosofia Ciência e Letras de Ribeirão Preto – USP, oriundos de colônias formadas a partir de animais coletados no paleodeserto de dunas fixas em Ibiraba (10°48'S, 42°50'L) – Bahia. Entre os *Trinomys setosus*, os sujeitos foram todos coletados em remanescente de Mata Atlântica em estágio secundário de regeneração na Fazenda Oitinga, a 1km do distrito de Camassandi, município de Jaguaripe (13°00'S, 38°01'L) – Bahia. A coleta de *T. setotus* respeitou o critério de menor peso detectável para animais reprodutivamente maduros ($\geq 200\text{g}$ para a espécie), sendo estes submetidos à habituação ao cativeiro (LECO) e ao ajuste de ciclo circadiano por no mínimo 30 dias previamente a qualquer experimento. Todos os procedimentos foram feitos em situação de cativeiro e de acordo com as recomendações do COBEA e com a legislação ambiental vigente (IBAMA, licença de coleta das matrizes 129/98), e sob aprovação da Comissão de Ética em Pesquisa com Animais do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (CEPA – IP USP), registrada pelo código 017.2012. A escolha dos animais buscou atender ao critério de semelhança entre indivíduos, conforme sugere Altmann (1973), e evitou ao máximo um alto grau de parentesco entre os sujeitos.

4.2. Condições de manutenção

Os animais são alojados em gaiolas de polipropileno tamanho-padrão (40x33x16cm) com tampo de metal e forradas por até três centímetros de maravalha. Os indivíduos de *Trinomys yonenagae*, que apresentam alto grau afiliativo, são alojados aos pares (indivíduos do mesmo sexo) e os de *Trinomys setosus*, com menor grau afiliativo, são alojados solitários. A dieta consistiu em água e ração (Nuvilab CR-1 para ratos e camundongos) *ad libitum*, sendo oferecidos quinzenalmente suplemento vitamínico (Nuvital Nutrientes Ltda., Brasil) e frutas variadas. O biotério é munido com sistema de renovação de ar (Springer, Carrier modelo Slitt, ligado a cada 6h), temperatura controlada ($24,0 \pm 2,0^\circ\text{C}$) e de ciclo luz D-N invertido (12:12), iniciando a fase de escuro (3 lux) às 6:00h e a fase de claro (130 lux) às 18:00h.

4.3. Estudo Experimental

Os aparatos experimentais foram higienizados com pano e álcool 70% previamente a todas as sessões e tiveram o chão coberto por uma folha de papel-filtro qualitativo Unifil. Toda as análises foram feitas sob luz ultravioleta ($19,6 \text{ W/m}^2$: UV meter APOGEE instruments, Model UM-100) após o término das sessões de modo a se diagnosticar marcas deixas pelos sujeitos experimentais. As marcas encontradas foram quantificadas e delimitadas por lápis de cor, sendo designada uma cor para cada tipo de marca.

Situação experimental A: padrão individual de deposição de marcas de urina em 24 h;

Objetivo: caracterização do comportamento de marcação por urina em *Trinomys yonenagae* e em *Trinomys setosus*; comparação interespecífica e intraespecífica do padrão de marcação.

Aparato: ver figura 4.3.1.

Animais utilizados:

10 *Trinomys yonenagae* adultos: 5♂, $134,3 \pm 8,5\text{g}$; 5♀, $139,5 \pm 7,0\text{g}$; ($135,4 \pm 8,3\text{g}$)

10 *Trinomys setosus* adultos: 5♂, $325,2 \pm 26,6\text{g}$; 5♀, $268,0 \pm 41,5\text{g}$; ($296,6 \pm 44,6\text{g}$)

(Para detalhes, ver tabela 1 do Apêndice)

Procedimento: os sujeitos foram individualmente alojados em gaiolas distintas, em restrição hídrica e alimentar durante o respectivo período, e removidos ao final da sessão;

Tempo de sessão: 24 horas;

Figura 4.3.1: Gaiola de alojamento. Gaiola de propileno padrão (40x33x16cm). Área total disponível para locomoção de 1320cm^2 .

Situação experimental B: caracterização comportamental de jovens e adultos

Objetivo: caracterizar o comportamento de marcação por urina em jovens e adultos de *Trinomys yonenagae*

Aparato: ver figura 4.3.2.

Animais utilizados (para detalhes, ver tabela 2 do Apêndice):

8 *Trinomys yonenagae* filhotes: 4♂, $60,3 \pm 16,3\text{g}$; 4♀, $53,5 \pm 12,8\text{g}$ ($56,9 \pm 14,0\text{g}$; aproximadamente 1 mês de idade);

8 *Trinomys yonenagae* jovens: 4♂, $79,0 \pm 26,0\text{g}$; 2♀, $44,5 \pm 19,1\text{g}$; ($65,2 \pm 28,0\text{g}$; aproximadamente 2 meses de idade);

10 *Trinomys yonenagae* adultos: 5♂, $134,3 \pm 8,5\text{g}$; 5♀, $139,5 \pm 7,0\text{g}$; ($135,4 \pm 8,3\text{g}$; mais de 3 meses de idade);

Procedimento: cada sessão consistiu em inserir o animal no aparato e retirá-lo ao término da sessão. Todos os experimentos ocorreram entre 23h00 e 02h00, correspondendo a um dos períodos de maior atividade de *Trinomys yonenagae*, conforme Marcomini (2004). O comportamento dos animais foi registrado por uma câmera portátil do tipo *handycam* (Sony, NP-F330) fixada a um tripé posto a um metro do aparato;

Tempo de sessão: 10 minutos;

Figura 4.3.2. Caixa simples. Caixa de vidro (17x40x25cm) com três paredes, as laterais e a do fundo, cobertas externamente por tecido TNT branco. Área disponível para locomoção de 68cm^2 .

Situação experimental C: efeito de pistas de coespecíficos na marcação por urina

Objetivo: comparação dos depósitos de urina entre as condições solitária e pareada (sob pistas de coespecíficos do mesmo sexo, conhecidos e desconhecidos, e de sexo oposto, desconhecidos);

Aparato: ver figura 4.3.3.

Animais utilizados:

21 *Trinomys yonenagae* adultos (10♂, $131,4 \pm 12,5$ g; 11♀, $132,3 \pm 11,8$ g; ($131,8 \pm 12,1$ g) – ver Tabela 3 em Apêndice). Os sujeitos denominados “conhecidos” são indivíduos que coabitavam a mesma gaiola de alojamento há pelo menos um ano; os denominados “desconhecidos”, por sua vez, são indivíduos que coabitavam gaiolas de alojamento distintas;

Procedimento: cada sessão consistiu em inserir o animal em um dos compartimentos da caixa (definidos aleatoriamente) e retirá-lo ao término da sessão. Todos os experimentos ocorreram entre 23h00 e 02h00, correspondendo a um dos períodos de maior atividade de *Trinomys yonenagae*, conforme Marcomini (2004). O comportamento dos animais foi registrado por uma câmera portátil do tipo *handycam* (Sony, NP-F330) fixada a um tripé posto a um metro do aparato; as datas das diferentes sessões constam na Tabela 4 do Apêndice

Tempo de sessão: 10 minutos.

Figura 4.3.3: Caixa de dois compartimentos. Caixa de madeira (40x30x26cm) separada ao meio por uma parede que a divide em dois compartimentos iguais (40x15x26cm cada). Na aresta compartilhada pela parede divisória e o vidro frontal havia uma fenestra vertical, com 0,3mm de largura, que liga ambos os compartimento, permitindo circulação de ar. A caixa apresentava o teto e a parede frontal de vidro translúcido.

Obtenção e análise de dados das situações experimentais A, B e C :

Na situação experimental A, as folhas de papel-filtro, ao término da sessão, foram analisadas a olho nu e comparadas entre si. Uma vez que houve sobreposição das marcas de urina nessa situação experimental, não foi possível estimar o volume de urina dispendido por cada animal. Já nas demais situações experimentais (B e C), realizou-se a quantificação de categorias comportamentais e de variáveis relacionadas à urina, cuja descrição segue abaixo.

A observação de comportamento dos animais adotou os padrões sugeridos pela técnica Animal Focal (ALTMANN, 1973), sendo os estados comportamentais medidos em tempo relativo por sessão e os eventos comportamentais contados em frequência por sessão. As categorias comportamentais foram identificadas conforme as descrições da literatura (ver Tabela 5 do Apêndice) e quantificadas através do software Etholog (versão 2.2.5 ©, E.B. Ottoni, 1995-1999, Lab. of Comp. Psychology and Ethology, Dept. of Experimental Psychology, University of São Paulo, Brazil). As categorias escolhidas para serem quantificadas foram Movimento (que inclui as categorias Andar, Levantar e girar sobre o próprio corpo), Levantar e Parado (ver Tabela 5 do Apêndice). Foram consideradas apenas as categorias apresentadas durante os 10 minutos de cada sessão. Nas situações pareadas não foram quantificados os comportamentos apresentados durante o período em que o animal esteve individualizado até ser inserido o indivíduo no compartimento ao lado. Os eventos Escrutinar e Autolimpeza (MANAF, 2000) não foram quantificados por limitação da qualidade dos vídeos. As proporções dos estados comportamentais Andar e Levantar foram utilizados como indicativos da atividade exploratória do animal (LEVER, BURTON & O O'KEEFE, 2006), constituindo a categoria “Movimento”.

As marcas encontradas foram quantificadas através do software ImageJ (versão 1.46r, desenvolvido por Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, <http://imagej.nih.gov/ij>). Dentre todas as variáveis quantificadas no presente estudo (páginas V, VI e VII do Apêndice), as utilizadas na análise de resultados foram:

- Número de marcas de urina grandes (nº MUg);
- Número de marcas de urina pequenas (nº MUp);
- Volume de urina depositado (µL) por 100g de animal (VU/100g);
- Volume de urina depositado em relação à média de secreção diária da espécie(%) (VU/100g/%dia);
- Número de *pellets* de fezes;

Para tratamento dos dados foram realizadas análises qualitativa e quantitativa. A análise qualitativa consistiu em identificar padrões comportamentais relacionados à presença de marcas de urina e à identificação de eventuais processos não esperados. A análise quantitativa consistiu em verificar normalidade (Kolmogorov-Smirnov) das variáveis em cada grupo experimental:

- i) machos solitários
- ii) machos pareados com machos conhecidos
- iii) machos pareados com machos desconhecidos
- iv) machos pareados com fêmeas desconhecidas
- v) fêmeas solitárias
- vi) fêmeas pareadas com fêmeas conhecidas
- vii) fêmeas pareadas com fêmeas desconhecidas
- viii) fêmeas pareadas com machos desconhecidos

Ainda, o conjunto de dados foi submetido a testes de correlação (ρ de Sperman, para dados não paramétricos, e de Pearson, para dados paramétricos) e a duas análises distintas:

- 1) ANOVA a 1 fator (grupo): considerou-se os grupos i, ii, iii, iv, v, vi, vii e viii como entidades separadas, no intuito de encontrar diferença entre os mesmos;
- 2) ANOVA a 2 fatores (sexo e condição): considerou-se os dois sexos (machos e fêmeas) em diferentes condições (solitária, pareada com mesmo sexo conhecido, pareado com mesmo sexo desconhecido e pareada com sexo oposto desconhecido), no intuito de se analisar o efeito do sexo e da condição experimental sobre os indivíduos;

Os testes de homogeneidade e *post hoc* adotados foram de Tukey HSD para variáveis paramétricas e de Bonferroni para variáveis não paramétricas. Em todos as análises se adotou o critério bicaudal com $\alpha = 0,05$. A estatística foi realizada pelo software IBM® SPSS® Statistics 20.0. Todos os dados brutos e respectivas estatísticas atribuídas podem ser acessadas em Apêndice.

4.4 Investigações acerca da Marca Vermelha

Durante os experimentos foram encontradas marcas observadas apenas sob luz ultravioleta, as quais fluorescem em cor vermelha. Tais marcas foram recolhidas com Cotonetes® e imersas em solução de água e em solução de álcool 100%, a fim de se verificar sua natureza polar ou apolar. A investigação sobre a origem dessas marcas consistiu em observar espécimes, vivos e mortos (congelados e mantidos no LECO), sob luz UV, e em dissecar animais mortos (*Trinomys yonenagae*, 1♂ e 1♀; *Mus musculus*, 2♂). As disseções consistiram na remoção da calota craniana e em subsequente remoção do encéfalo.

Foram analisados sob luz UV as seguintes espécies *in vivo*: *Trinomys yonenagae* (n=5); *Trinomys setosus* (n=5); *Clyomys bishop* (n=5); *Mus musculus* (n=5); e *Rattus norvegicus* (n=5). Também foram analisados espécimes mortos, congelados por período entre um a cinco anos: *Trinomys iheringi* (n=9); *Trinomys yonenagae* (n=34); *Trinomys setosus* (n=10); *Trinomys minor* (n=4); *Trinomys albispinus* (n=2); *Clyomys bishop* (n=16); *Thrichomys apereoides* (n=5); *Nectomys squamipes* (n=6); *Oligoryzomys nigripes* (n=4); *Calomys callosus* (n=4); *Mus musculus* (n=10); e *Rattus norvegicus* (n=5).

5. RESULTADOS & DISCUSSÃO

5.1 O padrão de deposição de urina: condição ancestral silvícola?

Todos os sujeitos de *Trinomys yonenagae* e de *Trinomys setosus* apresentaram padrão de disposição de marcas de urina semelhantes. Pode-se notar que há dois tipos de marcas de urina: as marcas grandes e as marcas pequenas (Figura 5.1).

Figura 5.1: Padrão de dispersão de marcas de urina (delimitados em azul), de fezes (“x” em marrom”) e de marcas harderianas (delimitadas em vermelho) em *Trinomys yonenagae* e *Trinomys setosus* em gaiola padrão, sessão de 24h em restrição hídrica e alimentar. Há marcas de urina grandes e pequenas. As grandes, juntamente com as fezes, são depositadas majoritariamente nos cantos da gaiola. As marcas de urina pequenas, assim como as marcas harderianas, são espalhadas pela área. Foram selecionados os indivíduos mais representativos de cada amostra (demais indivíduos podem ser vistos nas figuras 2, 3 e 4 do Apêndice).

Desta maneira, corroboramos nossa hipótese de que o fator ancestralidade fora mais decisivo que o ecológico na modulação do comportamento de marcação por urina em *Trinomys yonenagae*. Isso pois os padrões de deposição de marcas de urina em ambas as espécies, *T. yonenagae* e *T. setosus*, são semelhantes, sugerindo que se originaram em um ancestral comum aos dois clados.

5.2. Caracterização da Marcação por Urina em *Trinomys yonenagae*

5.2.1. Marcas de urina grandes: latrinas e comportamento hormônio-dependente

As investigações do comportamento individual de micção de *Trinomys yonenagae* revelaram dados quantitativos acerca das marcas de urina. As marcas grandes variam em volume de 3,00 a 750,00µL, são depositadas nos cantos e apresentam latência de 5 minutos em 80% dos sujeitos (verificar tabela 9 do Apêndice). A deposição das marcas grandes é associada a um padrão motor estereotipado no qual os sujeitos apresentam postura quadrúpede, com eixo corpóreo paralelo ao chão ou levemente inclinado, podendo apresentar elevação da traseira no momento precedente à micção. A cauda fica arqueada e elevada sobre ou lateralmente ao corpo (ver Figura 5.2.1.1). Tais marcas foram as principais responsáveis pelo volume total dispendido por *T. yonenagae* durante os experimentos, que correspondeu a $6,67 \pm 4,30\%$ do volume diário total dispendido pela espécie (que é de 3456µL/100g/dia, conforme MARCOMINI, 2004). Nota-se em rotina de biotério que as caixas de alojamento apresentam principalmente os cantos molhados com urina (observações pessoais). O tratamento de dados apontou correlação positiva entre o volume total de urina dispendida com o número de fezes ($Pearson=0,41$; sig.<0,00). Tais dados, associados ao fato de as fezes serem encontradas nos cantos das caixas (verificar Figura 5.1), sugerem a função de latrina.

Figura 5.2.1.1: Ilustração de postura adotada na deposição de marcas de urina grandes em *Trinomys yonenagae*. O sujeito assume postura quadrúpede com eixo corpóreo paralelo ao chão ou levemente inclinado, podendo apresentar elevação da traseira no momento que precede a micção. A cauda fica arqueada e elevada sobre ou lateralmente ao corpo.

Apesar das diferenças condizentes à deposição das fezes, não se refuta a função de latrina relacionada à urina. O comportamento de deposição de urina como latrina nas extremidades e bordas da área disponível é conhecido no texugo inglês, *Meles meles*. Habitante de paisagem aberta de declives calcários no sudoeste da Inglaterra, o texugo inglês delimita a borda de seu território concentrando depósitos comunitários de urina, comportamento realizado principalmente por machos de um grupo social. As fêmeas, por sua vez, parecem depositar a urina principalmente em latrinas no centro do território (HUTCHINGS, SERVICE & HARRIS, 2001). Apesar das semelhanças entre os padrões de deposição verificados em campo com o texugo inglês e o verificado em cativeiro com o rabo-de-facho, é provável que a função da latrina seja diferente entre as espécies. Ao passo que o texugo inglês delimita e protege território (HUTCHINGS, SERVICE & HARRIS, 2001), há evidências de que a urina em *T. yonenagae* não exerça efeito aversivo ou intimidador aos coespecíficos. Entre tais evidências, tem-se o interesse revelado pela maioria dos animais em cheirar a urina dos coespecíficos em cativeiro (MANAF, 2000); tem-se também o fato de que os rabos-de-facho, em campo, não apresentam territorialidade e interpolação de área domiciliar (SANTOS & LACEY, 2011), não justificando papel agonístico da urina.

Verifica-se correlações entre a idade dos animais e o volume de urina dispendido nas sessões de 10min (Figura 5.2.1.2). A correlação é positiva em idade pré-puberdade ($Pearson = 0,64$; sig. = 0,05) e negativa em idade adulta ($Pearson = 0,39$; sig. < 0,00), sugerindo que a marcação por urina é intensificada quando os sujeitos atingem idade adulta, decaindo à medida que os mesmos envelhecem, a partir dos 10 anos. Assim, pode-se inferir que o comportamento é hormônio-dependente, de maneira semelhante a outras espécies de roedores (ver revisão de JOHNSTON, 2003). Tal condição reforça ainda mais a hipótese de a ancestralidade ter sido mais determinante no comportamento de marcação por urina em *Trinomys yonenagae*.

Figura 5.2.1.2: Volume de urina (μL), por 100g de animal, dispendidos em 10 minutos de sessão, conforme a idade (dias). Os valores de *Trinomys yonenagae* na faixa de idade de 35 dias (4σ , $60,3 \pm 16,3$; 4ϕ , $53,5 \pm 12,8$) e de 65 dias (4σ , $79,0 \pm 26,0$; 2ϕ , $44,5 \pm 19,1$) foram obtidos apenas em situação solitária. Os valores de sujeitos adultos (10σ , $131,4 \pm 12,5\text{g}$; e 11ϕ ; $132,3 \pm 11,8\text{g}$) foram obtidos a partir das quatro condições da situação experimental C (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e pareada com sexo oposto, desconhecido). Assim, há repetição dos sujeitos não adultos (1, 2, 3 e 5) e dos sujeitos adultos (todos). Uma vez que VU não é diferente entre as condições, verifica-se que esta variável não depende das condições experimentais. Logo, a utilização de tal variável na estatística de correlação com a idade é válida. Assim, há correlação positiva entre a idade e o VU de sujeitos não adultos ($Pearson = 0,64$; sig. = 0,05) e correlação negativa entre a idade e o VU de sujeitos adultos ($Pearson = 0,39$; sig. < 0,00). A idade de 4015 dias equivale a 11 anos. A seta cinza aponta início da maturidade sexual e da idade adulta (90 dias).

5.2.2. Marcas de urina pequenas: preservando a coesão social entre fêmeas

As marcas de urina pequenas (MUp) apresentam volume entre 0,01 e 0,05µL, sendo encontradas dispersas pela área central do piso e sempre associadas à presença de marcas de urina grandes (em nenhuma ocasião foi observada a presença de apenas marcas pequenas). Pode-se descartar a possibilidade de que tais marcas sejam artefatos experimentais, uma vez que: i) não há correlação entre o número de MUp e categorias comportamentais (como Andar, Levantar etc.); ii) o formato das MUp, salvo raras exceções, não se assemelham às partes estruturais dos indivíduos, como pegadas e arrastos da cauda; iii) as MUp não são depositadas de maneira aleatória entre os experimentos, mas sim revelam dependência com a condição experimental. Embora não tenha sido observado nenhum comportamento associado à deposição das MUp, o formato das marcas sugere que os *Trinomys yonenagae* realizam o arrastar (*drag*), comportamento verificado em espécies do gênero *Meriones* (PRAKAS, IDRIS & KUMARI, 1998), que consiste na liberação de pequena quantidade de urina pela papila genital concomitantemente ao arrastar dessa sobre o chão.

O número de MUp parece estar envolvido no comportamento comunicativo de fêmeas. Entre as diferentes condições da situação experimental C (solitário, pareado com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e pareado com sexo oposto, desconhecido), houve um aumento estatisticamente significativo no número de MUp de fêmeas quando pareadas com fêmeas conhecidas no compartimento adjacente (Figura 5.2.2). O aumento na intensidade de marcação por urina realizado por fêmeas quando em contato com coespecíficas conhecidas é observado no roedor *Octodon degus*. Esta espécie, popularmente conhecida como degus, dentre todas as que se tem informações sobre marcação por urina, é a filogeneticamente mais próxima a *Trinomys yonenagae*. Os degus apresentam um padrão de marcação que consiste na deposição de urina sobre coespecíficos (*enurination*). Tal comportamento é mais comum em fêmeas e, ainda, é intensificado quando as fêmeas têm contato com outras fêmeas familiares. Nos degus, as fêmeas apresentam menos comportamentos agonísticos do que os machos, mais territorialistas. Tal conjectura sugere que o *enurination* é um comportamento associado ao estabelecimento e manutenção da coesão social entre degus fêmeas (KLEIMAN, 1975).

Em *Trinomys yonenagae* a estrutura hierárquica apresenta-se como não linear, conforme estudos em cativeiro. Tal sugestão baseia-se no fato de que em quatro colônias montadas, com três machos e três fêmeas cada, apenas um animal de cada

grupo passa a ser agressivo e estabelece relação agonística com outro determinado indivíduo do mesmo grupo, que deve ser retirado da colônia. Entre os demais sujeitos do grupo, entretanto, as relações agonísticas são eventuais e efêmeras, ocorrendo apenas em situações particulares, principalmente associadas à escavação. Independente das relações agonísticas, os índices de dominâncias, quando analisados em cada uma das quatro colônias em particular, são semelhantes entre os machos, mas discrepantes entre as fêmeas. Ainda, em todos os casos, a fêmea com maior índice de dominância do grupo foi parturiente (MANAF, 2000). Tais resultados sugerem que as fêmeas de *Trinomys yonenagae*, diferente dos machos, estabelecem hierarquia entre si quando habitam o mesmo grupo social.

Figura 5.2.2: Média (ponto) e desvio padrão (traços) de nºMUp conforme o grupo experimental de *Trinomys yonenagae* ($n=16$, $125,1 \pm 29,9g$), em caixa bipartida, sessão de 10min, em todas as condições experimentais (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e com sexo oposto). Foram considerados na análise apenas os indivíduos que dispenderam volume de urina em ao menos uma das condições experimentais. A ANOVA um fator (grupo experimental), múltiplas variáveis, apontou diferença em nºMUp entre os grupos ($F=3,70$; $sig.<0,00$). Os testes *post-hoc* de Bonferroni para variáveis não-paramétricas revelou diferenças estatisticamente significativas na variável nºMUp entre os grupos: ♀^c x ♂^c ($sig.=0,04$), ♀^c x ♂^d ($sig.=0,04$), ♀^c x ♂^d ($sig.=0,01$), e ♀^c x ♀^d ($sig.<0,00$).

Uma vez que as fêmeas de rabo-de-facho estabelecem hierarquia entre si, o reconhecimento entre fêmeas que são dominantes ou submissas torna-se essencial à manutenção da estrutura hierárquica do grupo, de modo semelhante ao que ocorre nos degus. O pareamento entre sujeitos conhecidos da situação experimental C simula uma relação indireta entre um sujeito com outro que coabita a mesma gaiola e, portanto, com quem já estabeleceu uma relação hierárquica. Tal conjectura, associada ao fato de que a urina não exerce efeito aversivo em *Trinomys yonenagae*, sugere que o aumento significativo do n°MUp verificado em fêmeas quando pareadas com fêmeas conhecidas reflete um comportamento de apaziguamento de potenciais relações agonísticas. Ao revelar sua identidade no local à fêmea coespecífica com quem a hierarquia já foi estabelecida, a emissora do sinal diminui a probabilidade de futuros encontros agonísticos. Logo, assim como ocorre com os degus, as MUp nos rabos-de-facho provavelmente atuam na manutenção da coesão social estabelecida entre as fêmeas. Desta maneira, corrobora-se a hipótese de que a urina é utilizada em contexto social, sendo que pistas odoríferas de coespecíficos intensificam a marcação de marcas de urina pequenas entre as fêmeas que já estabeleceram hierarquia entre si.

5.2.3. Marcas de urina pequenas: estratégia de economia hídrica

Em ambientes semiáridos, a oferta por água é escassa, tornando tal recurso dispendioso a animais que não concentram a urina, como os *Trinomys yonenagae*. Ainda, os rabos-de-facho apresentam a necessidade de relações sociais complexas, como as encontradas na hierarquia entre fêmeas. A ausência da capacidade de concentrar urina, fator provavelmente herdado do ancestral silvícola, e a necessidade do uso da urina na comunicação, impõem dificuldades ao balanço hídrico na espécie. Entretanto, tais problemas, resultantes da ancestralidade e da sociabilidade, parecem ter sido parcialmente solucionados com a diminuição do volume de urina dispendido no comportamento de marcação. O fato de que as MUp apresentam volume muito pequeno (0,01 e 0,05µL) possibilita efeito olfativo semelhante sem o custo hídrico associado ao comportamento de marcação. Quando depositada a urina no ambiente quente e seco, como as dunas do Médio São Francisco, parte majoritária do conteúdo evapora. Entretanto, proteínas densas como as pertencentes ao *Major Urinary Proteins* permanecem por mais tempo, exercendo sua função comunicativa. Ainda, pelo fato de que tais marcas de urina pequenas estão presentes na espécie irmã *Trinomys setosus*, e portanto também no ancestral comum de ambos os clados, que fora provavelmente

silvícola, as MUPs parecem consistir em um exemplo de exaptação, uma vez que resultam em uma valiosa de economia de água no comportamento de marcação por urina em *T. yonenagae*.

5.3 Marcas Harderianas: Caracterização

Conforme visto na figura 5.1, sujeitos de *Trinomys yonenagae* e de *Trinomys setosus* deixam pequenas marcas vermelho-fluorescentes sobre o chão em locais pelos quais passam. Tais marcas, que consistem em substância cerosa, dissolvem em solução de álcool 100%, mas não em água, sugerindo natureza apolar e, portanto, lipoafilidade.

Os sujeitos vivos observados sob luz UV revelaram a presença da substância cerosa vermelho-fluorescente nos flancos, na porção medial das patas dianteiras, nas bordas auriculares, na região infra-orbital e, principalmente, em região perinasal (Figura 5.2.3.1)

Figura 5.2.3.1: A substância serosa lipofílica é espalhada sobre o corpo de *Trinomys yonenagae*. Os principais focos de concentração são os flancos, a porção medial das patas dianteiras, as bordas auriculares, a região infraorbicular (não possível de observar na figura) e, principalmente, a região perinasal. a) visão fronto-lateral da porção anterior do animal; b) visão inferior do rosto; c) visão superior do animal.

Todas as características (fluorescência em vermelho sob luz UV, lipoafilidade, secreção na região orbicular e perinasal) sugerem que tal substância seja um produto da glândula harderiana. A glândula harderiana é uma glândula descoberta por Harder em 1694 e está presente em todos os grupos de vertebrados terrestres e aquáticos secundários, exceto em morcegos, vacas, cavalos carnívoros terrestres e primatas derivados. É uma estrutura unitária atracada à parte medial da órbita ocular cujo ducto normalmente se abre na membrana nictante, embora variações possam ocorrer (como a estrutura ser bilobada e se abrir em ducto perinasal, por exemplo). A glândula é

essencialmente lipídica, embora produza indolaminas e, em roedores, porfirinas. As porfirinas, por sua vez, são as moléculas responsáveis pela fluorescência em vermelho. A função da glândula harderiana é diversa dentre os vários grupos em que está presente, abrangendo desde atuação nos sistemas digestório e imunológico, na regulação de sonovigília e térmica, e na perceptual visual (PAYNE, 1994). As disseções cranianas em *Trinomys yonenagae* (Figura 5.2.3.2) reforçam ainda mais a caracterização das marcas vermelhas como secreções oriundas da glândula harderiana.

O espalhamento da secreção harderiana sobre o corpo parece ser decorrente do comportamento de autolimpeza (Figura 5.2.3.3; para mais detalhes, ver MENDES, 2014), sendo também uma das possíveis causas da deposição das marcas harderianas sobre o chão durante os experimentos. A presença da secreção harderiana sobre o corpo, entretanto, não é observada em todas as espécies estudadas (Figura 5.2.3.4), apontando uma diversidade de manifestação nesse comportamento e, possivelmente, de funções.

Figura 5.2.3.2: Dissecação craniana revelando a presença de glândula bilobulada anexa à porção médio-posterior do globo ocular. Tal glândula fluoresce em vermelho quando sob luz ultravioleta. a) cabeça em vista superior; b) cabeça em vista lateral direita; c) cabeça em vista lateral direita com globo ocular rotacionado ventro-lateralmente; d) cabeça em vista frontal. Estruturas morfológicas: osso frontal (FB), incisivos inferiores (LIn), língua (To), globo ocular (EB) e glândula harderiana (HG).

Figura 5.2.3.3: A autolimpeza é uma fonte putativa de deposição das marcas harderianas sobre o chão. O esquema ilustrado acima revela a postura bípede (a) e os passos do comportamento de autolimpeza lavar a face (b, c, d, e, f, g), que levam à queda da secreção harderiana no chão (pontos vermelhos).

Apesar de que nas espécies de murídeos analisadas não foi encontrada a substância harderiana espalhada sobre o corpo, a dissecação desses espécimes revelou a presença da mesma glândula atracada ao globo ocular que, de maneira semelhante, fluoresce vermelha sob luz ultravioleta. Sugere-se, então, que o comportamento de espalhar a substância harderiana sobre o corpo apresenta história evolutiva diversificada, sendo resultado de diferentes fatores seletivos e, possivelmente, apresentando diferentes funções entre as espécies.

Figura 5.2.3.4: A secreção harderiana foi detectada (espécies em vermelho) sob luz UV em algumas espécies, vivas ou *post mortem*. Outras, porém, não revelaram nenhum indício de conter a substância espalhada sobre a pele (cinza). O cenário evolutivo dessa característica parece ser homoplástico, surgindo três vezes durante a evolução das espécies analisadas. Ec: Echimyidae; Cr: Cricetidae; Um: Muridae. Filogenia baseada em Upham & Patterson (2012), sendo que os nós politômicos, quando possível, foram substituídas pelas relações filogenéticas propostas por Fabre et al. (2012), Lara & Patton (2000), Tree of Life web Project, e Iack-Ximenes (2005, não publicado).

6. CONCLUSÃO

Com base nos resultados encontrados, sugerimos que *Trinomys yonenagae* apresenta marcação por urina, comportamento o qual parece ter sido herdado do ancestral comum com a sua espécie irmã, *Trinomys setosus*. A marcação por urina consiste na deposição de dois tipos de marcas: grandes e pequenas. As marcas de urina grandes (3,00 a 750,00 μ L) são depositadas nos cantos das áreas disponíveis, com latência menor que 5min em 80% dos casos e, devido à sua correlação com a deposição de fezes, parecem ter a função de latrina. As marcas de urina pequenas (0,01 e 0,05 μ L), por sua vez, são dispersas pela área central e parecem ter papel na comunicação hierárquica entre fêmeas. Também, as marcas de urina pequenas refletem, devido ao seu pequeno volume, uma estratégia de economia hídrica frente ao semiárido. Assim, corroboramos nossas hipóteses: de que o fator da ancestralidade fora mais decisivo que a escassez hídrica na modulação do comportamento de comunicação por urina em *T.yonenagae*; e de que o fator social parece estar envolvido na manifestação desse comportamento (mais especificamente, o fator hierárquico envolvido na marcação por urina de fêmeas). As marcas vermelho-fluorescentes encontradas durante este trabalho são produto da glândula harderiana e consistem em uma substância cerosa, lipofílica, que é espalhada pelo corpo em algumas espécies de roedores, comportamento o qual parece ter surgido ao menos três vezes na evolução das espécies estudadas.

7. REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J., 1973. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, Vol. 49: 227-267.
- BRADBURY, J.W. & VEHRENCAMP, S.L., 2011. **Principles of Animal Communication**. 2nd Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- BRENNAN, P., 2001. How mice make their mark. **Nature**, 414: 690-691.
- BRENNAN, P.A. & ZUFALL, F., 2006. Pheromonal Communication in Vertebrates. **Nature**, 444: 308-315.
- DALY, M., 1977. Some Experimental Tests of the Functional Significance of Scent-Marking by Gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, 91 (5): 1082-1094.
- DESJARDINS, C., MARUNIAK, J.A. & BRONSON, F.H., 1973. Social Rank in House Mice: Differentiation Revealed by Ultraviolet Visualization of Urinary Marking Patterns. **Science**, Vol. 182: 939-041.
- DRAPER, W.A., 1967. A behavioural study of the social home-cage activity of the white rat. **Behaviour**, Vol. 28: 290-305.
- FABRE, P.H., HAUTIER, L., DIMITROV, D. & DOUZERY, E.J.P., 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. **BMC Evolutionary Biology**: 12:88. <http://biomedcentral.com/1471-2148/12/88>.
- FREITAS, J.N.S., EL-HANI, C.N. & ROCHA, P.L.B., 2003. Affiliation in the Torch Tail Rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a Sand-dwelling rodent from Brazilian Semiarid Caatinga: Evolutionary Implications. **Revista de Etologia**, Vol. 5 (2): 61-73.
- GRANT, E.C. & MACKINTOSH, J.H., 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. **Behavior**, Vol. 21: 246-259.
- HUTCHINGS, M.R., SERVICE, K.M. & HARRIS, S., 2001. Defecation and urination patterns of badgers *Meles meles* at low density in south west England. **Acta Theriologica** 46 (1): 87-96.
- IACK-XIMENES, G.E.I., 2005. Sistemática de *Trinomys* Thomas, 1921 (Rodentia, Histricognathi, Echimyidae). **Tese apresentada para obtenção de Título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

JOHNSON, R.P., 1973. Scent Marking in Mammals. **Animal Behaviour**, Vol. 21: 521-535.

JOHNSTON, R.E., 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition. **Journal of Mammalogy**, 84 (4): 1141-1162.

KLEIMAN, D.G., 1974. Patterns of behaviour in hytricomorph rodents. In: ROWLANDS, I.W. & WEIR, B.J. (Eds). The Biology of ystricomorph Rodents". **Symposium of the Zoology Society of London**, 34: 171-209.

KLEIMAN, D.G., 1975. The Effects of Exposure to Conspecific Urine on Urine-Marking in Male and Female Degus (*Octodon degus*). **Behavioral Biology**, 14: 519-526.

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

LEVER, C., BURTON, S. & O'KEEFE, J., 2006. Rearing on hind legs, environmental novelty, and the hippocampal formation. **Reviews in the Neurosciences**, Vol. 17 (1-2): 111-133.

MANAF, P. 2000. Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro. **Tese apresentada para obtenção de Título de Mestre em Psicologia pela Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

MANAF, P., BRITO-GITIRANA, L. & SPINELLI DE OLIVEIRA, E.S., 2003. Evidence of chemical communication in the spiny rat *Trinomys yonenagae* (Echimyidae): anal scent gland and social interactions. **Canadian Journal of Zoology**, 81: 1138-1143.

MANAF, P. & SPINELLI DE OLIVEIRA, E., 2000. Behavioral repertoire of the spiny rat *Proechimys* [*Trinomys*] *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. **Revista de Etologia**, 2(1): 3-15.

MANAF, P. & SPINELLI DE OLIVEIRA, E., 2009. Female choice in *Trinomys yonenagae*, a spiny rat from the Brazilian Caatinga. **Revista Brasileira de Zoociências**, Vol. 11 (3): 201-208.

MARCOMINI, M., 2004. Cronobiologia de duas espécies de *Trinomys* (Rodentia, Echimyidae). **Tese apresentada para obtenção de Título de Mestre em Psicologia pela Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

MENDES, L.A.F., 1998. Estudo da biologia de roedores silvestres brasileiros: aspectos dos balanço hídrico e do consumo alimentar. **Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

MENDES, T., 2014. Autolimpeza em *Trinomys yonenagae* (Caviomorpha, Echimyidae), um roedor endêmico do semiárido, e implicações na economia de água **Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

PAYNE, A.P., 1994. The harderian gland: a tercentennial review. **Journal of Anatomy, 185:1-49.**

RALLS, K., 1971. Mammalian Scent Marking. **Science, 5 February, 171: 443-449.**

ROCHA, P.L.B., 1992. Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco. **Dissertação para obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia) pela Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

ROCHA, P.L.B., 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. **Mammalia, t.59, nº 4: 537-549.**

ROSA, R.L.B., 2011. Comunicação olfatória no roedor social *Trinomys yonenagae* (Caviomorpha: Echimyidae). **Tese apresentada para obtenção de Título de Mestre em Psicologia pela Universidade de São Paulo, USP, São Paulo – SP.**

PRAKAS, I., IDRIS, Md. & KUMARI, S., 1998. Scent Marking Behaviour of Three Desert Rodents. **PINSA, 64 (5-6): 319-334.**

SANTOS, J.W.A. & LACEY, E.A., 2011. Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. **Journal of Mammalogy, 92 (1):3-11.**

SHIMOZURU, M., KIKUSUI, T., TAKEUCHI, Y. & MORI, Y., 2006 (a). Social-defeat stress suppresses scent-marking and social-approach behaviors in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Physiology & Behavior, 88: 620-627.**

SHIMOZURU, M., KIKUSUI, T., TAKEUCHI, Y. & MORI, Y., 2006 (b). Scent-marking and sexual activity may reflect social hierarchy among group-living male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Physiology & Behavior, 89: 644-649.**

THIESSEN, D. & RICE, M., 1976. Mammalian Scent Gland Marking and Social Behavior. **Psychological Bulletin, Vol 83 (4): 505-539.**

TOMECEK, S.M., 2009. **Animal Behavior: Animal Communication**. Infobase Publishing. Chelsea House.

UPHAM, N.S. & PATTERSON, B.D., 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Vol. 63: 417-429.

WYATT, T.D., 2003. Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste. Cambridge University Press.

YOUNG, S., 1988. Something in the air. **New Scientist**, 12 May: 57-61.

APÊNDICES

APÊNDICE A: animais utilizados na situação experimental A

Tabela 1: Sujeitos adultos de *Trinomys yonenagae* e *Trinomys setosus* utilizados na gaiola de alojamento padrão, sessão de 24h, com respectivas massas e códigos de biotério.

Espécie	Indivíduo	Sexo	Massa (g)	Código de Biotério
<i>Trinomys yonenagae</i>	<i>1</i>		133	090480
	<i>2</i>			110501
	<i>3</i>		123	080413
	<i>4</i>		143	100499
	<i>5</i>		138	030283
	<i>1</i>		137	090479
	<i>2</i>		150	080405
	<i>3</i>		136	100486
	<i>4</i>			100491
	<i>5</i>		135	100494
<i>Trinomys setosus</i>	<i>1</i>		351	110518
	<i>2</i>		323	110521
	<i>3</i>		312	110509
	<i>4</i>		351	110522
	<i>5</i>		289	110506
	<i>1</i>		225	110515
	<i>2</i>		227	110504
	<i>3</i>		284	110520
	<i>4</i>		282	110517
	<i>5</i>		322	110513

APÊNDICE B: animais utilizados na situação experimental B

Tabela 2: Sujeitos de *Trinomys yonenagae* utilizados na caixa de vidro, sessão de 10min, com respectivas massas e códigos de biotério.

Indivíduo	Faixa de Idade	Idade (dias)	Sexo	Massa (g)	Código de Biotério
1	Aprox. 35 dias	26	♂	73	130560
2		27		72	130561
3		28		38	130562
4		31		58	130567
5		29	♀	35	130563
6		29		56	130566
7		40		64	130558
8		41		59	130559
1		64	♂	105	130560
2		65			130561
3		53		52	130562
4	Aprox. 65 dias	76		79	130555
5		52		39	130563
9		63	♀	58	130564
10		64		60	130565
1	Adultos (mais de um ano)	794	♂	143	100499
2		1112		133	090480
3		1458		123	080413
4		1876		122	070283
5		3805		138	030283
6		812	♀	135	100494
7		932		136	100486
8		1119		137	090479
9		1410		137	090447
10		1586		150	080405

APÊNDICE C: animais e dados da situação experimental C

Tabela 3: Sujeitos de *Trinomys yonenagae* adultos utilizados na caixa de dois compartimentos, sessão de 10min, com respectivas massas e códigos de biotério.

Indivíduo	Sexo	Massa (g)	Código de Biotério
1	♂	133	030276
2		144	060368
3		126	080413
4		128	080414
5		141	030283
6		143	030294
7		102	110501
8		139	110502
9		122	110528
10		121	110529
1	♀	139	090451
2		134	050359
3		144	100486
4		124	030297
5		147	080405
6		136	050357
7		107	100495
8		136	100494
9		132	050344
10		137	020252
11		140	100496

Tabela 4: Datas de experimentos com *Trinomys yonenagae* adultos na caixa bipartida.

Condição Experimental	Data (dd/mm/aaaa)	Dias após 1º Experimento	Dias após 1º Experimento
♂ Solitário	04/08/2012	0	0
Pareado (♂x♂) - Conhecido	05/08/2012	1	0
♀ Solitário	13/09/2012	40	1
Pareado (♀x♀) - Conhecido	14/09/2012	41	1
Pareado (♂x♀)	11/05/2014	645	22
Pareado (♂x♀)	21/05/2014	655	22
Pareado (♂x♀)	22/05/2014	656	22
Pareado (♂x♂) - Desconhecido	02/10/2014	789	26
Pareado (♀x♀) - Desconhecido	03/10/2014	790	26

APÊNDICE D: categorias comportamentais estudadas

Tabela 5: Estados e eventos comportamentais observados e quantificados. Tais categorias foram adotadas a partir de Grant & Mackintosh (1963) para roedores de laboratório, Draper (1967) para ratos, Manaf & Spinelli de Oliveira (2000), Marcomini (2004) e Manaf (2000) para *Trinomys yonenagae*.

Estados Comportamentais	
Andar (An)	Locomoção saltatorial ou não, com velocidade moderada ou lenta
Levantar (Le)	Parado, com apenas as patas posteriores no chão, patas anteriores apoiadas na parede, tronco ereto, cauda esticada ou curvada, orelhas erguidas, com movimentos (ou não) de focinho ou vibrissas.
Parado (Pa)	Parado, em postura bípede ou quadrúpede, orelhas erguidas, podendo apresentar quaisquer movimentos que não locomoção (desde <i>freezing</i> a rotação no próprio eixo, incluindo <i>grooming</i> , urinar e defecar).
Postura de Repouso (PR)	“Parado, corpo em forma esférica, estômago rente ao chão, membros fletidos sobre o corpo, olhos abertos ou semi-abertos, cauda rente ao chão, geralmente enrolada ao redor do corpo” (MANAF, 2000)
Movimento (Mov)	Estado no qual o animal apresenta qualquer movimento, incluindo “Andar”, “Levantar” e girar sobre o próprio corpo.
Eventos Comportamentais	
Urinar ou Defecar (Ur/De)	“Postura na qual presume-se que esteja urinando ou defecando: com as quatro patas no chão, a região posterior levemente abaixada, a cauda levantada (com pequenos movimentos de cauda e da região posterior do corpo, para a direita e esquerda). Geralmente o animal primeiro direciona o focinho para o local, em seguida vira o corpo em 180 graus com um movimento ligeiro, assumindo então esta postura, permanecendo assim por alguns segundos, saindo do local em seguida (sem exibir quaisquer outros tipos de comportamentos direcionados ao local)” (MANAF, 2000).
Encostar Focinho no Chão (FC)	Parado ou andando (An), com as quatro patas no chão, aproximar a extremidade anterior do rostro ao chão, supostamente cheirando.

Observação I: as categorias Urinar e Defecar observadas no presente trabalho diferiram das descritas por Manaf (2000). O comportamento Urinar observado não apresentou os “pequenos movimentos de cauda e da região posterior do corpo, para a direita e esquerda”. Entretanto, observou-se que o animal, ao urinar, apresenta uma sutil elevação da traseira previamente ao ato de urinar. O comportamento Defecar, por sua vez, apresentou-se na maioria das vezes com a postura bípede, e quando quadrúpede, com a traseira encostada no chão.

Observação II: A categoria An não foi analisada separadamente devido ao espaço livre para locomoção do animal ser muito pequeno nos aparatos experimentais nos quais o comportamento foi analisado. Consequentemente, a categoria Mov serviu como parâmetro para se inferir a exploração do animal na sessão.

APÊNDICE E: detalhamento das variáveis estudadas:

- 1) *Número Total de Marcas de Urina*: inclui todo e qualquer tipo de marca que apresente a coloração azulada da fluorescência típica da urina sob luz UV. Esta variável teve como finalidade calcular a variável 4.
- 2) *Número de Marcas de Urina Grandes*: consiste nas marcas de urina com área superior a $0,30\text{cm}^2$. A deposição de tais marcas, em geral, pôde ser observada na análise de vídeo.
- 3) *Número de Marcas de Urina Pequenas*: inclui apenas as marcas de urina de pequenas extensões, com no máximo $0,10\text{cm}^2$.
- 4) *Área Absoluta de Urina (cm^2)*: somatória de todas as áreas correspondentes a todas as marcas de urina encontradas (variável 1). Essa variável é utilizada para elaboração da variável 7.
- 5) *Área Relativa de Urina (%)*: Essa variável apresenta valores comparáveis da área marcada com urina pelo animal em um ambiente, independentemente da massa do animal (que lhe remete ao tamanho) e da área disponível a este para locomoção, permitindo a obtenção de valores comparáveis de área urinada. Seu valor é obtido pela divisão entre a variável 4 e a área total disponível para locomoção (conferida pelo aparato experimental).
- 6) *Área Média por Marca de Urina Grande (cm^2)*: relação para cada sujeito entre a área relativa de urina (variável 4) dividida sobre o número de marcas de urina grandes (variável 2). Tal relação revela a área absoluta média das marcas de urina de um indivíduo na sessão. As marcas de urina pequenas foram desconsideradas neste cálculo, uma vez que não apresentaram variação considerável em sua área.
- 7) *Volume de Urina Estimado (μL)*: estimacão do volume de urina total depositada pelo sujeito no aparato experimental durante a sessão. A partir de um *pool* de urina de *Trinomys yonenagae*, sendo os doadores um macho e uma fêmea com um mL cada, foram depositadas diferentes quantidades em μL (0,1; 0,5; 1,0; 5,0; 10,0; 20,0; 50,0 e 100,0) por meio de uma pipeta (Gilson PIPETMAN® P) sobre uma folha de papel filtro. Tais marcas foram deixadas por 1 hora secando e subsequentemente tiveram sua área medida. Tal procedimento permitiu uma aproximação da área da marca de urina com seu volume, cujos resultados seguem na tabela 4.4.2, e a subsequente formação de uma curva do Volume Estimado em função da Área de Urina (figura 4.4.1). Tal função foi aproximada na equação de primeiro grau, utilizada no cálculo de VU:

$$AU = 0,182 \cdot VU$$

na qual AU ou $f(x)$ representa a Área Absoluta de Urina (cm^2) e VU representa o Volume de Urina Estimado (μL).

Tabela 6: Relação entre volume de urina (μL) sobre papel-filtro e sua respectiva área aproximada (mm).

Volume de Urina (μL) pipetado	Área Aproximada (cm^2) calculada
0,1	0,2
0,5	0,3
1,0	0,3
5,0	1,2
10,0	2,2
20,0	3,9
50,0	9,3
100,0	18,2

Figura 1: Curva-padrão formada entre o “Volume de Urina Pipetado (μL)” e a “Área de Urina no Papel Filtro (cm^2)”, resultado de regressão linear (R^2 Linear = 1,00). Esta curva, montada com os dados da Tabela 4.4.2, representa a fórmula utilizada para o cálculo do item 7, “Volume de Urina Estimado (μL)”.

- 8) *Volume de Urina Depositado (μL) por 100g do Animal*: volume absoluto de urina expelida por um animal durante a sessão dividido sobre sua massa vezes 100. Permite observar o volume de urina depositada relativizado para a massa cada animal.
- 9) *Volume de Urina em Relação à Média de Secreção Diária da Espécie (%)*: conforme relata Marcomini (2004), o volume médio secretado de urina por dia, em *Trinomys yonenagae*, é de $3456\mu\text{L} \cdot 100\text{g}^{-1}$. Assim, calculou-se essa variável a partir do item 8

(Volume de Urina por 100g do Animal), do qual se calculou a porcentagem relativa frente a secreção diária. Logo, multiplicou-se o valor do item 8 a 100 e, em seguida, se dividiu o resultado por 3456.

- 10) *Volume de Urina (μL) por 100g de Animal por Marca de Urina Grande:* relação entre o volume de urina relativizado (variável 8) dividido pelo número de marcas de urina grandes (variável 2). Essa variável revela o volume médio, normalizado a 100g de animal, por marca de urina depositada na sessão, podendo ser comparada com os demais.
- 11) *Número de Pellets de Fezes:* quantificação em escala discreta (unidades) para a quantidade de fezes depositadas no aparato durante cada sessão. Sem intuito em primeira instância, tal variável foi levantada para possíveis futuras relações durante a análise dos resultados.
- 12) *Número de Marcas Vermelhas:* quantificação em escala discreta (unidades) para a quantidade de marcas que apresentam fluorescência em cor rosa-avermelhado sob luz UV. Verificadas como não sendo artefatos por análises paralelas a este projeto, tal variável também foi quantificada para possíveis futuras relações durante a análise dos resultados.

Observação: as variáveis quantificadas que não foram utilizadas na análise dos resultados são as que, em uma análise preliminar, revelaram não possuir nenhum tipo de relação com as demais variáveis de interesse do presente trabalho, assim como não auxiliaram de modo algum às hipóteses serem verificadas.

APÊNDICE F: papéis filtro de fêmeas de *T. yonenagae* na situação experimental A

Figura 2: Papel filtro com padrão de disposição de marcas de urina de *Trinomys yonenagae* adultos fêmeas ($n=5$, $139,5 \pm 7,0$), na gaiola de alojamento em 24h de restrição hídrica e alimentar. Os códigos de biotério de cada indivíduo constam abaixo da fotografia de suas respectivas sessões. As marcas de urina são contornadas em azul, ao passo que os locais onde foram depositadas fezes são marcados com um “x” em marrom. As marcas vermelhas são secreções harderianas. Nota-se que há marcas de urina grandes e pequenas. As grandes, juntamente com as fezes, são depositadas majoritariamente nos cantos da gaiola. As marcas de urina pequenas são espalhadas pela área.

APÊNDICE G: papéis filtro de machos de *T. yonenagae* na situação experimental A

Figura 3: Papel filtro com padrão de disposição de marcas de urina de *Trinomys yonenagae* adultos machos ($n=5$, $134,3 \pm 8,5$), na gaiola de alojamento em 24h de restrição hídrica e alimentar. Os códigos de biotério de cada indivíduo constam abaixo da fotografia de suas respectivas sessões. As marcas de urina são contornadas em azul, ao passo que os locais onde foram depositadas fezes são marcados com um “x” em marrom. As marcas vermelhas são secreções harderianas. Nota-se que há marcas de urina grandes e pequenas. As grandes, juntamente com as fezes, são depositadas majoritariamente nos cantos da gaiola. As marcas de urina pequenas são espalhadas pela área.

APÊNDICE H: papéis filtro de fêmeas de *T. setosus* na situação experimental A

Figura 4: Papel filtro com padrão de disposição de marcas de urina de *Trinomys setosus* (5♂, $134,3 \pm 8,5$; 5♀, $139,5 \pm 7,0$), na gaiola de alojamento em 24h de restrição hídrica e alimentar. Os códigos de biotério de cada indivíduo constam abaixo da fotografia de suas respectivas sessões. As marcas de urina são contornadas em azul, ao passo que os locais onde foram depositadas fezes são marcados com um “x” em marrom. As marcas vermelhas são secreções harderianas. Nota-se que há marcas de urina grandes e pequenas. As grandes, juntamente com as fezes, são depositadas majoritariamente nos cantos da gaiola. As marcas de urina pequenas são espalhadas pela área. Os papéis filtro que foram roídos (2♂ e 2♀,) não foram fotografados.

APÊNDICE I: dados obtidos em situação experimental B

Tabela 7: *Trinomys yonenagae* na faixa de idade de 35 dias de idade (4♂, 60,3±16,3; 4♀, 53,5±12,8), em situação solitária de 10 minutos. Os machos 1, 2 e 3 e a fêmea 5 foram repetidos nas sessões com animais na faixa de 65 dias de idade (ver tabela 8, abaixo).

Sujeito	Sexo	Idade (dias)	Volume de Urina (µL)/100g de Animal
1	♂	26	0,00
2		27	0,00
3		28	0,00
4		31	13,84
5	♀	29	0,00
6		29	18,60
7		40	0,00
8		41	0,00

Tabela 8: *Trinomys yonenagae* na faixa de idade de 65 dias de idade (4♂, 79,0±26,0; 2♀, 44,5±19,1), em situação solitária de 10 minutos. Os machos 1, 2 e 3 e a fêmea 5 foram repetidos nas sessões com animais na faixa de 35 dias de idade (ver tabela 7, acima). Note que o macho 9 apresenta 76 dias de idade, sendo o sujeito mais próximo à idade adulta.

Sujeito	Sexo	Idade (dias)	Volume de Urina (µL)/100g de Animal
1	♂	64	0,00
2		65	0,00
3		59	28,58
9		76	284,67
5	♀	60	10,45
10		63	65,49

Tabela 9: *Trinomys yonenagae* adultos (5♂, 131,8±9,2; 5♀, 139,0±6,2), em situação solitária de 10 minutos. Não houve diferenças estatisticamente significativas entre adultos solitários nos experimentos de caracterização comportamental (caixa de vidro) e de efeito de coespecíficos (caixa de dois compartimentos).

Sujeito	Sexo	Idade (dias)	Volume de Urina (µL)/100g de Animal
1	♂	794	0,00
2		1112	119,93
3		1458	49,32
4		1876	92,55
5		3805	61,71
6	♀	812	221,33
7		932	171,86
8		1119	247,45
9		1410	45,68
10		1586	0

Tabela 10: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultos machos (n=10, 131,4±12,5) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição solitária. 60% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(µL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		0	71,6	28,4	15,6	37
2	0	0	0,0		14				
3	0	0	0,0		1	59,9	40,1	20,5	22
4	0	0	0,0		0	42,5	57,5	12,0	21
5	6	3	108,7	3,1	3	31,7	68,3	1,3	5
6	26	6	174,5	5,0	5	72,1	27,9	39,0	33
7	13	2	401,3	11,6	7	30,3	69,7	9,4	25
8	13	3	186,7	5,4	9	81,6	18,4	18,4	80
9	5	1	128,8	3,7	11	52,1	47,9	25,7	58
10	15	8	567,0	16,4	2	53,1	46,9	31,8	61
Média	7,8	2,3	156,7	7,5	5,2	55,0	45,0	19,3	38,0
Desvio Padrão	8,8	2,8	191,7	5,3	4,9	18,1	18,1	11,6	23,8

OBS.: O sujeito 2 não apresenta valores para as categorias comportamentais pois houve erro na filmagem. Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(µL): volume de urina dispendido na sessão (µL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 11: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultos machos (n=10, 131,4±12,5) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com machos conhecidos. 70% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		0	54,6	45,4	25,7	59
2	15	1	90,9	2,6	13	8,0	92,0	2,8	6
3	0	0	0,0		2	71,4	28,6	54,1	65
4	0	0	0,0		0	3,2	96,8	1,7	4
5	6	2	112,7	3,3	5	19,8	80,2	7,9	23
6	7	3	109,5	3,2	10	36,8	63,3	28,0	29
7	2	2	166,2	4,8	15	42,2	57,8	34,3	32
8	3	0	0,5		3	50,9	49,1	38,2	33
9	2	15	372,7	10,8	1	3,7	96,3	0,8	2
10	2	1	95,5	2,8	4	27,6	72,4	14,1	31
Média	3,7	2,4	94,8	4,6	5,3	31,8	68,2	20,8	28,4
Desvio Padrão	4,6	4,6	114,9	3,1	5,5	23,4	23,4	18,2	21,4

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 12: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultos machos (n=10, 131,4±12,5) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com machos desconhecidos. 70% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUP	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		0	45,6	54,5	16,6	55
2	8	1	101,7	2,9	13	18,4	81,6	9,5	24
3	0	0	0,0		0	27,3	72,8	18,4	55
4	0	0	0,0		0	12,3	87,7	7,9	24
5	11	4	81,2	2,3	6	59,9	40,1	40,0	74
6	3	2	183,6	5,3	9	23,5	76,5	11,7	28
7	9	5	131,6	3,8	7	34,8	65,2	24,2	66
8	1	1	58,0	1,7	2	56,1	43,9	28,7	200*
9	2	1	27,4	0,8	1	20,2	79,8	10,1	18
10	3	2	24,8	0,7	1	17,8	82,2	1,6	5
Média	3,7	1,6	60,8	2,5	3,9	31,6	68,4	16,9	38,8
Desvio Padrão	4,1	1,7	63,0	1,7	4,6	16,9	16,9	11,4	24,1

*O indivíduo 8 apresentou estereotipia em cinco momentos distintos da sessão, resultando em elevado número de ocorrências do evento levantar, que foi contabilizado até 200.

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUP: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 13: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultos machos (n=10, 131,4±12,5) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com fêmeas desconhecidas. 40% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		0	41,4	58,6	16,6	47
2	0	0	0,0		0	79,7	20,3	72,1	28
3	0	0	0,0		0	32,4	67,6	23,4	31
4	0	0	0,0		0	9,7	90,3	6,4	12
5	7	1	82,9	2,4	0	0,4	99,6	0,0	0
6	0	0	0,0		2	30,0	70,0	22,5	40
7	3	1	258,2	7,5	3	42,2	57,8	27,0	79
8	3	1	95,5	2,8	7	39,1	60,9	16,7	47
9	0	0	0,0		12	14,8	85,2	5,1	14
10	10	8	255,1	7,4	5	54,4	45,6	46,5	66
Média	2,3	1,1	69,2	5,0	2,9	34,4	65,6	23,6	36,4
Desvio Padrão	3,7	2,6	108,7	2,8	4,1	24,2	24,2	22,7	25,8

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 14: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultas fêmeas (n=10, 132,3±11,8g) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição solitária. 50% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	25	1	348,1	10,1	11	64,0	36,0	45,4	93
2	4	8	207,1	6,0	0	42,1	57,9	19,5	48
3	13	3	104,6	3,0	20	15,0	85,0	7,3	14
4	8	2	97,3	2,8	16	25,9	74,1	4,4	15
5	0	0	0,0		3	29,8	70,2	13,6	33
6	0	0	0,0		0	57,0	43,0	24,2	63
7	0	0	0,0		0	14,7	85,3	3,6	10
8	14	1	210,4	6,1	1	49,2	50,8	27,5	51
9	0	0	0,0		0	16,7	83,3	6,2	16
10	0	0	0,0		0	40,4	59,6	9,0	34
Média	6,4	1,5	96,7	5,6	5,1	35,5	64,5	16,1	37,7
Desvio Padrão	8,6	2,5	122,5	2,9	7,7	17,8	17,8	13,3	26,5

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 15: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultas fêmeas (n=10, 132,3±11,8g) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com fêmeas conhecidas. 60% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	17	2	225,6	6,5	21	58,1	41,9	43,8	44
2	33	6	277,8	8,0	1	28,8	71,2	15,3	32
3	21	5	176,2	5,1	22	68,4	31,6	55,9	49
4	0	0	0,0		0	18,2	81,8	8,1	22
5	0	0	0,0		0	18,9	81,1	9,9	21
6	0	0	0,0		0	62,4	37,6	29,8	54
7	28	3	287,2	8,3	8	45,0	50,0	18,2	49
8	23	1	724,7	21,0	16	18,9	81,1	9,9	21
9	21	3	187,1	5,4	9	39,0	61,1	3,6	12
10	0	0	0,0		2	59,7	40,3	46,0	40
Média	14,3	2,0	187,9	9,1	7,9	41,7	57,8	24,1	34,4
Desvio Padrão	13,0	2,2	223,3	6,0	8,9	19,8	19,9	18,6	14,7

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 16: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultas fêmeas (n=10, 133,4±11,2g) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com fêmeas desconhecidas. 40% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		0	47,5	52,5	36,0	58
2	2	9	234,1	6,8	0	24,0	76,1	7,9	21
3	11	10	355,1	10,3	17	29,4	70,6	15,1	41
4	0	0	0,0		4	25,3	74,7	1,3	4
5	0	0	0,0		0	59,9	40,1	39,0	74
6	0	0	0,0		2	19,4	80,6	6,5	27
7	3	3	140,6	4,1	0	17,9	82,1	9,2	21
8	27	3	381,7	11,0	3	12,1	87,9	3,6	13
9	0	0	0,0		4	23,2	767,8	5,2	22
10	9	1	188,0	5,4	0	22,7	77,3	14,6	23
Média	5,2	2,6	129,9	7,5	3,0	28,1	141,0	13,8	30,4
Desvio Padrão	8,7	3,8	153,8	3,0	5,2	14,5	220,7	13,2	21,3

OBS.: O sujeito 10 desta condição não é o mesmo que nas demais condições. A fêmea 10 das demais condições faleceu no período entre as sessões “pareada com machos desconhecidos” e “pareada com fêmeas desconhecidas”. Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov.

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 17: Dados individuais de *Trinomys yonenagae* adultas fêmeas (n=10, 132,3±11,8g) em caixa bipartida, sessão de 10min, condição pareada com machos desconhecidos. 30% dos indivíduos urinaram.

Ind	n°MUp	n°MUg	VU(μL)	V(%)	n°F	Mov(%)	Par(%)	Lev(%)	fLev
1	0	0	0,0		1	48,3	51,7	41,0	36
2	7	4	319,3	9,2	10	12,5	87,5	5,4	13
3	0	3	188,2	5,4	7	28,7	71,3	20,6	21
4	0	0	0,0		0	22,5	77,5	2,5	10
5	0	0	0,0		0	75,4	24,6	55,0	91
6	0	0	0,0		2	18,9	81,1	11,6	35
7	2	2	128,6	3,7	0	23,0	77,0	12,7	29
8	0	0	0,0		4	24,7	75,3	15,9	32
9	0	0	0,0		0	31,0	69,0	12,9	41
10	0	0	0,0		0	41,7	48,4	28,4	50
Média	0,9	0,9	63,6	6,1	2,4	32,7	66,3	20,6	35,8
Desvio Padrão	2,2	1,5	112,3	2,8	3,5	18,3	19,1	16,5	23,0

OBS.: Todas as variáveis passaram no teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov, exceto n°MUp (sig.=0,031).

Legenda:

Ind: Indivíduo

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Par(%): tempo dispendido em Parado (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Tabela 18: Resultado de ANOVA dois fatores (sexo e condição), múltiplas variáveis, de *Trinomys yonenagae* adultos (n=21, 131,8±12,1g), em caixa bipartida, sessão de 10min, em todas as condições experimentais (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e com sexo oposto). Foram feitos testes *post-hoc* de Tukey HSD para variáveis paramétricas de Bonferroni para não-paramétricas (n°MUp).

Variável de Análise		n°MUp	n°MUg	VU	n°F	Mov(%)	Lev(%)	Lev/Mov	n°L
Homogeneidade			0,55	0,36	0,15	0,08	0,51	0,45	0,61
Fator Sexo	F	1,92	0,02	0,56	0,05	0,73	0,17	0,02	0,56
	sig.	0,17	0,88	0,46	0,83	0,40	0,68	0,88	0,46
Fator Condição	F	3,68	0,73	1,08	1,87	2,26	0,93	3,44	0,52
	sig.	0,02*	0,54	0,37	0,14	0,09	0,43	0,02*	0,68
Interação entre Fatores Sexo & Condição	F	2,87	0,37	1,18	0,38	1,93	0,20	0,47	1,08
	sig.	0,04*	0,78	0,32	0,77	0,13	0,90	0,71	0,36
Testes Post-Hoc	S - P ^{ms} _c	1,00	0,99	0,99	0,86	0,57	0,78	0,07	0,90
	S - P ^{ms} _d	1,00	0,99	0,90	0,79	0,08	0,97	0,48	0,95
	S - P ^{so} _d	0,14	0,75	0,55	0,24	0,27	0,81	0,03*	1,00
	P ^{ms} _c - P ^{ms} _d	0,36	1,00	0,75	0,32	0,67	0,51	0,70	0,61
	P ^{ms} _c - P ^{so} _d	0,02*	0,55	0,36	0,15	0,95	1,00	0,98	0,96
	P ^{ms} _d - P ^{so} _d	1,00	0,62	0,92	0,97	0,93	0,54	0,45	0,89

Legenda:

Variáveis analisadas

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Condições analisadas

S: solitária

P^{ms}_c: pareada mesmo sexo conhecido

P^{ms}_d: pareada mesmo sexo desconhecido

P^{so}_d: pareada sexo oposto desconhecido

Tabela 19: Resultado de ANOVA um fator (grupo experimental), múltiplas variáveis, de *Trinomys yonenagae* adultos (n=21, 131,8±12,1g), em caixa bipartida, sessão de 10min, em todas as condições experimentais (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e com sexo oposto).

Variável		n°MUp	n°MUg	VU	n°F	Mov(%)	Lev(%)	n°L
Grupos	F	3,18	0,52	1,16	0,96	1,82	0,51	0,77
	Sig.	0,01	0,82	0,34	0,47	0,10	0,82	0,62

Os testes *post-hoc* de Bonferroni para variáveis não-paramétricas revelou diferenças estatisticamente significativas na variável n°MUp entre os grupos: $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♂}^{\text{d}}$ (sig.=0,02) e $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♀}^{\text{d}}$ (sig.<0,00). Caso sejam desconsiderados da análise os indivíduos que não marcaram na sessão, os grupos que diferem estatisticamente entre si são: $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♂}^{\text{c}}$ (sig.=0,04), $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♂}^{\text{d}}$ (sig.=0,04), $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♀}^{\text{d}}$ (sig.=0,01), e $\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♀}^{\text{d}}$ (sig.<0,00).

Legenda:

Variáveis analisadas

n°MUp: número de marcas de urina pequenas

n°MUg: número de marcas de urina grandes

VU(μL): volume de urina dispendido na sessão (μL)

VU(%): volume de urina em relação à porcentagem diária da espécie

n°F: número de *pellets* de fezes dispendidos na sessão

Mov(%): tempo dispendido em Movimento (%)

Lev(%): tempo dispendido em Levantar (%)

fLev: frequência de Levantar em 10min de sessão

Grupos experimentais

♂^{s} : machos solitários

♂^{c} : machos pareados com machos conhecidos

♂^{d} : machos pareados com machos desconhecidos

$\text{♂}^{\text{c}} \times \text{♀}^{\text{d}}$: machos pareados com fêmeas desconhecidas

♀^{s} : fêmeas solitárias

♀^{c} : fêmeas pareadas com fêmeas conhecidas

♀^{d} : fêmeas pareadas com fêmeas desconhecidas

$\text{♀}^{\text{c}} \times \text{♂}^{\text{d}}$: fêmeas pareadas com machos desconhecidas

Tabela 20: nºMUp individuais conforme o grupo experimental de *Trinomys yonenagae* adultos (n=21, 131,8±12,1g), em caixa bipartida, sessão de 10min, em todas as condições experimentais (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e com sexo oposto).

Sujeito	Condição							
	♂ ^s	♂ ^{♂c}	♂ ^{♂d}	♂ ^{♀d}	♀ ^s	♀ ^{♀c}	♀ ^{♀d}	♀ ^{♂d}
1	0	0	0	0	26	19	0	0
2	0	16	9	0	12	39	11	13
3	0	0	0	0	16	26	21	3
4	0	0	0	0	10	0	0	0
5	9	8	15	8	0	0	0	0
6	32	10	5	0	0	0	0	0
7	15	4	14	4	0	31	6	4
8	16	3	2	4	15	24	30	0
9	6	17	3	0	0	24	0	0
10	23	3	5	18	0	0	10	0
Média	14,4	8,7	7,6	4,9	9,9	20,4*	9,8	2,5
Desvio Padrão	10,8	5,9	5,2	6,5	9,4	13,9	10,9	4,5
Mediana	15	8	5	4	11	24	8	0

A ANOVA um fator (grupo experimental), múltiplas variáveis, apontou diferença em nºMUp entre os grupos (F=3,18; sig.=0,01). Os testes *post-hoc* de Bonferroni para variáveis não-paramétricas revelou diferenças estatisticamente significativas na variável nºMUp entre os grupos: ♀^{♀c} x ♂^{♀d} (sig.=0,02) e ♀^{♀c} x ♀^{♂d} (sig.<0,00).

Tabela 21: nºMUp individuais conforme o grupo experimental de *Trinomys yonenagae* adultos (n=16, 125,1±29,9g), em caixa bipartida, sessão de 10min, em todas as condições experimentais (solitária, pareada com mesmo sexo, conhecido e desconhecido, e com sexo oposto). Foram considerados na análise apenas os indivíduos que dispenderam volume de urina em ao menos uma condições experimentais.

Sujeito	Condição							
	♂ ^s	♂ ^{♂c}	♂ ^{♂d}	♂ ^{♀d}	♀ ^s	♀ ^{♀c}	♀ ^{♀d}	♀ ^{♂d}
1					26	19	0	0
2	0	16	9	0	12	39	11	13
3					16	26	21	3
4					10	0	0	0
5	9	8	15	8				
6	32	10	5	0				
7	15	4	14	4	0	31	6	4
8	16	3	2	4	15	24	30	0
9	6	17	3	0	0	24	0	0
10	23	3	5	18	0	0	10	0
Média	14,4	8,7	7,6	4,9	9,9	20,4	9,8	2,5
Desvio Padrão	10,8	5,9	5,2	6,5	9,4	13,9	10,9	4,5
Mediana	15	8	5	4	11	24	8	0

A ANOVA um fator (grupo experimental), múltiplas variáveis, apontou diferença em nºMUp entre os grupos (F=3,70; sig.<0,00). Os testes *post-hoc* de Bonferroni para variáveis não-paramétricas revelou diferenças estatisticamente significativas na variável nºMUp entre os grupos: ♀^{♀c} x ♂^{♂c} (sig.=0,04), ♀^{♀c} x ♂^{♀d} (sig.=0,04), ♀^{♀c} x ♂^{♂d} (sig.=0,01), e ♀^{♀c} x ♀^{♂d} (sig.<0,00).