

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

JULIANA MALANGE MARQUES

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE RODENTIA:
UMA ABORDAGEM COMPORTAMENTAL**

v.1

São Paulo
2009

JULIANA MALANGE-MARQUES

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE RODENTIA: UMA
ABORDAGEM COMPORTAMENTAL**

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção de título de Mestre em Neurociências e Comportamento.

Área de Concentração: Neurociências e Comportamento.

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

v.1

São Paulo
2009

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

Catálogo na publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Malange-Marques, Juliana.

Relações filogenéticas de Rodentia: uma abordagem comportamental / Juliana Malange-Marques; orientadora Elisabeth Spinelli de Oliveira. -- São Paulo, 2009.

119 p.

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

1. Filogenia 2. Roedores 3. Etologia animal 4. Comportamento de limpeza (animal) I. Título.

QH367.5

FOLHA DE APROVAÇÃO

Juliana Malange-Marques

Relações filogenéticas de Rodentia: uma abordagem comportamental

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção de título de Mestre em Neurociências e Comportamento.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Profª Drª Elisabeth Spinelli de Oliveira – Orientadora

Assinatura: _____

Prof. Dr.

Assinatura: _____

Prof. Dr.

Assinatura: _____

Prof. Dr.

Assinatura: _____

Prof. Dr.

Assinatura: _____

À mulher da minha vida: querida mamãe.
E a todos aqueles que me constróem, deixando a ‘vaga impressão
de terem ficado’

AGRADECIMENTOS

À minha querida orientadora Beti, que muito me ensina e inspira. Agradeço imensamente pela orientação, amizade e carinho nestes anos, e espero mantermos este vínculo maravilhoso por muitos anos mais.

Ao querido Carlos, eterno orientador, por ter iniciado este trabalho comigo, e por suas contribuições no exame de qualificação. Agradeço também por toda a amizade e carinho.

Ao Prof. Lino Bueno pelos valiosos comentários durante o exame de qualificação.

Ao pessoal do Biotério de Criação do Instituto Adolfo Lutz pelo apoio total sempre, inclusive na coleta de dados: Evelyn, José Augusto, José Eduardo, Fran, Luci, Regina, Ozélia, Oscar, Rui, Marilza, Maria, Nereide e Roberto. (Espero não ter esquecido de ninguém!)

À Nina Furnari pela contribuição enorme com filmagens de *Cavia intermedia* provenientes de seu trabalho de doutorado e à ela e à Patrícia Ferreira Monticelli pela contribuição com as filmagens das outras *Cavia*, desde os tempos da IC. Ao colega Dr. Paulo Manaf por também ceder gentilmente filmagens dos rabos-de-facho.

Ao Prof. Dr. Paulo Sérgio D'Andréa e ao Bernardo Teixeira pela permissão e ajuda durante a coleta de dados dos punarés no Lab. de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, IOC - Fiocruz – RJ.

Às queridas amigas, sempre tão presentes: Bel, Íris, Gel, JuBs, Meiroca e Thá (em ordem alfabética para não causar ciúme!). E aos seus respectivos. Obrigada pelas risadas nos momentos tensos e pelas experiências compartilhadas.

Ao Felipe, presença fundamental para que este trabalho fosse começado. E por acompanhar grande parte deste estudo e “botar a maior fé” em mim! Obrigada também à todos os Pascuet, em especial à Neus e Iaia, por todo o carinho.

À minha família linda! Pobre dos que tiveram que agüentar meus dias de mau humor... Mari, Junior, mama, Lincoln, Filipe e Sá (e agora Manu): muito obrigada!

Ao meu querido Hilton, pelo colorido de cada dia! Obrigada pelas inspirações pessoais e profissionais.

E finalmente, aos fantásticos e, claro, **enigmáticos** roedores! Em especial aos nordestinos, que tanto me encantam.

Ao CNPq, pela bolsa concedida.

MALANGE, J. **Relações filogenéticas de Rodentia: uma abordagem comportamental.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo – USP. São Paulo, 2009.

RESUMO

As relações filogenéticas em Rodentia são complexas, sendo a posição de Hystricognathi controversa quando analisada por dados morfológicos e moleculares. O presente estudo propõe uma reavaliação desta filogenia a partir de uma perspectiva comportamental. Seqüências probabilísticas do comportamento de autolimpeza (*grooming*) foram obtidas, através do programa EthoSeq, em um grupo de 12 espécies de roedores. O grupo interno é constituído por cinco Sciurognathi [*Calomys callosus* (*Cc*), *Mesocricetus auratus* (*Ma*), *Rattus norvegicus* (*Rn*), *Mus musculus* (*Mm*), e *Meriones unguiculatus* (*Mu*)] e sete Hystricognathi [*Cavia aperea* (*Ca*), *C. porcellus* (*Cp*), *C. intermedia* (*Ci*), *Coendou prehensilis* (*Cop*), *Trinomys yonenagae* (*Ty*), *Thrichomys pachyurus* (*Tp*) e *Thrichomys laurentius* (*Tl*), sendo esta espécie representada por duas populações coletadas na Bahia (BA) e no Piauí (PI), respectivamente). Duas espécies representaram os grupos externos: *Felis silvestris f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*. A análise de sinal filogenético em seqüências de autolimpeza mostra que é necessário o uso de um conjunto de comportamentos organizados em diferentes graus de complexidade (unidades isoladas, díades, e seqüências mais longas) para a resolução das relações nos diferentes níveis taxonômicos estudados. Para a análise cladística usou-se o programa TNT e uma matriz composta por 23 caracteres contínuos (frequência de autolimpeza) e 7.152 numéricos (seqüências de autolimpeza). A única árvore parcimoniosa obtida foi: (*Fc*, (*Oc*, (*Cop*, (*Ci*, (*Ty*, (((*Ca*, *Cp*), ((*Tl*-BA, (*Tp*, *Tl*-PI)), ((*Mm*, *Rn*), (*Mu*, (*Cc*, *Ma*)))))))). A obtenção deste resultado mostra a adequação do uso de caracteres comportamentais no estudo de relações filogenéticas mesmo em grupos complexos

como Rodentia. Frequência de autolimpeza é filogeneticamente informativo. Os resultados confirmam monofilia de Rodentia mas não resolvem a questão da monofilia de Hystricognathi. Indicam ainda que as duas populações de *Thrichomys laurentius* são distintas. Sugere-se que outros caracteres comportamentais em combinação com caracteres morfológicos e/ou moleculares devam ser incluídos em análises filogenéticas a fim de contribuir para esclarecimentos a respeito da evolução dos roedores, principalmente os hystricognatas da América do Sul.

Palavras-chave: Filogenia, Rodentia, comportamento animal, comportamento de autolimpeza.

MALANGE, J. **A behavioral approach to the phylogeny of Rodentia**. Master Dissertation. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

ABSTRACT

The phylogenetical relationships within Rodentia are complex, and the position of Hystricognathi differs when estimated through different kinds of data (morphology or DNA). This paper focuses on a still different kind of data: we estimate the phylogeny of the group through behavioral characters. We obtained probabilistic grooming sequences with the program EthoSeq, in a group of 12 rodent species. The ingroup consisted of five Sciurognathi [*Calomys callosus* (Cc), *Mesocricetus auratus* (Ma), *Rattus norvegicus* (Rn), *Mus musculus* (Mm), e *Meriones unguiculatus* (Mu)] and seven Hystricognathi [*Cavia aperea* (Ca), *C. porcellus* (Cp), *C. intermedia* (Ci), *Coendou prehensilis* (Cop), *Trinomys yonenagae* (Ty), *Thrichomys pachyurus* (Tp) e *Thrichomys laurentius* (Tl), this last species represented by two different populations, one from Bahia and another from Piauí state. The outgroup consisted of two species: *Felis silvestris f. catus* and *Oryctolagus cuniculus*. The analysis shows that the use of different levels of behavioral complexity (isolated behavioral units, sequences of two units – dyads, and longer sequences – routines) is necessary for the resolution of the relationships of the taxa studied. The program TNT was used for the cladistic analysis of a matrix with 23 continuous characters (frequency of grooming units) and 7152 discrete characters (grooming sequences). We obtained one single most parsimonious tree: (*Fc*, (*Oc*, (*Cop*, (*Ci*, (*Ty*, (((*Ca*, *Cp*), ((*Tl*-BA, (*Tp*, *Tl*-PI)), ((*Mm*, *Rn*), (*Mu*, (*Cc*, *Ma*)))))))))). This result shows that behavioral characters are adequate to solve the internal relationships even of complex groups such as Rodentia. There is phylogenetic signal in frequency of grooming units. Although Rodents result monophyletic in our analysis, we could not solve the relationships within Hystricognathi. The two populations of *Thrichomys laurentius* appear as

distinct species. We suggest that other behavioral characters should be combined with other, morphological and/or molecular databases, in order to clarify the relationships within Rodentia, specially within the South America histricognaths.

Key words: Phylogeny, Rodentia, animal behavior, *grooming* behavior.

SUMÁRIO

I – INTRODUÇÃO, 13

1. RODENTIA, 13

1.1 Diversidade e distribuição, 13

1.2 Classificação, 13

1.3 Hystricognathi e Caviomorpha, 17

.1 A origem dos roedores da América do Sul como exemplo de complexidade do grupo, 17

1.4 Filogenia, 19

2. SISTEMÁTICA, 23

2.1 A fenética, 23

2.2 A sistemática filogenética, 24

.1 Critérios para o estabelecimento de homologia, 25

.2 Construção de cladogramas, 26

.2.1 O uso de caracteres morfológicos, 26

.2.2 O uso de caracteres moleculares, 26

.2.3 O uso de caracteres comportamentais, 28

3. O COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA, 31

3.1 A história evolutiva da autolimpeza, 31

3.2 Definição, 32

3.3 Subunidades, 33

3.4 Padrão seqüencial, 36

3.5 Ontogênese, 37

3.6 Funções, 39

3.7 Substratos neurais, 41

3.8 Influência genética, 41

3.9 Medidas de comportamento, 42

4. PROPOSTA, 43

5. OBJETIVOS, 46

II – MATERIAL E MÉTODOS, 47

1. SUJEITOS EXPERIMENTAIS, 47
 2. ALOJAMENTO E MANUTENÇÃO, 47
 3. PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL, 47
 - .1 Etograma, 50
 4. TRATAMENTO DOS DADOS, 59
 - .1 Frequência de autolimpeza, 59
 - .1.1 O uso como caráter, 59
 - .1.2 A escolha dos caracteres, 59
 - 4.2 Sequências de autolimpeza, 60
 - 4.3 Análise Cladística, 62
- III – RESULTADOS E DISCUSSÃO, 64
1. DELIMITAÇÃO DO ETOGRAMA E SEU IMPACTO NA FILOGENIA, 64
 2. SINAL FILOGENÉTICO E ESTRUTURA COMPORTAMENTAL, 68
 - .1 Análise 1, 68
 - .2 Análise 2, 69
 - .3 Análise 3, 72
 3. COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA E FILOGENIA DE RODENTIA, 76
 - .1 Proposições atualmente mais aceitas, 76
 - .2 Filogenia baseada em frequência de autolimpeza, 78
 - .3 Filogenia baseada em sequência de autolimpeza, 80
 - .4 Análise de matriz mista de caracteres, 86
- IV – CONCLUSÕES, 94
- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS, 96
- GLOSSÁRIO, 111
- ANEXOS – incluindo anexos em versão digital (CD-ROM), 113

I – INTRODUÇÃO

1. RODENTIA

1.1 **Diversidade e distribuição**

Entre as ordens de mamíferos, Rodentia é a que se apresenta com maior número de espécies, 2.052, inclusas em 468 gêneros e 29 famílias recentes (Nowak, 1999). Este número expressivo representa aproximadamente 43% das espécies viventes conhecidas de mamíferos recentes (Woods *in* Wilson e Reeder, 1993), e é elevado para 50 famílias se forem considerados os grupos extintos (Carleton, 1984 *apud* Lockett e Hartenberger, 1985).

Os membros da ordem possuem grande diversidade em sua morfologia, comportamento, modo de vida e distribuição geográfica.

O grupo está distribuído em todo o mundo, com exceção da Antártida. Originariamente ausentes nas ilhas oceânicas e na Nova Zelândia, estes animais foram posteriormente introduzidos nesses locais pelo homem (Eisenberg e Redford, 1999).

1.2 **Classificação**

A diversidade de Rodentia, com ampla ocorrência de paralelismos e convergências, reflete-se nas dificuldades de sua classificação.

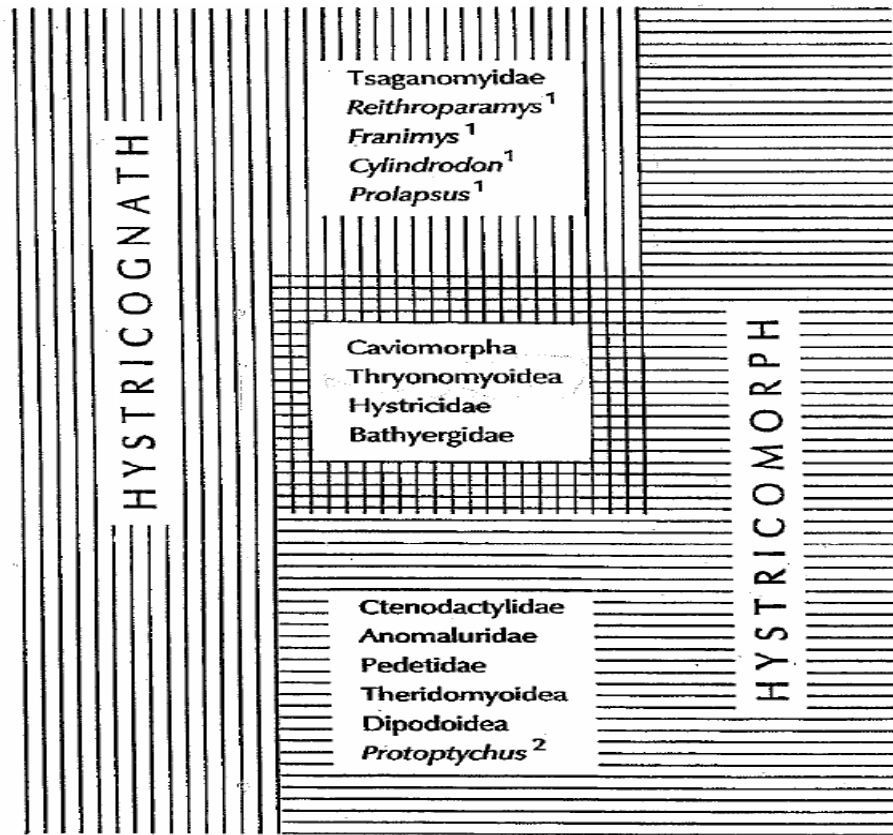
Uma das classificações mais antigas de grupos viventes é a de Brandt, 1855 (*apud* Frabotta, 2005) que dividiu a ordem em três subordens, baseando-se em estruturas morfológicas como o arco do zigomático, o forâmen infraorbital e a inserção do músculo masseter, e propôs a denominação Sciuomorpha, Myomorpha e Hystricomorpha. Neste contexto esquilos e marmotas são classificados como sciuromorfos; ratos, hamsters e camundongos como miomorfos; e os roedores sul-americanos (por exemplo, cobaias, cotias, ouriços, capivaras, preás, chinchilas, maras, tuco-tucos, pacas e ratos-de-espinho) são histricomorfos e recebem a denominação especial de Caviomorpha.

Tullberg em 1899 (*apud* Frabotta, 2005) propôs o reconhecimento de apenas duas subordens: Sciurognathi e Hystricognathi, baseando-se especialmente na estrutura óssea da mandíbula (angulação mandibular). Esta característica é ainda aceita como diagnóstico das subordens (Wood, 1955; Wilson e Reeder 1993; McKenna e Bell, 1997, Nowak 1999). Características anatômicas da mandíbula e de dentição são também reconhecidas para classificar infraordens e famílias em Rodentia (Nowak, 1999).

Embora os termos “Hystricomorpha” e “Hystricognathi” sejam usados por alguns autores como sinônimos nem todos histricomorfos são histricognatas, como mostra a figura 1. A condição anatômica histricomorfa também pode ser encontrada em alguns membros sciurognatos como Ctenodactylidae, Anomaluridae e Pedetidae (Fig.1).

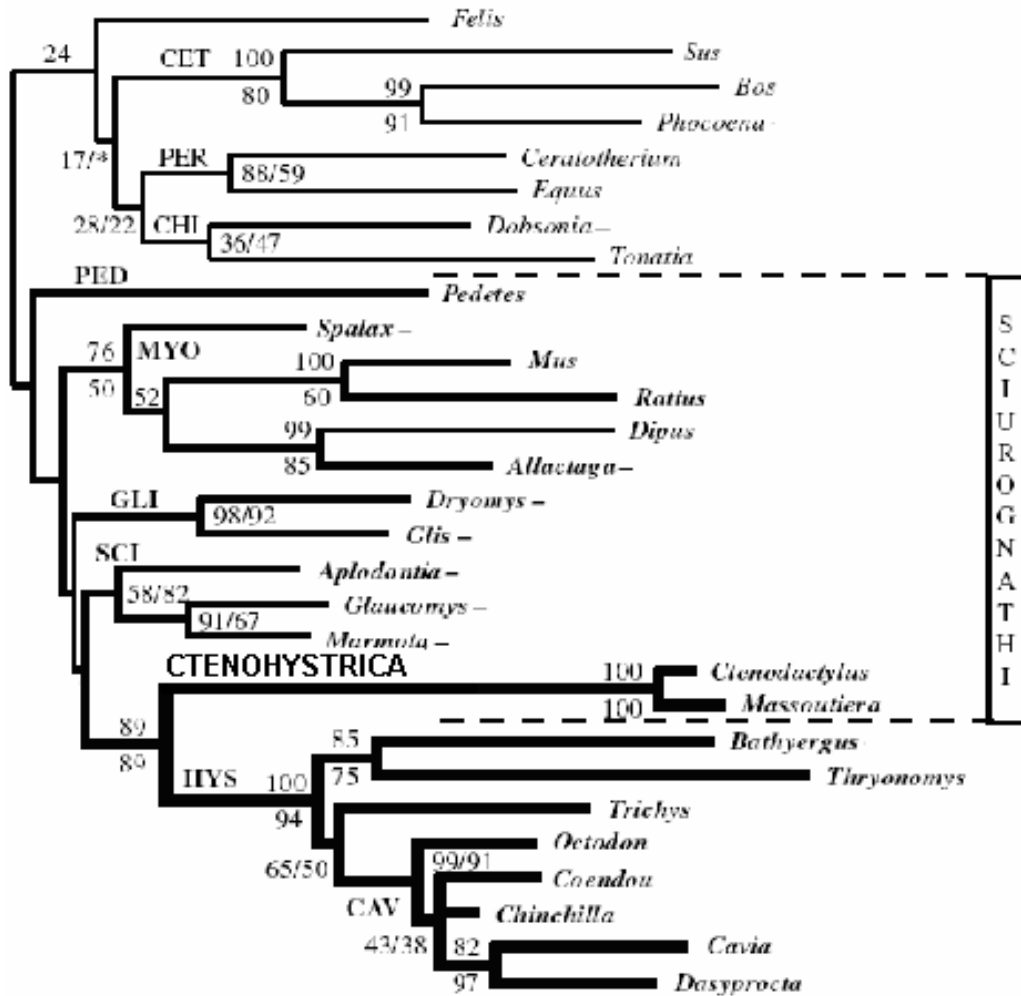
Segundo proposta de Carleton e Musser (2005), o grupo Hystricomorpha – não mais subordem - passa a ser uma hipótese taxonômica que une os Ctenodactylidae aos roedores histricognatas e recebe a denominação de Entodacrya ou Ctenohystrica. Esta classificação apresenta uma forte sustentação de dados morfológicos e moleculares, como por exemplo, o trabalho de Huchon *et al* (2000) que, analisando seqüências de DNA, deu suporte filogenético para Ctenohystrica (Fig.2).

Fig.1 Grupos de roedores de acordo com características Hystricomorpha e Hystricognathi



Este esquema representa a complexidade do grupo, e as controvérsias com relação à classificação dos taxons em Rodentia baseada em dados morfológicos. Retirado de Martin, 1992.

Fig.2 A análise de seqüências de DNA propõe um grupo denominado de Ctenohystrica



Esta topologia construída a partir de dados moleculares coloca Myomorpha (MYO), incluídos os gêneros *Mus* e *Rattus*, e Sciuroomorpha, incluídos os gêneros *Aplodontia* e *Marmota*, dentro de Sciurognathi; Hystricognathi (HYS) é considerado grupo-irmão de Ctenodactylidae, representados por *Ctenodactylus* e *Massoutiera*, formando o grupo Ctenohystrica. Adaptado de Huchon *et al* (2000).

A tabela 1 mostra as principais classificações propostas para Rodentia desde 1758 até 2004, baseadas em diferentes abordagens experimentais.

Tab.1 Propostas de classificação para a ordem Rodentia baseadas em morfologia, biogeografia, dados moleculares e paleontologia

Autor	Base	Divisão
Linnaeus (1758)	incisivos	Glíres ¹
Cuvier (1817)	presença de clavícula	Claviculata ¹
Brandt (1855)	aparato zigomassetérico	Myomorpha / Sciuroomorpha / Hystricomorpha ¹
Alston (1876)	número de incisivos	Simplicidentata ¹
Zittel (1893)	aparato zigomassetérico	adicionou Protogomorpha à classificação de Brandt ¹
Tullberg (1899)	ângulo da mandíbula inferior	Hystricognathi / Sciurognathi – dividiu Hystricognathi
Wood (1937)	aparato zigomassetérico	ressurgiu Protogomorpha
Lavocat (1951)	ângulo da mandíbula inferior	adicionou Atyognathes à classificação de Tullberg
Schaub (1953)	dentição	dividiu Hystricomorpha em Pentolophodonta e Nototrogomorpha
Wood (1955)	aparato zigomassetérico	adicionou Theridiomorpha, Castorimorpha, Caviomorpha e Bathergomorpha à classificação de Brandt – abandonado Protogomorpha
Wood (1958)	aparato zigomassetérico	Protogomorpha novamente reconhecido
Wood (1965)	medidas morfológicas	Caviomorpha / (Brandt's) Myomorpha / Protogomorpha mais quinze famílias <i>incertae sedis</i>
Thaler (1966)	dentição	adicionou Glirimorpha e Geomorpha à classificação de Brandt
Lavocat (1969)	biogeografia	removeu Phiomorpha de Hystricomorpha
Bugge (1974)	artérias craniais	adicionou à classificação de Brandt (Myomorpha, Sciuroomorpha, Hystricomorpha) os grupos propostos por Woods (Castorimorpha, Protogomorpha, Caviomorpha) e adicionou Erethizontamorpha e Anomaluroomorpha
Wood (1975)	anatomia cranial	readotou a classificação de Tullberg (Sciurognathi e Hystricognathi) e adicionou Framomorpha
Chaline & Mein (1979)	anatomia paleontológica	adicionou Ctenodactylomorpha ao esquema geral de Brandt
Graur et al. (1991)	seqüências de proteínas	propôs parafilia de roedores
D'Erchia et al. (1996)	genomas mtDNA	apoiou parafilia de roedores
Reyes et al. (1998)	genomas mtDNA	aumentou a amostragem taxonômica – apoiou a parafilia de roedores
Reyes et al. (2000)	genomas mtDNA	aumentou a amostragem taxonômica – apoiou a parafilia de roedores
Murphy et al. (2001a, b)	mtDNA e mtDNA	maior série de dados – forte evidência para monofilia de roedores e Glíres
Hudelot et al. (2003)	mtRNA	incorporou modelos baseados em RNA – apoiou monofilia de roedores
Marivaux et al. (2004)	dentição fóssil	divisão em: Ctenohystrica / Ischyromyiformes
Reyes et al. (2004)	genomas mtDNA	aumentou a amostragem taxonômica – apoiou monofilia de roedores e Glíres

¹Classificado com lagomorfos (coelhos, lebres) na ordem Glíres anteriormente a Gidley (1912).

Até a década de 90, os estudos eram baseados em características morfológicas, tais como aparato zigomassetérico, dentição e mandíbula. A partir de então, novas filogenias, baseadas em dados moleculares, foram propostas, sugerindo parafilia de Rodentia. Um grupo polifilético é aquele que não compartilha um ancestral comum. Segundo definição de Amorim, 2002 denomina-se grupo polifilético “um grupo taxonômico correspondente a um grupo monofilético maior do qual se retirou um grupo parafilético subordinado”. Grupo parafilético é aquele grupo polifilético em que estão incluídos alguns taxa – e não todos os membros do grupo - descendentes de um ancestral comum. Adaptado de Frabotta (2005).

1.3 Hystricognathi e Caviomorpha

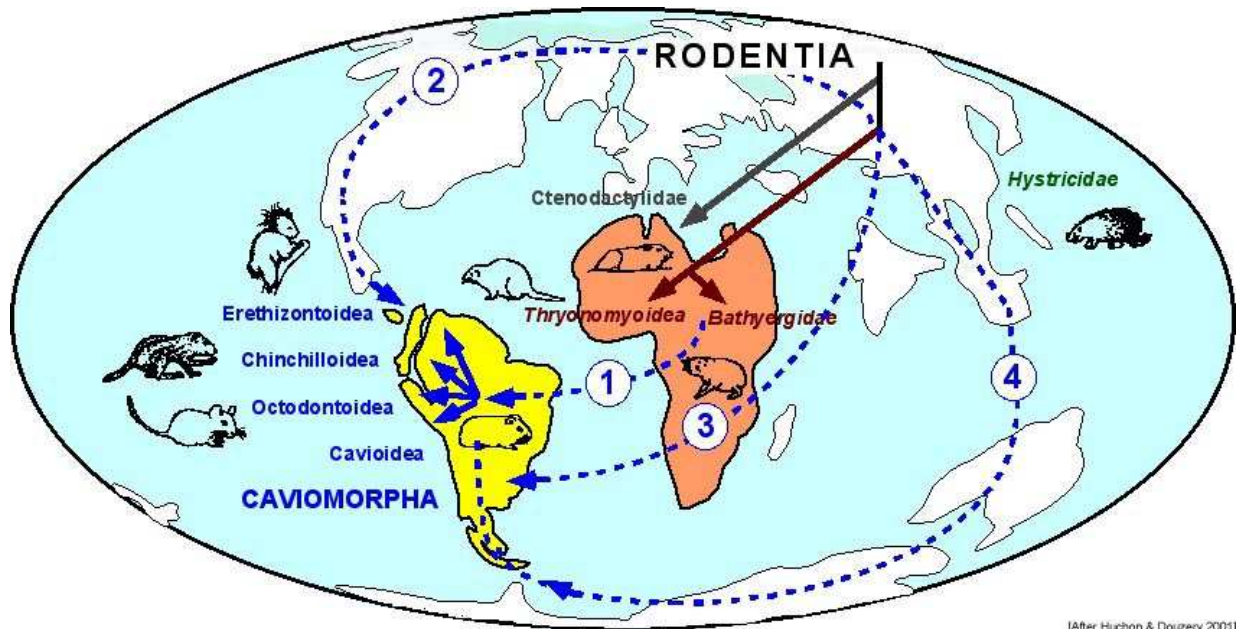
1.1 A origem dos roedores da América do Sul como exemplo de complexidade do grupo

As maiores controvérsias a respeito da história evolutiva de Rodentia referem-se aos Hystricognathi e especialmente aos Caviomorpha, grupo caracterizado por grande diversidade ecológica. Hystricognathi é representada pelos Caviomorpha do Novo Mundo, com o maior número de famílias (superfamílias Erethizontoidea, Caviioidea, Octodontoidea e Chinchilloidea), e os Phiomorpha do Velho Mundo.

Woods (1982 *apud* Lockett e Hartenberger, 1993), analisando parâmetros moleculares e morfológicos não encontrou divergência filogenética entre os Histricognathi do Velho e do Novo Mundo, sugerindo o abandono da nomenclatura Caviomorpha como infraordem. Posteriormente esta proposta foi apoiada por Lockett (1985) e Lockett e Hartenberger (1993), mas o termo Caviomorpha é ainda usado (Carleton, 1984, Quintana, 1998, Huchon e Douzery, 2001, entre outros).

Considera-se que os primeiros roedores que chegaram à América Sul, durante a transição do Eoceno-Oligoceno, quando o continente estava ainda isolado, pertencem ao grupo Caviomorpha (Wyss *et al*, 1993). A complexidade filogenética do grupo reflete-se na própria questão de sua origem, não havendo um consenso a respeito. Uma das hipóteses mais aceitas é a origem africana e sua posterior migração via Oceano Atlântico. No entanto, existem propostas alternativas (Fig.3).

Fig.3 As hipóteses sobre a origem e as rotas migratórias dos Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi) na América do Sul, durante o Terciário, período em que existiu como continente isolado



A hipótese atualmente mais aceita é a da origem africana dos Caviomorpha através da rota 1. O emprego de dados moleculares sugere uma origem asiática dos Caviomorpha, com posterior migração do grupo para a América do Sul via Austrália-Antártida (rota 4). O estudo não descarta, porém, a possibilidade de migração para América do Sul via África (rotas 1 e 3). Retirado de Huchon e Douzery, 2001.

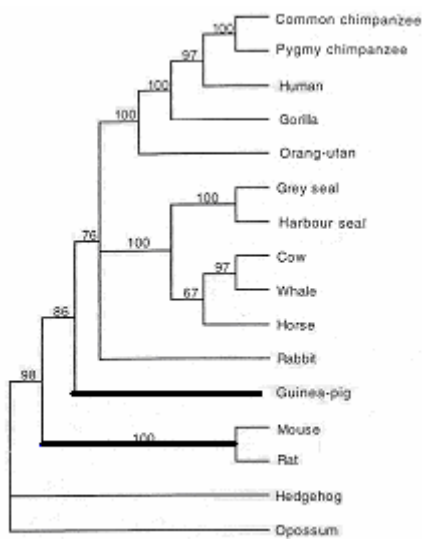
1.4 Filogenia

O compartilhamento de um ancestral comum por todos os seus descendentes define um grupo monofilético e este conhecimento é fundamental para a compreensão da história evolutiva de um determinado táxon de interesse.

A monofilia dos roedores foi primeiramente questionada por Graur *et al* (1991) a partir de dados moleculares (seqüências de nucleotídeos e de 15 proteínas). Este trabalho propôs a elevação da subordem Hystricomorpha ao nível de ordem e sua exclusão de Rodentia. Estudo do mesmo grupo, realizado em 1992 (Li *et al*), baseado na seqüência de aminoácidos de 18 proteínas com 2.413 locais de alinhamento, contestou tanto a monofilia dos caviomorfos, quanto a dos miomorfos. Posteriormente, o trabalho de D'Erchia *et al*

(1996), baseado em análises do RNA mitocondrial, também questionou a monofilia de Rodentia (Fig.4).

Fig.4 Proposta filogenética baseada em seqüências de um gene mitocondrial completo de *Cavia porcellus* e de outros 15 mamíferos



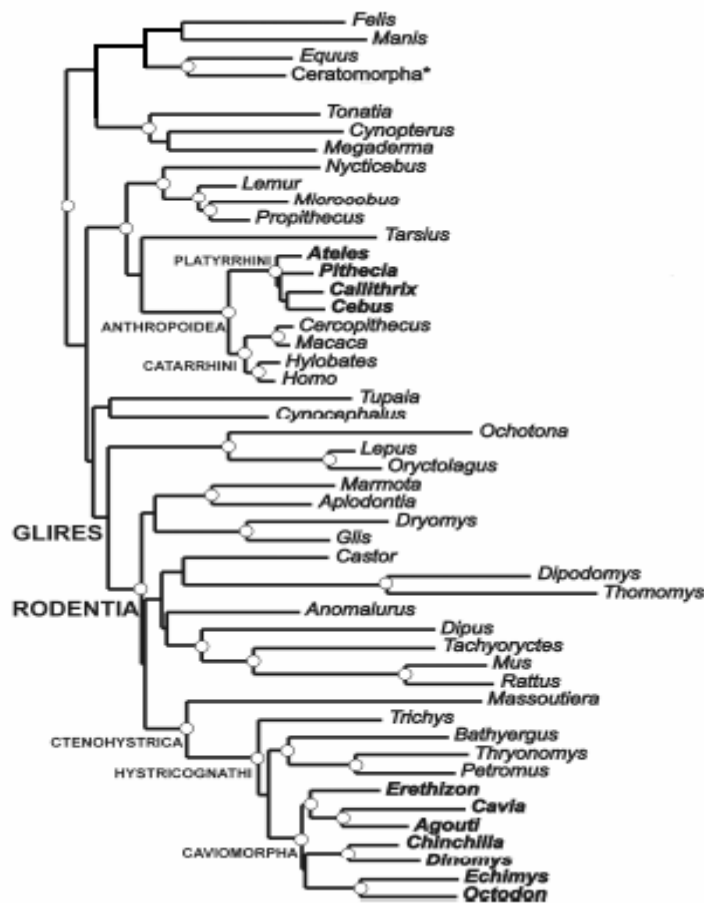
Esta topologia não apóia a monofilia de Rodentia, evidenciado pelos ramos em destaque. Adaptado de D'Erchia *et al*, 1996.

O trabalho de Graur e colaboradores recebeu críticas, tanto pelo uso de um grupo externo filogeneticamente muito distante (Allard *et al*, 1991), como pelo fato das amostras serem muito reduzidas em número de espécies, tendo uma única espécie como representante de ordens e infraordens (Luckett e Hartenberger, 1993). As mesmas críticas aplicam-se ao trabalho de D'Erchia *et al* (1996) que usou somente uma espécie de Caviomorpha (Fig. 4).

A reavaliação de evidências morfológicas e ontogenéticas por Luckett e Hartenberger (1993) levou esses autores à concluir que não haveria sustentação para a polifilia de Rodentia. Hasegawa *et al* (1992), analisando seqüências de aminoácidos resistentes a altas taxas de alteração, também discordaram da proposta de Graur e colaboradores.

Esta polêmica resultou em um grande número de trabalhos subsequentes, feitos a partir de dados moleculares e morfológicos que sustentaram a interpretação parcimoniosa da monofilia de Rodentia, como ilustrado pela figura 5 (Martignetti e Brosius, 1993; Quintana, 1998; da Silva Neto 2000; Huchon e Douzery, 2001; Lin *et al*, 2002; Rowe e Honeycutt, 2002; Reyes *et al*, 2004; Poux *et al*, 2006, Narita *et al*, 2006).

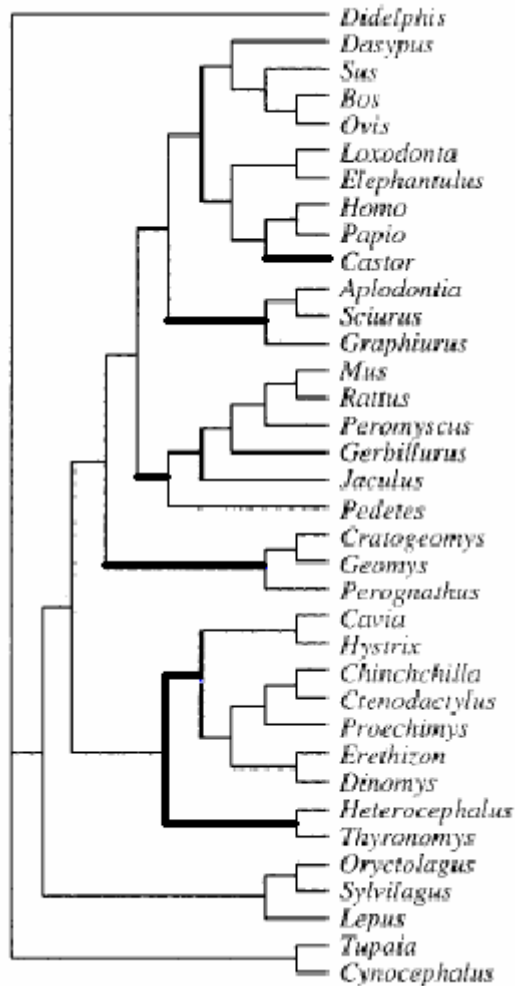
Fig.5 A monofilia de Rodentia evidenciada em estudo baseado em dados moleculares



Esta topologia que apresenta Rodentia, Histricognathi e Caviomorpha como grupos monofiléticos foi obtida a partir da análise das seqüências de três genes nucleares. Observa-se também que Ctenohystrica é formado por Histricognathi e *Massoutiera*, representante de Ctenodactylidae. Retirado de Poux *et al*, 2006.

No entanto, a controvérsia ainda persiste (Fig.6) já que estudos posteriores indicaram a polifilia de roedores (Reyes *et al*, 2000; Adkins, 2001, 2003; Lin *et al* 2002; Arnason *et al*, 2002).

Fig.6 A polifilia de roedores é indicada em estudo de seqüências de nucleotídeos de dois genes nucleares



Esta topologia, obtida a partir de dados moleculares, mostra a polifilia de Rodentia, como evidenciado pelos ramos em destaque. Adaptado de Adkins *et al*, 2001.

Uma outra questão envolvendo a ordem Rodentia diz respeito à proposta de um clado formado pelos grupos-irmãos Rodentia e Lagomorpha, denominado Glires. Como indicado na tabela 1 o grupo Lagomorpha, constituído por lebres e coelhos, foi reconhecido como uma ordem independente somente após Gidley (1912). A monofilia de Glires foi proposta a partir de dados morfológicos (por exemplo, Hartenberger, 1996 *apud* Reyes *et al*, 2000 e Archibald *et al*, 2001) e por estudos moleculares (Fig.5) que sustentam esta relação entre as ordens (Adkins *et al*, 2001; Poux *et al*, 2006; Liu e Miyamoto, 1999; Madsen *et al*, 2001). Apesar do

conceito de Glires persistir, não há consenso a respeito de sua monofilia (Misawa e Janke, 2003).

O uso de dados moleculares nos estudos das relações filogenéticas de Rodentia geraram muitas controvérsias, o que justifica o emprego de outras abordagens experimentais, como a comportamental, proposta no presente estudo.

2. SISTEMÁTICA

O homem ao longo de sua história tem classificado animais e plantas através do uso de uma grande diversidade de critérios. A sistemática é a ciência da sistematização dos organismos e a descrição da diversidade genética e fenotípica existente nos seres vivos (Wägele, 2000).

A fenética e a sistemática filogenética representam escolas de classificação que seguem parâmetros distintos de ordenação e de agrupamento dos taxa.

2.1 **A Fenética**

O principal objetivo da fenética é reunir o maior número possível de caracteres mensuráveis (por exemplo, morfológicos, fisiológicos e ecológicos), os quais são tratados de maneira quantitativa, de acordo com critérios de “similaridades totais”.

Desta forma, toda e qualquer estrutura (análoga ou homóloga) é medida, em diversos organismos, e um índice médio é estabelecido para indicar maior ou menor semelhança entre os organismos estudados. De acordo com a citação de Amorim (2002), pelo método feneticista, “ligações de proximidade entre unidades terminais indicam uma maior semelhança média no conjunto dos caracteres considerados”.

A principal crítica feita à fenética é a de que espécies sem parentesco podem apresentar índices semelhantes devido, por exemplo, à ocorrência de convergência e, mesmo assim, serão classificadas como um único grupo ou como grupos próximos. Não há uma

preocupação com o compartilhamento de história evolutiva (ancestral comum) entre os taxa. Assim como não há o reconhecimento de caracteres que diagnostiquem um grupo como, por exemplo, a presença de pêlos e dos três ossículos do ouvido médio em mamíferos. Os critérios de quantificação não se baseiam na relevância evolutiva dos caracteres escolhidos. Portanto, diversas formas de medidas ou medidas de traços distintos, ou ainda a adição de novas espécies pode resultar em alteração dos índices e conseqüentemente do resultado final da classificação, denominada de fenograma (topologia resultante nos estudos de fenética).

2.2 A sistemática filogenética

Ao contrário da escola fenética, cujo método permite o uso de estruturas homoplásticas - estruturas que apareceram independentemente, sem correlação de ancestralidade - a sistemática filogenética (cladística) baseia-se na história evolutiva dos grupos que compartilham um ancestral comum.

Por este método, o critério básico para a construção de cladogramas é o estabelecimento de homologias. Neste contexto, consideram-se homólogas as estruturas presentes em espécies distintas que foram transmitidas através de herança a partir de um ancestral comum.

Caracteres evolutivamente primitivos, ou basais em um cladograma, são denominados plesiomórficos. Caracteres evolutivamente derivados são denominados apomórficos. O conceito envolve tanto a questão de tempo, quanto da forma. Uma apomorfia é uma condição mais recente que outra homóloga, pré-existente, a partir da qual ela se originou.

Desta forma, em cladística, o agrupamento dos organismos é feito através do compartilhamento de condições derivadas de um ancestral comum, ou seja, de sinapomorfias (sin= compartilhamento). O compartilhamento de caracteres primitivos (plesiomorfias) é denominado de simplesiomorfia.

Níveis de generalidade de caracteres abrangem níveis taxonômicos distintos. Uma simplesiomorfia para um determinado grupo é uma sinapomorfia para um outro grupo taxonômico (ver de Pinna, 1991). Por exemplo, o caráter “presença de glândula mamária”, representa uma sinapomorfia de Mammalia dentro de Amniota, ou seja, uma apomorfia só encontrada em mamíferos. No entanto, se o grupo em estudo for Rodentia, um clado dentro de Mammalia, a presença de glândula mamária será uma simplesiomorfia, ou seja, um caráter primitivo compartilhado por todos os membros da classe.

A cladística utiliza-se do método de máxima parcimônia para a construção de cladogramas. Por este método, são escolhidas as árvores com o menor número de passos evolutivos, ou seja, as mais curtas dentre as possíveis. Isto minimiza o número de homoplasias (decorrentes de convergências e reversões, por exemplo) na determinação de relações entre os grupos.

.1 Critérios para o estabelecimento de homologia

A determinação de homologias passa por duas fases distintas. Na literatura, há uma variação na denominação destes processos, os quais chamaremos de homologia primária e homologia secundária (*sensu* de Pinna, 1991).

Nas homologias primárias as similaridades são reconhecidas e determinadas. É um processo observacional que deve ser realizado com critérios estabelecidos, para que possam ser reconhecidos por outros pesquisadores e, caso necessário, revistos. As hipóteses iniciais de homologia são validadas posteriormente (homologia secundária), através de análises comprobatórias que atuam na detecção de padrões (métodos de análise cladística) nas topologias obtidas.

Os critérios para o estabelecimento de homologias primárias foram propostos por Remane em 1956 (*apud* de Pinna, 1991) para caracteres morfológicos e são mantidos até hoje, com alterações que permitem estudos com outros tipos de caracteres, como moleculares ou

comportamentais. Estes critérios são: similaridade de posição, qualidade especial e conexão por intermediários.

Posteriormente estes critérios foram discutidos e expandidos por Simpson (1961), passando a considerar: similaridades geral e de estruturas complexas; similaridade na ontogenia, na posição e nas bases genéticas; similaridade nos mínimos detalhes e nas estruturas adjacentes; e ligação por intermediários entre duas formas não similares.

.2 Construção de cladogramas

.2.1 O uso de caracteres morfológicos

Os primeiros estudos sistemáticos basearam-se em caracteres morfológicos e estas classificações ainda são aceitas, em diversos grupos. No entanto, é consenso que dados morfológicos podem apresentar um número grande de paralelismos e convergências, e que não são suficientes, por si só, para explicar a história evolutiva de determinados grupos. Em roedores a ocorrência de paralelismo é especialmente freqüente, sendo encontrada em características dentárias, osteológicas e miológicas (Wood *in* Lockett e Hartenberger, 1993). A tabela 1 mostra a progressiva diminuição dos estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos em Rodentia. A abordagem cladística com o emprego de caracteres de outra natureza pode contribuir significativamente para a compreensão da evolução dos roedores.

.2.2 O uso de caracteres moleculares

Buscando atributos alternativos que contribuíssem com esta questão e, a partir de tecnologias de seqüenciamento de genes, há alguns anos a biologia molecular tem subsidiado reconstruções filogenéticas de inúmeros grupos.

A filogenia molecular baseia-se em estudos de seqüências de nucleotídeos ou de aminoácidos, levando-se em consideração a taxa de evolução do gene e o tempo de divergência das espécies a serem comparadas. O estabelecimento desses parâmetros é um dos problemas encontrado neste método. Além disso, seqüências de aminoácidos têm uma taxa de

evolução mais lenta do que as de nucleotídeos, e a escolha por uma delas nem sempre baseia-se em critérios bem estabelecidos. Árvores construídas para um mesmo grupo de organismos com base em conjuntos diferentes de nucleotídeos ou de aminoácidos, podem resultar em filogenias diferentes.

O método também é criticado por não considerar registros fósseis, fundamentais para a compreensão da história evolutiva de qualquer grupo, e pela ocorrência de altas taxas de paralelismo, da ordem de 40 a 50% (Romero-Herrera *et al*, 1978; Friday, 1987 *apud* Luckett e Hartenberger, 1993).

Segundo Amorim (2002), deve-se determinar a homologia dos cromossomos e dos trechos a serem seqüenciados nos genes escolhidos para que seja possível localizar diferenças de bases homólogas nas seqüências. Para uma análise baseada somente em genes, seria importante o conhecimento das funções de cada um dos genes estudados. Assim, seria possível reconhecer aqueles que codificam diretamente características fenotípicas e aqueles que não causam mudanças no fenótipo.

Alguns autores sugerem que estudos comparativos de seqüências de DNA que não fazem referência ao fenótipo podem perder seu propósito, justamente por não ser possível identificar todas as funções contidas em determinados trechos de genes (Freudenstein *et al*, 2003; Wenzel e Noll, 2006). Se uma seqüência de genes indica diretamente uma estrutura fenotípica, então a comparação entre organismos pode se dar neste nível, fenotípico, pois as diferenças ou semelhanças poderão ser identificadas. Se, no entanto, uma seqüência não tem representação fenotípica, e não influencia a aptidão do organismo, então ela não é uma seqüência filogeneticamente informativa.

A variabilidade genética correlaciona-se com a função do gene. Por exemplo, o citocromo c tem função na respiração celular, um caráter altamente conservado em todos os organismos, e o gene correspondente está entre os menos variáveis já estudados. Assim, é de

se esperar que este gene não contribua de maneira significativa para análises filogenéticas, já que a respiração celular é uma característica evolutivamente primitiva. A perda de função de um gene (que implica em perda ou diminuição de sua influência na aptidão do organismo) leva a um aumento na taxa de substituição do mesmo, resultando em interpretações errôneas a respeito da evolução de organismos.

No entanto, ainda não é possível uma análise genômica que contemple todos estes requisitos. Embora as filogenias baseadas em dados moleculares representem uma contribuição importante elas devem ser posteriormente corroboradas por outros tipos de análises. O “paradigma genômico” (*sensu* de Pinna, 1997) no qual estamos vivendo parece não ser suficiente para esclarecer todos os problemas colocados pela ciência, em especial os relativos à evolução. Parece claro que somente será possível compreender a história evolutiva de grupos taxonômicos complexos, seja ao nível das espécies gênero ou ordem, através do uso de diversas fontes biológicas, tanto orgânicas quanto moleculares, tais como comportamentais, morfológicas, moleculares, paleobiológicas e ecológicas.

.2.3 O uso de caracteres comportamentais

Segundo de Queiroz e Wimberger (1993) e de Pinna (1997), não há nenhum argumento *a priori* que fundamente a exclusão de dados de natureza biológica em estudos de filogenia.

Tanto comportamentos estereotipados como aqueles que são plásticos e contexto-dependentes podem ser usados em sistemática, embora o uso de ambos como base para reconstruções filogenéticas tenha sido questionado (por exemplo, Atz, 1970).

Há anos os comportamentos espécie-específicos e estáveis ao longo da história evolutiva do grupo são usados em trabalhos comparativos (Lorenz, 1958). Entretanto, evidências experimentais mostram que comportamentos plásticos também podem ser usados em estudos de filogenia:

- a) Testes empíricos indicam que a herança não faz distinção entre os desencadeadores ambientais e as bases biológicas do comportamento, tais como, genes e redes neuronais (Ereshefsky, 2007) e que as expressões comportamentais são dependentes de ambos fatores internos e externos;
- b) As modificações do ambiente que são provocadas pelos próprios animais e que têm importância na história evolutiva do grupo, por exemplo, ninhos, tocas, colméias, teias, entre outros, são herdadas de uma geração para outra. Neste contexto, Laland *et al* (2000) propuseram que os animais, incluindo-se o homem, são considerados agentes da sua própria seleção natural e a este modelo os autores denominam “construção de nicho”.
- c) Jablonka e Lamb (2005) estudando evolução cultural, identificaram diversos tipos de sistemas de herança. Por exemplo, em estudos de preferência alimentar em coelhos, filhotes recém-desmamados demonstraram preferência pela mesma alimentação da mãe, tanto devido a traços químicos que atravessaram a placenta quanto pelas substâncias encontradas no leite materno. As autoras apontaram a importância, para a evolução, da herança epigenética e de sistemas de herança comportamental - como imitação e aprendizado social, herança através de memes - além da herança genética propriamente dita, reforçando a idéia de que fatores externos podem influenciar a expressão de comportamentos;
- d) Japyassú e Viera (2002) estudando plasticidade predatória em aranhas, concluíram que a exclusão, nos estudos evolutivos, de comportamentos que se mostram plásticos pode resultar em perda significativa de informação filogenética, já que a plasticidade é uma qualidade de certos tipos de comportamentos e pode ser herdada.

Os principais argumentos que fundamentam o uso de caracteres comportamentais herdados na produção de filogenias são os seguintes:

- (1) O estabelecimento de homologias é uma tarefa complexa, independentemente do tipo de caráter usado, seja ele de natureza morfológica, molecular ou comportamental. Estudos

baseados na homologia de caracteres comportamentais são possíveis, desde que haja critérios para os estabelecimento das homologias (ver revisões de Wenzel, 1992);

(2) O grau de homoplasia, estimado pelo índice de consistência (CI) não é estatisticamente diferente quando o uso de caracteres morfológicos e comportamentais são comparados em estudos de filogenia (De Queiroz e Wimberger, 1993);

(3) De acordo com Wenzel e Noll (2006), caracteres comportamentais podem ser considerados “fósseis de informação” e fornecer a conexão necessária quando há perda de outros níveis de informação.

Filogenias reconstruídas com dados comportamentais coincidem com filogenias estabelecidas a partir de caracteres morfológicos, genéticos ou de parâmetros ecológicos, demonstrando a viabilidade do emprego de categorias comportamentais como caracteres filogenéticos. Lorenz (1958) utilizou comportamento de corte para estudar a filogenia dos anatídeos (patos e gansos). Leyhausen (1965 *apud* Alberts, 1996) classificou grupos de felinos através de comportamentos de caça.

Comportamentos conhecidos como *end-products*, tais como teias de aranhas, ninhos, casulos, foram também utilizados na reconstrução de filogenias. Stuart e Hunter (1998) utilizaram construção de casulo e padrões comportamentais de insetos aquáticos e concluíram que o dados comportamentais foram mais informativos filogeneticamente do que a morfologia. Noll (2002) analisando padrões comportamentais e características estruturais de ninhos de vespas obteve resultados que corroboraram análises prévias, baseadas em dados morfológicos e combinação de dados morfológicos e moleculares.

Alberts (1996) reconstruiu a filogenia de felinos usando caracteres de autolimpeza; a única árvore possível obtida demonstrou uma forte homologia e estabilidade dos caracteres comportamentais. Sequências de autolimpeza também foram utilizadas por Quadros (2002,

2008) para a análise filogenética de aves falconiformes e geraram resultados congruentes com estudos moleculares.

3. O COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA

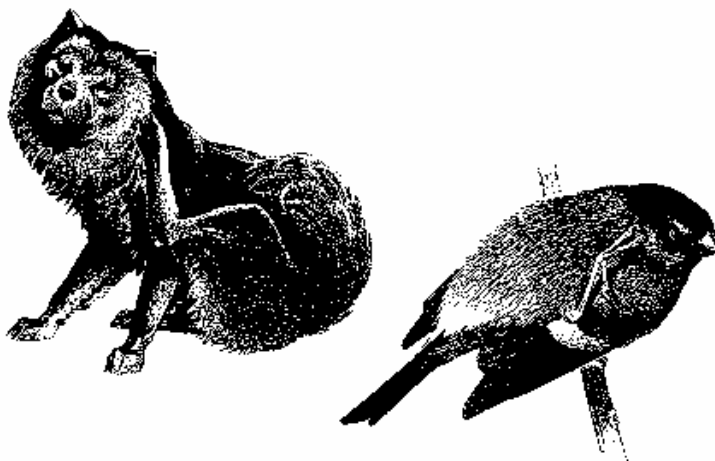
3.1 A história evolutiva da autolimpeza

A autolimpeza possui um padrão característico (Fig.7) que pode ser observado em diversos grupos dentro de Amniota (Heinroth, 1930 *apud* Lorenz, 1958).

Colonnese *et al* (1996) mostraram que as regras de organização do comportamento de autolimpeza apareceram cedo na evolução dos mamíferos; supõe-se que há 60 a 100 milhões de anos atrás, antes da divergência das subordens de Rodentia.

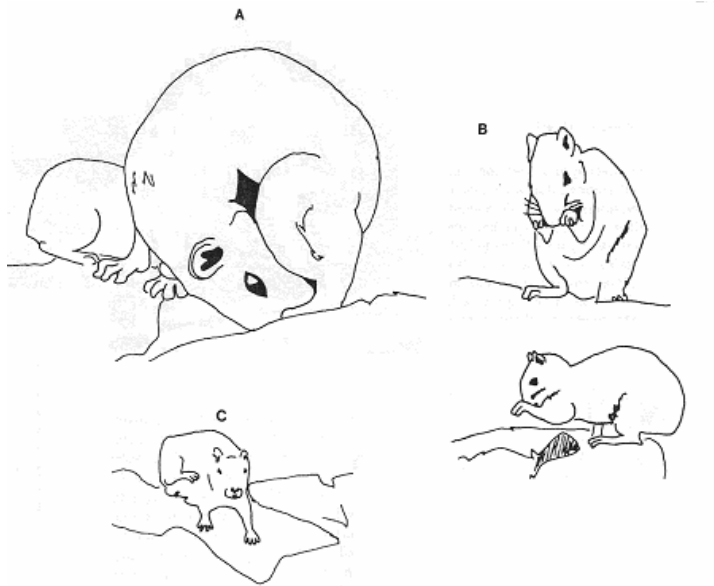
Este comportamento está descrito para muitas espécies de roedores, como por exemplo em *Kerodon rupestris*, figura 8 (Steiner, 1972; Borchelt *et al*, 1976; Geyer e Kornet, 1982; Chou *et al*, 1985; Randall, 1981; Lacher Jr, 1981; Messias, 1995; Shanas e Terkel, 1996; Manaf e Spinelli, 2000; Sabatini e Costa, 2000; Bursten *et al*, 2000; Stopka e Graciasová, 2001).

Fig.7 O comportamento de autolimpeza está presente em diversos grupos dentro de Amniota



A estereotipia do comportamento de autolimpeza: coçar corresponde ao padrão conhecido na literatura por *scratch* e é expresso de forma semelhante, por exemplo, em canídeos e aves, como pode ser observado na figura. Retirado de Lorenz, 1958.

Fig.8 Comportamento de autolimpeza em adultos da espécie *Kerodon rupestris*, Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi)



Esta figura ilustra o animal realizando três subunidades diferentes do comportamento de autolimpeza: A - limpeza de genitália (*genital lick*), B - lavar focinho e vibrissas (*face wipes* ou *face wash*) e C - coçar (*scratch*). Adaptado de Lacher, 1981.

3.2 Definição

A autolimpeza é geralmente executada de forma estereotipada e corresponde a uma série de comportamentos que são dirigidos ao corpo do próprio animal (Spruijt *et al*, 1992).

Na autolimpeza os movimentos são facilmente reconhecíveis, mas os elementos desencadeadores e o modo como a estrutura organiza-se formando padrões, é ainda alvo de muita investigação (Fentress, 1973; Berridge, 1990; Cromwell e Berridge, 1996; Colonnese *et al*, 1996; Alberts, 1996; Greer e Capecchi, 2002; Kalueff e Tuohimaa, 2004; Hawlena *et al*, 2007; Quadros, 2002, 2008, entre outros). Berridge *et al* (2005) referem-se à autolimpeza como sendo um comportamento espontâneo ocorrendo como uma transição entre fases de atividade e repouso.

Immelmann e Beer (1989) consideram importante que se faça uma distinção entre o cuidado dispensado pelo animal ao seu próprio corpo (*self/autogrooming*), e aqueles

comportamentos decorrentes da manipulação do pêlo ou pele de um indivíduo por outro (*allogrooming*). Neste estudo trataremos do comportamento de autolimpeza (*self/autogrooming*).

3.3 Subunidades

O reconhecimento de subunidades no comportamento de autolimpeza é antigo. Segundo a terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978) as principais subunidades da autolimpeza descritas para *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar) são: lavar (*wash*), pentear (*groom*), coçar (*scratch*) e lambe a região urogenital (*lick penis/urinary papilla*). Lavar é definido como a alternância entre lambe as patas dianteiras e passá-las sobre a parte lateral da cabeça; pentear significa lambe e pentear o pêlo dos flancos, patas posteriores, abdômen e cauda com os dentes incisivos; coçar é definido como os atos de pentear os flancos e dorso com as garras das patas traseiras; o lambe a região urogenital acompanha o montar e freqüentemente indica ejaculação.

Subunidades descritas na literatura para algumas espécies de Rodentia podem ser verificadas na tabela 2 e indicam que a autolimpeza é uma característica que pode ser usada em análises filogenéticas do grupo.

	Face wash	Scratching	Combing	Nosing	Lick tail	Shaking	Anogenital
<i>Spalax ehrenbergi</i>	Shanas e Terkel, 1996	Shanas e Terkel, 1996	Shanas e Terkel, 1996	Shanas e Terkel, 1996	Shanas e Terkel, 1996	?	Shanas e Terkel, 1996
<i>Meriones unguiculatus</i>	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	?	Berridge, 1990	?
<i>Mesocricetus auratus</i>	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	?	Berridge, 1990	?
<i>Mus musculus</i> (Swiss)	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	?	Berridge, 1990	?
<i>Rattus norvegicus</i> §	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	?	Berridge, 1990	?
<i>Spermophilus beldingi</i>	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	Berridge, 1990	?	Berridge, 1990	?
<i>Spermophilus beecheyi</i>	Bursten <i>et al</i> , 2000	Bursten <i>et al</i> , 2000	?	Bursten <i>et al</i> , 2000	Bursten <i>et al</i> , 2000	Bursten <i>et al</i> , 2000	?
<i>Spermophilus columbianus</i>	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	?	Steiner, 1972
<i>Spermophilus undulates</i>	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	Steiner, 1972	?	Steiner, 1972

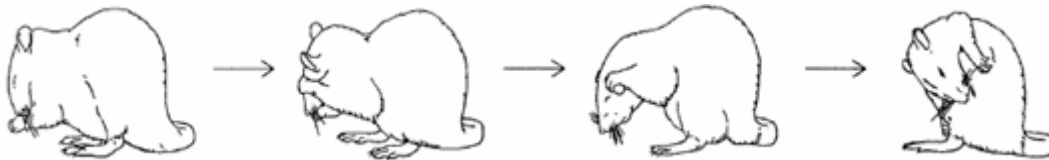
§ Linhagens Long-Evans/ Sprague Dawley; *pouco freqüente

Face wash/wipes: lambar as patas anteriores juntas ou separadamente, limpando a região da cabeça (da região atrás das orelhas até o focinho e vibrissas, e no sentido inverso – do focinho até a parte posterior da cabeça), *scratching*: coçar, com uma pata posterior, a região ventral, lateral e dorsal do corpo, e ainda a região da cabeça (incluindo atrás das orelhas, topo da cabeça, flanco, ventre, patas anteriores); *combing*: esticar os pêlos da região dorsal e ventral com as patas anteriores (“pentear”); *nosing*: esfregar o focinho entre os pêlos da região dorsal, lateral ou ventral do corpo; *lick tail*: mordiscar ou lambar a região distal ou proximal da cauda; *shaking* (ou *headshake*): chacoalhar o corpo e/ou chacoalhar a cabeça; *genital lick* ou *anogenital*: lambar a região anogenital (na maioria das descrições a categoria é encontrada como).

3.4 Padrão seqüencial

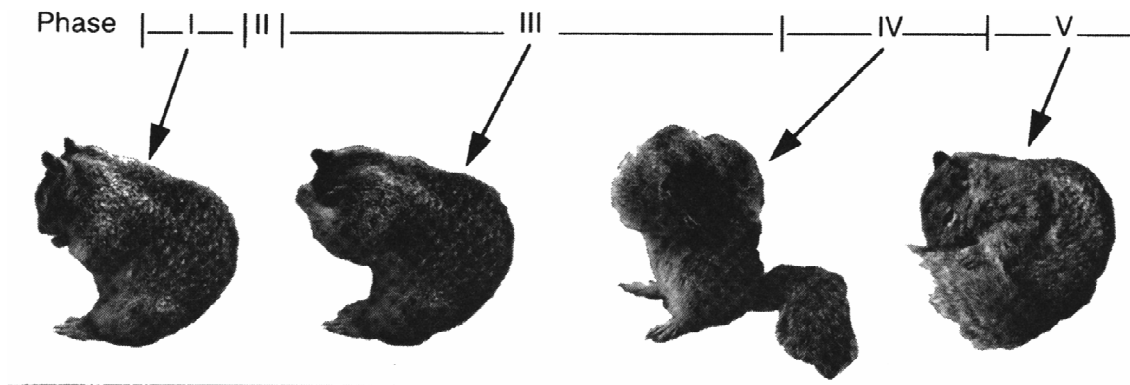
Berridge (1990), estudando várias espécies de roedores (camundongo, rato, gerbil, hamster, cobaias e esquilos terrestres), identificou uma seqüência de comportamentos de autolimpeza, que denominou de cadeia sintática, a qual ele fragmentou em quatro fases. As seqüências mostram uma progressão cefalocaudal, ou seja, iniciam-se pela cabeça, seguindo para o corpo até as regiões anogenital e caudal (Fig.9 A). As seis espécies de roedores apresentam um padrão compartilhado, sendo que as pequenas alterações encontradas levaram o autor a se referir a elas como “assinaturas espécie-específicas”. No esquilo terrestre *Spermophilus beecheyi*, uma nova fase correspondente à limpeza da cauda (Fig.9 B), foi adicionada às outras quatro por Bursten *et al* (2000).

Fig.9 A Cadeia sintática em *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar)



As quatro fases da seqüência que se inicia com movimentos das patas anteriores lavando o focinho, passando para vibrissas, olhos, orelhas e, na última fase, ocorre pentear o flanco. A terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978) foi usada para definir lavar (lamber as patas anteriores e passá-las sobre a cabeça) e pentear (lamber e pentear o flanco com os dentes incisivos). Retirado de Berridge *et al*, 2005.

Fig.9 B Cadeia sintática em *Spermophilus beecheyi*



Neste roedor foram descritas 5 fases: o animal inicia a seqüência com movimentos das patas anteriores lavando o focinho, as vibrissas, os olhos, as orelhas, penteando o flanco e, ainda, limpando a cauda, o que está ausente em *Rattus norvegicus*. A terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978) foi usada para definir lavar (lamber as patas anteriores e passá-las sobre a cabeça) e pentear (lamber e pentear o flanco com os dentes incisivos). Retirado de Bursten *et al*, 2000.

O fato das seqüências não serem idênticas em todas as espécies, mas apresentarem similaridades dentro de um padrão relativamente estereotipado, e apresentarem um dado grau de complexidade, possibilitam o emprego do comportamento de autolimpeza para o estabelecimento de homologias (Wenzel e Noll, 2006).

3.5 Ontogênese

No estudo de Fentress (1973) as patas dianteiras de camundongos recém-nascidos foram amputadas e, ainda assim, quando adultos, os animais apresentaram os mesmos padrões de autolimpeza facial com movimentos da cabeça, das pálpebras e da língua, que definem o “lavar”, como se as patas estivessem presentes. Até mesmo as articulações onde foram feitas as amputações exibiam os movimentos correspondentes.

Entre os gatos, a autolimpeza facial foi observada em animais com poucas horas após o nascimento, ainda cegos, ou seja, isolados visualmente (Alberts, 1996).

Os resultados obtidos por Colonnese *et al* (1996) mostram que os padrões seqüenciais de autolimpeza emergem bastante cedo dentro do desenvolvimento ontogenético em roedores.

No rabo-de-facho (*Trinomys yonenagae*), um roedor precoce que é endêmico da caatinga, a latência da autolimpeza é de uma semana (Manaf e Spinelli Oliveira, submetido). Em cobaias (*Cavia porcellus*), uma espécie também precoce, a seqüência organizada de autolimpeza aparece no primeiro dia de vida e seu desenvolvimento limita-se a pequenas mudanças na força e no controle postural. Na linhagem Wistar de ratos (*Rattus norvegicus*), uma espécie altricial, a autolimpeza é observada após a segunda semana do nascimento e é plenamente desenvolvida até a terceira semana de vida. Em *Calomys callosus* a autolimpeza começa a aparecer no terceiro dia de vida (Malange e Spinelli Oliveira, 2007).

Thelen (1981) fez testes empíricos em bebês humanos e propôs que o desenvolvimento de padrões motores organizados em seqüência (movimentos) ocorre de maneira independente ao desenvolvimento de cada estrutura motora envolvida.

Malange e Spinelli Oliveira (2007) analisaram se o surgimento e a evolução dos padrões de autolimpeza (cadeia sintática) são independentes do desenvolvimento das subunidades que os compõem. Seus resultados apontaram diferenças nas latências entre indivíduos de uma mesma ninhada, assim como diferenças temporais na expressão das subunidades da autolimpeza entre as ninhadas. A facilitação postural está diretamente relacionada com o controle da autolimpeza (Dawkins e Dawkins, 1976). Mesmo fornecendo-se suporte postural ao animal, o padrão seqüencial de autolimpeza não ocorreu separadamente do desenvolvimento dos movimentos. Entretanto, não foi possível afirmar se há independência de controle neuronal entre ambos.

Dados das seqüências e latências de autolimpeza, reconhecidas em três espécies de roedores com diferentes histórias evolutivas, são mostrados na tabela 3 e indicam que o uso de seqüências de autolimpeza em estudos de filogenia contempla requisitos para o estabelecimento de homologias: similaridades com diferenças e complexidade estrutural. A espécie de desenvolvimento mais precoce, a cobaia, expressa uma seqüência completa já no

segundo dia de vida. As seqüências correspondem às fases descritas por Berridge *et al* (2005) para linhagens Wistar de *Rattus norvegicus*.

Tab.3 Padrões seqüenciais de autolimpeza e latência (em dias) em três espécies de Rodentia, compilados da literatura

Espécies/ Padrões	<i>Rattus norvegicus</i> (altricial - murídeo)	<i>Cavia porcellus</i> (precoce - caviídeo)	<i>Calomys callosus</i> (altricial - murídeo)
LA> LV	1 ^o *	1 ^o *	3 ^o *
LA> LV> LO> LOr	7 ^o *	2 ^o *	11 ^o *
LA> LV> LO> LOr > LD	14 ^o *	2 ^o *	12 ^o *

LA = lambear patas anteriores; LV = lavar vibrissas; LO = lavar olhos; LOr = lavar orelhas; LD = pentear região dorsal. * Primeiro aparecimento das subunidades em seqüência.

Os dados de *Rattus* e *Cavia* foram extraídos de Colonesse *et al*, 1996, e os de *Calomys callosus* de Malange e Spinelli Oliveira (2007).

Fatores endógenos possibilitam a expressão da autolimpeza, mas a influência destes fatores vai depender do desenvolvimento do animal. A autolimpeza aparece com a ontogenia e pode ser aperfeiçoada com a prática, qualquer que seja a sua função (Malange e Spinelli Oliveira, 2007).

3.6 Funções

Cromwell e Berridge (1996), identificaram circuitos neuronais relacionados à “cadeia sintática” de autolimpeza. A lesão desses circuitos interrompeu a realização da seqüência, mas não comprometeu a expressão isolada das subunidades. Estes dados indicam que padrões seqüenciais de comportamento possuem funções específicas.

Com relação aos aspectos funcionais da autolimpeza não existe um consenso. A autolimpeza em roedores é considerada importante para a manutenção da temperatura corporal. A evaporação da saliva depositada nos pêlos pelo “lavar” representa um mecanismo de perda de calor (Shanas e Terkel, 1996).

Aceita-se também que a autolimpeza represente um meio de comunicação social, de atração das fêmeas e de afastamento de possíveis competidores, através da dispersão de feromônios na pelagem (Ferkin *et al*, 2001; Wolff *et al*, 2002).

Existem evidências que apontam para uma função profilática, no sentido de que este comportamento permite a remoção de possíveis ectoparasitas hematófagos. Hawlena *et al* (2007) testaram esta hipótese em gerbils, *Meriones crassus*. A partir da infestação destes animais por pulgas, observaram que o tempo gasto com a autolimpeza não foi igual para todos os animais infestados. Animais adultos despenderam mais tempo neste comportamento do que os animais jovens, o que permitiu a remoção de até 70% das pulgas. Os juvenis despenderam mais tempo alimentando-se do que realizando autolimpeza e isto leva a crer que há claramente uma relação custo/benefício na exibição de autolimpeza.

Condições estressantes alteram tanto as medidas da autolimpeza (duração, latência e frequência de surtos) quanto a microestrutura deste comportamento. Linhagens Wistar de ratos (*Rattus norvegicus*) considerados em situações de “conforto” (não estresse) completaram a seqüência altamente estereotipada ininterruptamente no sentido cefalocaudal, enquanto que os animais sob condições de estresse não conseguiram concluir a seqüência completa (ver Kalueff e Tuohimaa, 2004). Os autores propuseram um protocolo de medida de estresse baseando-se na análise do padrão de autolimpeza.

3.7 Substratos neurais

Considera-se que os núcleos da base constituam a região do sistema nervoso que está relacionada com comportamentos estereotipados, coordenando padrões sintáticos, incluindo-se as fases da autolimpeza (Cromwell e Berridge, 1996).

3.8 Influência genética

Genes que influenciam a exibição da autolimpeza foram reconhecidos em estudo de Greer e Capecchi, 2002. Camundongos nocaute do tipo mutantes *Hoxb8* exibiram taxas elevadas de auto e alolimpeza, que levaram à remoção de pêlos e aparecimento de lesões em seus corpos e nos de indivíduos que compartilharam o mesmo ambiente (Greer e Capecchi, 2002). O *Hoxb8* provoca um mau funcionamento da circuitaria núcleo basal-neocórtex. Esta característica também é encontrada em humanos portadores de transtorno obsessivo-compulsivo (TOC), doença caracterizada por episódios de limpeza excessiva, entre outros sintomas. Assim, os autores concluíram que este gene parece modificar a região dos núcleos da base, incluindo o estriado, que tem um importante papel modulatório no comportamento de autolimpeza.

A autolimpeza excessiva possui um componente social. Grupos formados por camundongos mutantes e linhagens comuns apresentaram a ocorrência de *barbering*, um comportamento muito observado em biotérios, e que possivelmente denota hierarquia de dominância dentro de um grupo (Evelyn Oliver, comunicação pessoal).

O comportamento de autolimpeza exerce diferentes papéis na saúde, reprodução e vida social dos animais, pelo menos no que diz respeito aos vertebrados.

A autolimpeza, portanto, assim como outros comportamentos, está sujeita à seleção natural, da mesma forma que características anatômicas, fisiológicas, genéticas também estão. Entretanto, não se conhece como a autolimpeza, ou seus componentes, são herdados. Foi visto que existe influência de componentes genéticos e neuronais e este é um comportamento que

pode ser moldado, tornando-se mais complexo pela aprendizagem e pelo desenvolvimento (como observado por Malange e Spinelli Oliveira, 2007).

3.9 Medidas de comportamento

Os comportamentos podem ser descritos de várias maneiras. Podemos, por exemplo, descrevê-los de acordo com a estrutura (aparência, forma ou padrão temporal) ou segundo as conseqüências (os efeitos do comportamento no ambiente, em outros indivíduos ou em si próprio). Basicamente existem quatro tipos de medidas: a latência, a duração, a freqüência e a intensidade do comportamento (Martin e Bateson, 1986).

De acordo com Eisenberg (1963, 1967) dois conceitos devem ser considerados em estudos comparativos realizados dentro de uma perspectiva evolutiva: 1) padrões comportamentais discretos exibem profunda similaridade e 2) diferenças na freqüência de ocorrência, e não na forma do comportamento, permitem o estabelecimento de diferenças táxon-específicas.

Analisar o comportamento através de seqüências possibilita a determinação de homologias entre as categorias comportamentais, pois a partir delas podemos reconhecer similaridades e particularidades.

4. PROPOSTA

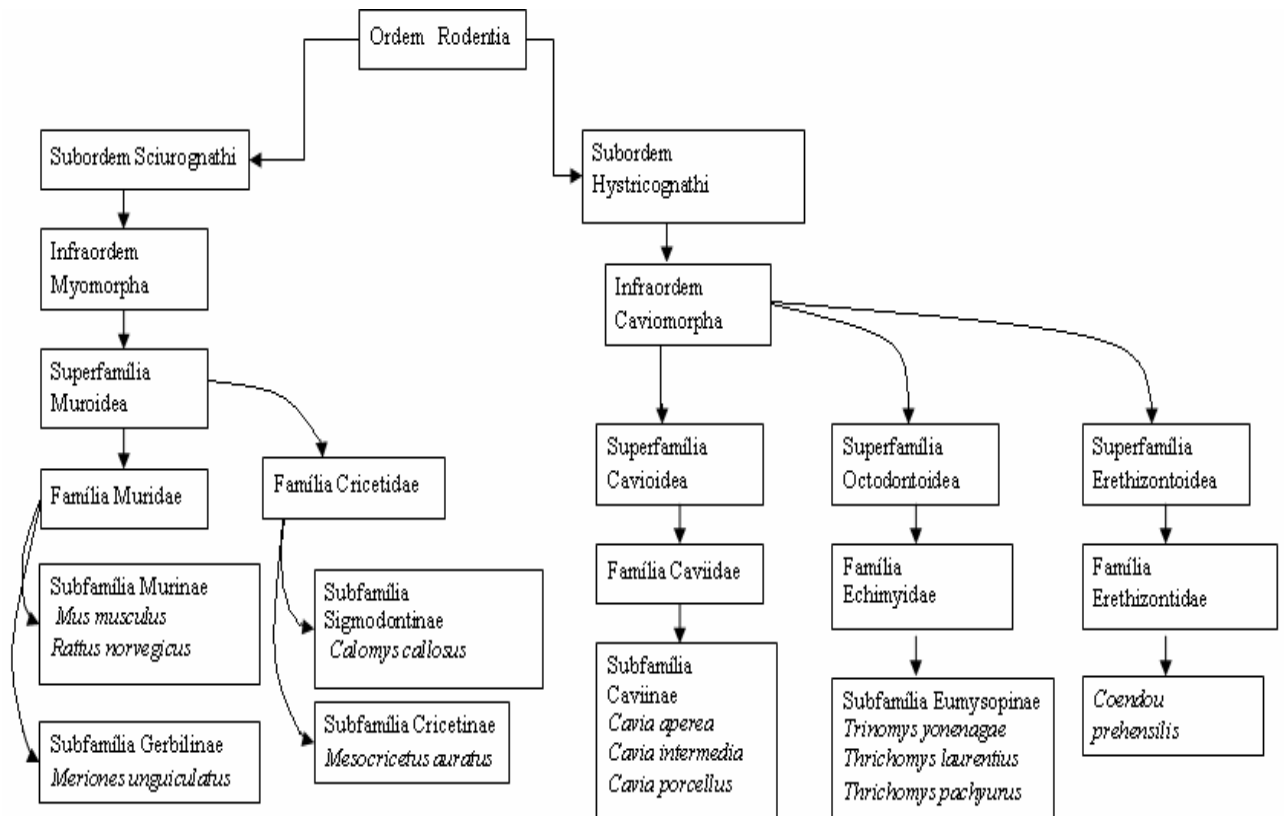
O uso de seqüências comportamentais para se estabelecer filogenias tem mostrado resultados robustos (Alberts, 1996, Malange Marques e Alberts, 2004, Robillard *et al*, 2006, Legendre *et al*, 2008, Quadros 2002, 2008, entre outros).

Em estudo-piloto (Malange Marques e Alberts, 2004), a filogenia de Rodentia foi reconstruída a partir de cinco espécies de roedores: *Cavia aperea*, *C. porcellus*, linhagem Wistar de *Rattus norvegicus* e linhagem Swiss de *Mus musculus*, e *Trinomys yonenagae*, além de espécies do grupo externo (*Oryctolagus cuniculus* e *Felis silvestris f. catus*) usando seqüências de autolimpeza como caracteres. A árvore filogenética obtida concordou com as topologias geradas por dados morfológicos para Rodentia, indicando que a autolimpeza pode ser usada para o estabelecimento de relações filogenéticas.

Este resultado sugeriu que o estudo da filogenia através do emprego de seqüências de autolimpeza com a inclusão de um número maior de taxa, poderia responder às controvérsias presentes nas relações de roedores.

Para esta proposta, foram incluídas no grupo interno as espécies: *Calomys callosus*, *Cavia intermedia*, *Coendou prehensilis*, *Mesocricetus auratus*, *Meriones unguiculatus*, *Thrichomys pachyurus* e *Thrichomys laurentius*. O grupo externo foi composto por (*Felis silvestris f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*) além de *Cebus apella* (macaco-prego). A posição de cada táxon de Rodentia dentro da ordem, de acordo com Nowak (1999), está resumida na figura 10 e representa uma das topologias aceitas.

Fig.10 Posição filogenética das espécies de roedores utilizadas neste estudo em seus grupos supra-específicos.



Baseado em Nowak (1999).

Um novo etograma contemplando um número maior de categorias será usado com o objetivo de investigar se há níveis de detalhamento anatômico - participação de estruturas distintas, como dentes ou língua - na estrutura autolimpeza capaz de diferenciar níveis taxonômicos (espécies, gêneros, famílias, subordens). Estes resultados serão comparados com os resultados obtidos do estudo-piloto, em que foi empregado um número menor e menos discriminativo de categorias de autolimpeza. Com isso estabeleceremos o melhor parâmetro para análises de autolimpeza neste grupo, contrapondo a resolução topológica das relações e os índices entre as filogenias do estudo-piloto e do estudo presente. Categorias

comportamentais organizadas em unidades isoladas de autolimpeza, seqüências curtas (díades), seqüências mais longas e o conjunto total de informação, serão avaliadas quanto à sua capacidade discriminatória no estabelecimento de relações filogenéticas entre os diversos níveis taxonômicos do grupo.

Os resultados da análise serão comparados com filogenias propostas por estudos moleculares e morfológicos, a fim de que seja verificada a congruência dos dados obtidos com caracteres comportamentais (seqüências de autolimpeza).

5. OBJETIVOS

Os objetivos principais deste trabalho são:

- 1) Comparar as proposições de homologias primárias de autolimpeza para roedores utilizando diferentes etogramas;
- 2) Investigar a presença de sinal filogenético em caracteres comportamentais de diferentes níveis de complexidade organizacional (unidades de eventos, díades, seqüências longas), utilizando os programas de análises NONA (Goloboff, 1998) e WinClada (Nixon, 1999).
- 3) Reconstruir a filogenia de roedores utilizando comportamento de autolimpeza (seqüência e freqüência) como caráter e verificar se o resultado obtido é congruente com outras propostas (moleculares e morfológicas) de relações filogenéticas para o grupo, utilizando para isso o programa de análise cladística TNT (Goloboff *et al*, 2003).

II - MATERIAL E MÉTODOS

1. SUJEITOS EXPERIMENTAIS

Foram estudadas 12 espécies de roedores adultos, componentes do grupo interno:

Calomys callosus Rengger, 1830 (2♀, 2♂); *Cavia aperea* Erxleben, 1777 (3♀, 2♂); *C. intermedia* Cherem, Olimpio e Ximenez, 1999 (3♀, 4♂); *C. porcellus* Linnaeus, 1758 (1♀, 2♂); *Coendou prehensilis* Linnaeus, 1758 (1♀, 1♂); *Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867 (1♀, 2♂); *Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839 (2♀); linhagem Swiss de *Mus musculus* Linnaeus, 1758, (1♀, 1♂); linhagem Wistar de *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, (1♀, 2♂); *Thrichomys laurentius* Thomas, 1904 (2♀, 2♂), sendo 1♀, 1♂ coletados em São Raimundo Nonato, Piauí e 1♀, 1♂ coletados em Caetité, Bahia; *T. pachyurus* Wagner, 1845 (1♀, 1♂) e *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995) (1♀, 1♂).

O grupo externo foi composto por três representantes:

Cebus apella Linnaeus, 1758 (1♂); *Felis silvestres f. catus* Linnaeus, 1758 (4♀, 3♂); e *Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758 (1♀, 2♂).

2. ALOJAMENTO E MANUTENÇÃO

A maioria das espécies foram mantidas em Biotérios sob condições padrões de alojamento e quatro espécies foram estudados no campo ou em Zoológicos (Tab.4). Os períodos de filmagens, as condições de manutenção e proveniência dos animais estão resumidos na tabela 4.

3. PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

Todas as filmagens foram posteriormente compatibilizadas em DVD-ROM. Os animais mantidos em cativeiro foram colocados em caixas de acrílico e foram submetidos a sessões de habituação de uma hora. Para as filmagens, utilizou-se uma câmera de vídeo Sony, Handy Cam, modelo NPF330. As demais filmagens, assinaladas com asterisco na tabela 4,

foram cedidas por Nina Furnari (IPUSP, São Paulo), Patrícia Ferreira Monticelli (IPUSP, São Paulo) e Paulo Manaf (FFCLRP, USP, Ribeirão Preto). Os dados de seqüências de autolimpeza em *Cebus apella* (macaco-prego) foram retirados de Teramussi e Alberts (2004) e reavaliados de acordo com o etograma usado no presente estudo, de maneira que algumas categorias foram fundidas e outras desmembradas, tornando o catálogo de Teramussi e Alberts compatível com o empregado para as outras espécies.

As horas de filmagem de cada espécie, de duas a 10 horas, e os períodos (diurno, vespertino, ou noturno) foram escolhidos de maneira a contemplar um determinado número de eventos, levando-se em consideração os ciclos de atividades-reposo característicos de cada espécie (ver Tab. 4 e 6).

Tab.4 Espécies, horário das filmagens, condições, local de manutenção e massa corporal, em gramas (g), dos animais usados no presente estudo

Espécie	Horário (h)	Condição	Local	Massa corporal (g)
<i>Calomys callosus</i>	13-17	Cativos	IAL-SP	30-50 [#]
<i>Cavia aperea</i> *	06-09 14-16	Cativos	IP-USP	400-700 [#]
<i>Cavia intermedia</i> *	06-11 15-18	Vida livre	Ilha MS - SC	500-700 [#]
<i>Cavia porcellus</i> *	07-11	Cativos	IP-USP	800-1.000 [#]
<i>Coendou prehensilis</i> §	08-13 17-20	Cativos	Parque FB-RP	4.500-5.000 [#]
<i>Meriones unguiculatus</i>	14-18	Cativos	LECO-USP	80-100 [#]
<i>Mesocricetus auratus</i>	09-10 18-19	Cativos	IAL-SP	90-110 [#]
<i>Mus musculus</i> linhagem Swiss	09-12 16-17	Cativos	IAL-SP	20-30 [#]
<i>Rattus norvegicus</i> linhagem Wistar	13-17	Cativos	IAL-SP	200-250 [#]
<i>Thrichomys laurentius</i>	07-12 13-21	Cativos	FIOCRUZ-RJ	250-350 [#]
<i>Thrichomys pachyurus</i>	07-12 13-21	Cativos	FIOCRUZ-RJ	400-460 [#]
<i>Trinomys yonenagae</i> *	14-16	Cativos	LECO-USP	110-150 [#]
<i>Cebus apella</i> *§	08-14	Cativos	Zoológico SP	1.000-3.500 [#]
<i>Felis silvestris f. catus</i>	08-16	Ambiente doméstico	Diversos	2.500-7.000 [#]
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	11-15	Cativos	FMUSP	1.000-2.500 [#]

Ilha Moleques do Sul, Santa Catarina: Ilha MS-SC; Biotério Depto. Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia da USP:IP-USP; Biotério Depto. Medicina Tropical, USP:DMT-USP, Fundação Instituto Oswaldo Cruz. Rio de Janeiro: FIOCRUZ; Biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento, Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP: LECO-USP; Biotério Instituto Adolfo Lutz, São Paulo: IAL-SP; Parque Fábio Barreto, Ribeirão Preto: Parque FB-RP; Zoológico São Paulo: Zoológico SP, Biotério Faculdade de Medicina da USP, São Paulo: FMUSP.

§para estas espécies utilizou-se também registros feitos em gravação de áudio; #valores expressos como máximos e mínimos: retirados da literatura (Nowak, 1999; Cherem *et al.*, 1999; Teixeira *et al.*, 2005; Manaf e Spinelli Oliveira, 2000).

Thrichomys pachyurus foi coletada em Corumbá, Mato Grosso do Sul. *T. laurentius* foi coletada em duas regiões distintas - São Raimundo Nonato, Piauí (latitude - 09° 00' 55", longitude 42° 41' 58") e Caetité, Bahia (latitude - 14° 04' 10", longitude 42° 28' 30"). Para

efeito das análises filogenéticas, as populações foram consideradas taxa distintos. A justificativa para a separação é a grande variação anatômica, fisiológica e comportamental entre populações de *Thrichomys* (Mendes *et al*, 2004; Basile, 2003; Reis *et al*, 2002) e o fato da taxonomia de *Thrichomys* estar sendo revista (Bonvicino *et al*, 2002; Borodin *et al*, 2006). O gênero é considerado (Nowak, 1999) monoespecífico, apesar de estar distribuir em uma faixa de aproximadamente 3.000 km, que engloba diferentes biomas como a Caatinga, o Cerrado e o Charco, além de matas ciliares, e esta consideração está sendo contestada por dados com diferentes abordagens experimentais. Durante a realização do presente trabalho foi possível observar diferenças de atributos morfológicos, na vocalização e no comportamento agonístico frente ao tratador entre as duas populações de *T. laurentius*, o que também justifica tratá-las como dois grupos diferentes.

A presença de coelhos (*Oryctolagus cuniculus*) como grupo externo é importante dada a questão sobre a monofilia de Glires - grupo proposto desde Linnaeus em 1758 e sustentado por estudos moleculares recentes. Os primatas, representados por *Cebus apella*, são considerados o grupo-irmão de Rodentia (ou grupo-irmão do clado Glires), e *Felis silvestres f. catus* é o grupo externo evolutivamente mais distante de roedores e será colocado como a base da árvore.

.1 Etograma

O etograma utilizado é composto por categorias de autolimpeza que discriminam o uso de estruturas anatomicamente distintas. Por exemplo, “lamber” (uso da língua) e “morder” (uso dos dentes) foram codificados como categorias independentes. Com isso, será avaliado o impacto que tal distinção terá sobre o sinal filogenético de uma estrutura maior – o padrão motor (Blomberg e Garland Jr, 2002, definem sinal filogenético como “uma tendência para espécies filogeneticamente relacionadas serem mais semelhantes entre si do que entre outras espécies em uma árvore filogenética”).

Para contemplar categorias comportamentais de todas as espécies estudadas, neste nível de detalhamento, nosso etograma resultou em um catálogo contendo 34 categorias:

1. Lamber patas anteriores (lamb_ant): o animal, apoiado em suas patas posteriores, eleva a(s) pata(s) anteriores até a região da boca (juntas ou uma de cada vez), passando-a(s) entre ela, podendo ainda levar a boca até as patas. Lamber equivale ao “lavar” na terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978) e freqüentemente é possível observar a protrusão da língua do animal durante a execução do comportamento.
2. Lamber patas posteriores (lamb_pp): o animal eleva a(s) pata(s) posteriores até a região da boca, passando-a(s) entre elas, podendo ainda levar a boca até as patas, sempre uma pata de cada vez.
3. Lamber ventre (lamb_ventr): o animal faz uma curvatura dorso-ventral do corpo até que sua cabeça atinja sua região ventral de modo que possa lambê-la.
4. Lamber dorso (lamb_dorso): o animal gira o tronco e a cabeça de maneira que possa alcançar com a boca a região dorsal do seu corpo, e inicia lambidas nesta região.
5. Lamber flanco (lamb_flanc): o animal realiza uma curvatura da cabeça e tronco e atinge a região lateral de seu corpo, lambendo-a.

Movimentos com a cabeça (no sentido horizontal, da direita para a esquerda) auxiliam o reconhecimento das categorias 3, 4 e 5. Em alguns casos, observa-se movimentos das patas anteriores no sentido do crescimento dos pêlo, o que na literatura é definido como *combing* (pentear). “Lamber” e “morder” podem ocorrer intercaladamente em um mesmo surto de autolimpeza de uma mesma região do corpo do animal.

6. Lamber cauda (lamb_cauda): o animal pode segurar a cauda entre suas patas anteriores e passar a língua sobre ela (geralmente ocorre na limpeza da região

distal da cauda) ou fazê-lo dirigindo a cabeça até a região da cauda (geralmente região proximal).

7. Morder patas anteriores (mord_ant): o animal, apoiado em suas patas posteriores, eleva a(s) pata(s) anteriores até a região da boca ou ainda leva a boca até as patas e mordisca-as. Na maioria das observações “mord_ant” é direcionada a uma pata de cada vez.
8. Morder patas posteriores (mord_pp): o animal eleva a(s) pata(s) posteriores até a região da boca e pode ainda levar a boca até a(s) pata(s) e mordisca-a(s), sempre uma de cada vez.
9. Morder ventre (lamb_ventr): o animal, apoiado em suas patas posteriores, realiza uma curvatura dorso-ventral do corpo, de modo que possa mordiscar os pêlos da região ventral, no sentido de seu crescimento.
10. Morder dorso (mord_dorso): o animal gira o tronco e a cabeça de maneira que possa alcançar com a boca as costas e, apoiando ou não as patas anteriores em suas costas, mordisca os pêlos na direção de seu crescimento.
11. Morder flanco (mord_flanc): o animal realiza uma curvatura da cabeça e tronco e atinge a região lateral de seu corpo. Em seguida, mordisca os pêlos desta região, no sentido de seu crescimento.

O reconhecimento do “morder” é facilitado pela observação de movimentos da cabeça (direção vertical, de cima para baixo) e ainda pela observação de movimentos mastigatórios muitas vezes feitos pelo animal após mordiscar regiões do seu próprio corpo. Os movimentos de lambar e mordiscar determinada região do corpo podem ser intercalados e realizados várias vezes seguidas, como citado acima. O *combing* (pentear os pêlos com as garras) pode ser executado neste contexto, assim como nas categorias “lambar”, como também já citado acima.

12. Morder cauda (mord_cauda): o animal mordisca os pêlos de sua cauda (no sentido proximal-distal) podendo segurá-la entre suas patas anteriores ou fazê-lo dirigindo a cabeça até a região da cauda. Como nas categorias de “morder” acima, são observados movimentos mastigatórios pelos animais seguidos de “morder cauda”.

Pela terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978), *scratch* significa coçar, qualquer que seja a região do corpo, com uma das patas posteriores. O etograma contempla as distintas regiões atingidas pela pata posterior, neste movimento de *scratch*.

13. Coçar cabeça com as patas posteriores - *scratch* cabeça (stch_cabeç): o animal esfrega a cabeça com uma das patas posteriores, incluindo as orelhas, focinho e dorso da cabeça. Pode haver leve curvatura da cabeça em direção à pata posterior.
14. Coçar ventre com as patas posteriores - *scratch* ventre (stch_vent): o animal esfrega o ventre com umas das patas posteriores.
15. Coçar dorso com as patas posteriores - *scratch* dorso (stch_dorso): o animal esfrega a região dorsal do corpo com uma das patas posteriores.
16. Coçar flanco com as patas posteriores - *scratch* flanco (stch_flanc): o animal esfrega a região lateral do corpo com umas das patas posteriores
17. Lavar (limpar) a região anogenital (limp_anoge): o animal realiza uma curvatura dorso-ventral do corpo, flexionando o pescoço até tocar a parte genital, lambeando-a, no sentido de baixo para cima do seu corpo. Podem ser observados movimentos da boca e vibrissas do animal. A ocorrência de coprofagia (ingestão de fezes frescas) foi considerada nas espécies que apresentam esse comportamento neste contexto.

18. Chacoalhar (chacoalhar): é considerado chacoalhar quando o animal sacode a cabeça, ou o corpo inteiro, de um lado para outro, em movimentos rápidos e repetidos.
19. Coçar olho (coç_olho): apoiado nas patas posteriores, o animal flexiona as anteriores e leva ambas patas ou ainda, apenas uma delas, à altura acima ou abaixo dos olhos, esfregando-as com sua parte ventral nesta região, no sentido dos olhos para a região bucal.
20. Coçar orelha (coç_orelh): apoiado nas patas posteriores, o animal flexiona as patas anteriores levando ambas, ou apenas uma de cada vez, à região das orelhas enquanto sua cabeça se inclina no sentido dorso-ventral. O animal realiza a esfregação da região acima das orelhas até o focinho.
21. Coçar vibrissa (coç_vibss): apoiado nas patas posteriores, o animal flexiona as patas anteriores e, levando ambas ou apenas uma das patas à região onde se localizam as vibrissas (focinho), esfrega-as com sua parte central nesta região.

Nas categorias 19, 20 e 21 os movimentos, quando feitos com ambas as patas, os são rapidamente e geralmente várias vezes seguidas.

22. Coçar cabeça com pata anterior (cabec_c/pa): apoiado nas patas posteriores, o animal levanta uma das patas anteriores, e faz movimentos de raspar os pêlos no sentido de crescimento dos mesmos. A cabeça faz uma ligeira torção para o lado que está sendo executado este movimento.
23. Coçar ventre com pata anterior (ventr_c/pa): o animal dirige uma de suas patas anteriores à região ventral de seu corpo e esfrega a pata no sentido de crescimento dos pêlos.

24. Coçar dorso com pata anterior (dorso_c/pa): o animal dirige uma de suas patas anteriores à região dorsal de seu corpo (costas, especialmente região acima da parte proximal da cauda) e esfrega a pata no sentido de crescimento dos pêlos.
25. Coçar flanco com pata anterior (flanc_c/pa): o animal dirige uma de suas patas anteriores à região lateral de seu corpo e esfrega a pata no sentido de crescimento dos pêlos, coçando-a.
26. Coçar cauda com pata anterior (cauda_c/pa): o animal dirige uma de suas patas anteriores à região da cauda e esfrega a pata no sentido de crescimento dos pêlos. Este movimento envolve tanto a parte distal quanto proximal da cauda. Porém, observamos a ocorrência desta última (coceira da região proximal) com maior frequência.
27. Coçar uma pata anterior com a oposta (pa1compa2): o animal levanta as patas anteriores (braços) e, com ambos fletidos ou esticados, esfrega uma das patas sobre os pêlos da pata oposta a esta.
28. Coçar pata posterior com anterior (pp_com_pa): o animal leva a pata anterior até a posterior e esfrega-a sobre esta. A região atingida pode ser: coxa, pé ou ainda parte interior da pata posterior.
29. Beber (beber): considera-se beber quando o animal se aproxima do bebedouro, direcionando seu focinho a ele, e faz movimentos de lambe com a língua protraída. É observado um movimento na superfície da água.
30. Comer (comer): quando o animal atinge a região do comedouro ou encontra restos de alimentos durante o forrageamento e inicia concomitantemente movimentos do maxilar como os observáveis durante a mastigação. O ato de coprofagia não foi codificado como “comer”.

31. Explorar (explorar): o animal faz movimentos repetidos do focinho; a parte terminal do focinho faz movimentos de baixo para cima e de um lado para o outro muito levemente, e movimenta as vibrissas, podendo estar parado, em locomoção ou apoiado somente nas patas posteriores (em posição vertical, conhecida na literatura como *rearing*). Também considera-se explorar quando o animal forrageia, arranhando o solo com as patas anteriores, com o focinho perto das patas.
32. Locomover-se (locomoção): o animal realiza movimento de deslocamento de um local a outro do ambiente em que está, movido e sustentado por suas quatro patas. Durante a locomoção, o animal pode farejar ou fazer movimentos de elevação do tronco e das patas anteriores.
33. Parar (parar): quando o animal não apresenta nenhum movimento aparente, de qualquer parte do corpo. Nos roedores e coelhos pode ocorrer *freezing*, ou seja, quando o animal está realizando determinado movimento e, geralmente por qualquer alteração ambiental (barulho, luz etc) ele pára em qualquer posição que esteja, sem nenhum movimento aparente, por alguns segundos. Foi considerado “parar” quando o animal fez “pausa” por um período superior a 30 segundos.
34. Pausa (pausa): esta categoria foi registrada quando o animal realizava a mesma subunidade de autolimpeza mais de uma vez, seguidamente. Isto foi necessário, pois nossa análise exclui transições entre a mesma categoria e, assim, acreditamos ser importante o registro da repetição.

Os resultados obtidos a partir deste catálogo serão comparados com aqueles obtidos no projeto-piloto. Nesse último, utilizamos um catálogo de 16 categorias, no qual algumas das 34 acima estão fundidas, ver tabela 5.

Tab.5 Comparação dos etogramas (catálogo de categorias) utilizado neste estudo (A) em estudo-piloto (B).

A	B
1. Lamber (pa) 2. Morder (pa)	1+2=Limpar (pa)
3. Lamber (pp) 4. Morder (pp)	3+4= Limpar (pp)
5. Lamber ventre 6. Morder ventre 7. Lamber flanco 8. Morder flanco	5+6+7+8=Limpar ventre
9. Lamber dorso 10. Morder dorso	9+10=Limpar dorso
11. Lamber cauda 12. Morder cauda	11+12=Limpar cauda
13. Coçar cabeça (pp) 14. Coçar ventre (pp) 15. Coçar dorso (pp) 16. Coçar flanco (pp)	13+14+15+16=Coçar (pp)
17. Limpar região anogenital	Idem
18. Chacoalhar	Idem
19. Coçar olho	Idem
20. Coçar orelha	Idem
21. Coçar vibrissas	Idem
22. Coçar cabeça (pa)*	Ausente
23. Coçar ventre (pa) *	Ausente
24. Coçar flanco (pa)*	Ausente
25. Coçar dorso (pa)*	Ausente
26. Coçar cauda (pa)*	Ausente
27. Coçar pa/pao *	Ausente
28. Coçar pata posterior (pp)*	Ausente
29. Beber	Idem
30. Comer	Idem
31. Explorar	Idem
32. Locomover-se	Idem
33. Parar	Idem
34. Pausa	Ausente

O catálogo proposto para este estudo é composto de 34 categorias, nas quais considerou-se as estruturas anatômicas utilizadas nos padrões motores. O catálogo de categorias de autolimpeza utilizado no projeto-piloto (**Malange e Alberts, 2004) era composto de 16 categorias, sendo que as grandes áreas de transição nos padrões motores foram privilegiadas em detrimento às estruturas anatômicas utilizadas.

* Estas categorias estavam ausentes em todos os taxa estudados no projeto-piloto (neste estudo, são categorias presentes apenas em *Coendou prehensilis* e *Cebus apella*).

Patras anteriores = pa; patras posteriores = pp; coçar a pata anterior com pata anterior oposta= coçar pa/pao.

A tabela 6 resume o número total de dados amostrados a partir de um catálogo de 34 categorias e o número de eventos registrados para cada espécie. As seqüências completas, com o número total de eventos estão em ANEXO A, em versão digital.

Tab.6 Número de dados amostrados a partir do etograma de 34 categorias (A) e o número de eventos seqüenciais totais registrados (B) para cada táxon

ESPÉCIE	A	B
<i>Calomys callosus</i>	27	2342
<i>Cavia aperea</i>	25	2215
<i>C. intermedia</i>	21	1667
<i>C. porcellus</i>	25	2241
<i>Coendou prehensilis</i>	30	1257
<i>Meriones unguiculatus</i>	24	2238
<i>Mesocricetus auratus</i>	25	2207
<i>Mus musculus</i> §	25	2516
<i>Rattus norvegicus</i> §§	26	2125
<i>Thrichomys laurentius</i> (BA)	25	2433
<i>T. laurentius</i> (PI)	26	2328
<i>T. pachyurus</i>	25	2258
<i>Trinomys yonenagae</i>	22	2137
<i>Cebus apella</i>	13	2114
<i>Felis silvestris f. catus</i>	26	2547
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	25	2721

§ linhagem Swiss; §§ linhagem Wistar; *Thrichomys laurentius* (BA): espécimens coletadas em Caetité, Bahia; *Thrichomys laurentius* (PI): espécimens coletadas em São Raimundo Nonato, Piauí.

4. TRATAMENTO DOS DADOS

Utilizou-se o programa EthoLog (Ottoni, 2000) para a decodificação das observações.

4.1 **Frequência de autolimpeza**

.1.1 **O uso como caráter**

A frequência de subunidades de autolimpeza foi usada como caráter em determinadas análises filogenéticas. Para tanto a frequência de 23 unidades comportamentais, em cada táxon, foi estimada a partir do cálculo da média (\pm desvio padrão) de cada categoria em sessões de 150 eventos. Considerou-se o limite máximo (média + dp) e mínimo (média – dp) de frequência da categoria por táxon. Foi feita a padronização dos caracteres, segundo especificações de Goloboff *et al* (2006), para evitar que determinados caracteres tivessem maior representação do que outros na filogenia. Para esta padronização, escolheu-se arbitrariamente intervalos de valores mínimo 0 e máximo 10 (ver em ANEXO K, em versão digital, como estão representados os caracteres na matriz).

.1.2 **A escolha dos caracteres**

Das 34 categorias do etograma inicial 11 foram combinadas em uma única categoria, gerando 23 caracteres que foram analisados quanto à frequência: “limpar patas anteriores”, “coçar cabeça com patas anteriores”, “coçar cauda com patas anteriores”, “beber”, “limpar cauda”, “chacoalhar”, “coçar olho”, “coçar orelhas”, “coçar vibrissas”, “comer”, “coçar dorso com pata anterior”, “limpar dorso”, “explorar”, “limpar ventre”, “limpar região anogenital”, “locomover-se”, “coçar pata anterior com pata anterior oposta”, “parar”, “pausa”, “coçar pata posterior com pata anterior”, “limpar patas posteriores”, “scratch”, “coçar ventre com patas anteriores”. O propósito da fusão de categorias foi evitar intervalos iniciados em 0 (zero) na maioria dos caracteres.

4.2 Seqüências de autolimpeza

As rotinas de autolimpeza, ou seja, as seqüências dos eventos comportamentais observados, foram submetidas à análise do programa EthoSeq (Japyassú, Alberts, Izar e Sato, 2006), que baseia-se no programa MRDiTree, de Sato (1991) e no método de Alberts (1996). Este programa forneceu as seqüências probabilísticas para cada espécie, seguindo procedimentos detalhados em ANEXO B. As rotinas em comum são consideradas os caracteres compartilhados por determinado ramo (sinapomorfias) e as rotinas individuais constituirão as autapomorfias dos ramos terminais. Os caracteres foram tratados como estados presente e ausente, compondo matrizes binárias (0 e 1). As seqüências obtidas para todas as espécies podem ser encontradas em ANEXO A, em versão digital.

Matrizes de primeira ordem, denominadas de transição, foram usadas para a identificação das rotinas comportamentais para cada táxon terminal, usando-se para cada casela na matriz pelo menos seis categorias, de acordo com Zar (*apud* Legendre, 2008). No presente trabalho calculou-se para cada táxon o número necessário de eventos comportamentais (Tab.7) a partir da seguinte equação:

$N = (n-1)^2 \times 6$, onde N é igual à quantidade de eventos necessários e n é igual ao número de categorias exibidas nas rotinas comportamentais.

Seqüências geradas pelo EthoSeq apresentam transições somente entre categorias diferentes (uma limitação do algoritmo utilizado no programa). A diagonal da matriz é excluída da busca de rotinas, o que justifica o valor -1 da equação.

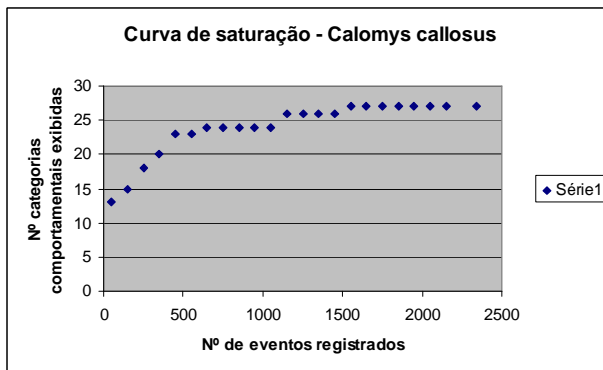
Tab.7 Os números de eventos necessários para sejam obtidas díades estatisticamente confiáveis (A) e o número de eventos registrados para cada espécie (B)

ESPÉCIE	A	B
<i>Calomys callosus</i>	4056	2342
<i>Cavia aperea</i>	3456	2215
<i>C. intermedia</i>	2400	1667
<i>C. porcellus</i>	3456	2241
<i>Coendou prehensilis</i>	5046	1257
<i>Meriones unguiculatus</i>	3174	2238
<i>Mesocricetus auratus</i>	3456	2207
<i>Mus musculus</i> §	3456	2516
<i>Rattus norvegicus</i> §§	3750	2125
<i>Thrichomys laurentius</i> (BA)	3456	2433
<i>T. laurentius</i> (PI)	3750	2328
<i>T. pachyurus</i>	3456	2258
<i>Trinomys yonenagae</i>	2646	2137
<i>Cebus apella</i>	864	2114
<i>Felis silvestris f. catus</i>	3750	2547
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	3456	2721

§ linhagem Swiss; §§ linhagem Wistar; *Thrichomys laurentius* (BA): espécimens coletadas em Caetitê, Bahia; *Thrichomys laurentius* (PI): espécimens coletadas em São Raimundo Nonato, Piauí.

Alguns estudos (por exemplo, Legendre *et al*, 2008) utilizam curvas de acumulação (ou saturação) como indicador de suficiência amostral. Segundo este modelo, a estabilidade da curva indica que o total de número de observações é suficiente para incluir até mesmo eventos exibidos com menor frequência. A figura 11 mostra a curva de acumulação para a espécie *Calomys callosus*. As curvas relativas aos demais taxa podem ser encontradas em ANEXO C.

Fig.11 Curva de saturação indicando o número de eventos exibidos (categorias comportamentais) e o número de eventos observados em *Calomys callosus*



4.3 Análise cladística

É proposta a análise de frequência (caracteres contínuos) e seqüências de autolimpeza (caracteres numéricos).

Para a análise cladística de matrizes compostas por caracteres quantitativos (como frequência) utilizou-se o programa TNT (Goloboff *et al*, 2003).

As análises das matrizes binárias compostas por caracteres discretos ou numéricos (seqüências) foi realizada utilizando-se o programa WinClada (Nixon, 1999) com o auxílio do NONA (Goloboff, 1998). O NONA permite cálculos de índices de consistência (CI) e retenção (RI), que revelam grau de homoplasias e sinapomorfias em um grupo, respectivamente.

As análises que apresentam como resultado mais de uma árvore filogenética foram submetidas ao critério de consenso estrito. O suporte entre os ramos foi estimado pelo cálculo de *bootstrap* (Felseinstein, 1985), usando-se o número de replicação de 100 vezes. O cálculo de *bootstrap* representa uma reamostragem na qual, a partir da escolha aleatória de dados do conjunto inicial, as árvores originais são replicadas, pelo número de vezes escolhido. Com isso, o suporte dos ramos da árvore é estabelecido.

Estes índices são indicativos de confiabilidade dos resultados, mas não são suficientes para descartar filogenias. Por exemplo, quanto menor o número de caracteres utilizados na análise, pelo método de máxima parcimônia, menor será o número de transformações (passos evolutivos) e, assim, o valor da congruência (CI) entre eles aumenta. Para um número menor de caracteres diminui a quantidade de homoplasia encontrada. Os valores de *bootstrap* também estão sujeitos a alterações deste tipo. Quanto maior for o número de replicações, o valor referido em cada nó tende a diminuir, ainda que tenha sido obtida apenas uma árvore.

III - RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. DELIMITAÇÃO DO ETOGRAMA E SEU IMPACTO NA FILOGENIA

A figura 12 A e B mostra as relações filogenéticas em um grupo composto por cinco roedores (*Trinomys yonenagae*, *Cavia aperea*, *C. porcellus*, e linhagens de *Rattus norvegicus* e *Mus musculus*) e dois grupos externos (*Oryctolagus cuniculus* e *Felis silvestris f. catus*); estabelecidas a partir de dois etogramas distintos (Tab. 5).

Os resultados não mostram diferenças nas relações filogenéticas do grupo estudado pelas duas abordagens; e os índices de consistência e retenção são semelhantes.

Esta avaliação permite estabelecer parâmetros para a análise filogenética baseada em comportamento de autolimpeza em roedores, ou seja, a escolha da codificação mais apropriada da estrutura de autolimpeza para explicar as relações filogenéticas do grupo.

Hipóteses de homologias primárias exigem critérios rigorosos em uma análise filogenética. Considerar o conceito de hierarquia estrutural deve ser o ponto de partida desses estudos.

Hall (2003) fez uma discussão dando enfoque à esta questão. O autor propôs o reconhecimento de caracteres homólogos inseridos em estruturas homoplásicas – descartadas *a priori* –, ao considerar independência entre níveis estruturais. Love (2007) também se preocupou com a questão da decomposição de estruturas em níveis de generalidade – hierarquias – apresentando sua importância para as inferências de homologias primárias.

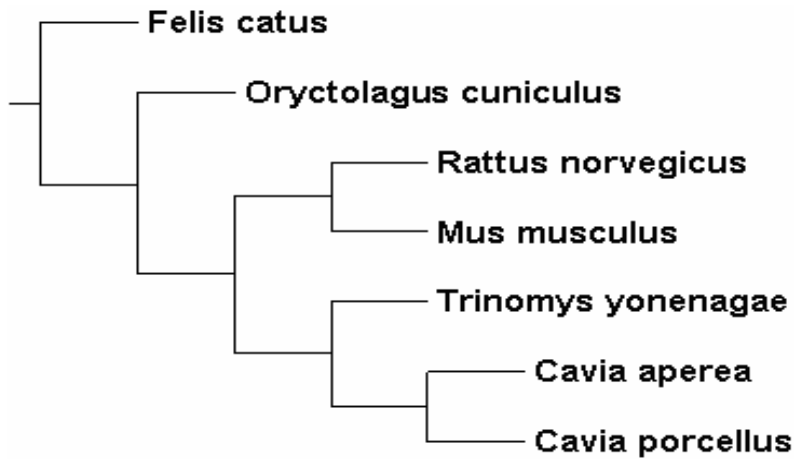
A relativa independência hierárquica entre as estruturas filogenéticas nos permite entender como elementos morfológicos homólogos podem produzir expressões comportamentais não homólogas, e vice-versa.

Ereshefsky (2007) citou o exemplo de cantos homólogos entre espécies de gafanhotos produzidos a partir de estruturas morfológicas diferentes. Isto ocorre em abundância nos organismos vivos; expressões comportamentais “superam” as barreiras das funções primárias de suas estruturas morfológicas (Wenzel, 1992). Este argumento faz referência a certos tipos de comportamentos que sofreram um processo conhecido como ritualização (segundo Krebs e Davies, 1993, ritualização é o processo pelo qual alguns sinais evoluem a partir da modificação de padrões comportamentais antigos que não tinham função de comunicação. Veja em Bursten *et al*, 2000, um possível caso de ritualização da autolimpeza em esquilos).

A construção de uma matriz de caracteres é uma tarefa dependente da abordagem do pesquisador e deve ser explicitada (como, por exemplo, em Noll, 2002). Harris *et al* (2003) mostraram que relações filogenéticas em *Aetosaurians* variavam em função das diferenças nas abordagens de construção de caracteres ou estados de caracteres.

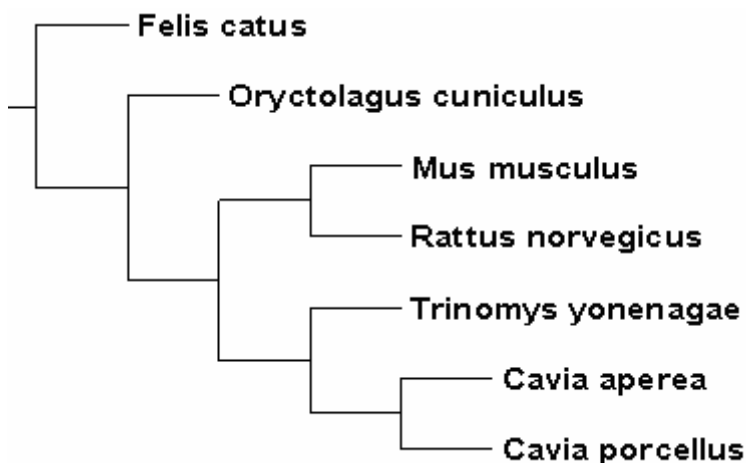
No presente estudo a abordagem mais ampla de codificação das categorias (com o emprego de 34 categorias) produziu caracteres com a mesma significância filogenética da abordagem mais reduzida (16 categorias), já que as relações filogenéticas nas topologias foram idênticas e os índices semelhantes.

Fig.12 A Topologia da árvore obtida pela análise das seqüências de autolimpeza em cinco espécies de roedores a partir de etograma proposto por Malange e Alberts, 2004



Extraído de Malange e Alberts, 2004. Foram obtidos 2855 caracteres (seqüências de autolimpeza) a partir de um etograma composto por 16 categorias comportamentais (Tab. 5). Os índices de consistência e retenção foram iguais a 70 e 41, respectivamente.

Fig.12 B: Topologia da árvore obtida pela análise das seqüências de autolimpeza em cinco espécies de roedores a partir de etograma proposto neste estudo



Foram obtidos 4526 caracteres a partir do etograma composto por 34 categorias comportamentais (Tab. 5). Os índices de consistência e retenção foram iguais a 75 e 36, respectivamente.

A análise de diferentes abordagens de codificação dos caracteres neste estudo revela que há independência entre os padrões motores de autolimpeza e as estruturas anatômicas subjacentes a eles (nível comportamental em contraposição ao nível morfológico).

2. SINAL FILOGENÉTICO EM SEQUÊNCIAS DE AUTOLIMPEZA

O comportamento de autolimpeza além de apresentar um padrão estereotipado, parece ser um comportamento evolutivamente primitivo (um caráter plesiomórfico), como mostrado na figura 7. Isto indica que a presença sinal filogenético em padrões de autolimpeza pode variar com o grau de complexidade da estrutura a ser analisada.

Utilizando os programas de análise cladística NONA e WinClada, é proposta a busca de sinal filogenético através de três análises, nas quais a delimitação dos caracteres varia de (1) unidades comportamentais isoladas, (2) díades a (3) seqüências de quatro a oito transições entre os eventos comportamentais (rotinas).

.1 **Análise 1:**

Foram registradas presença e ausência de categorias comportamentais em 13 do total de taxa estudados. A matriz obtida é composta por 28 caracteres - subunidades de autolimpeza (ANEXO D, em versão digital).

A análise apresenta 25 árvores igualmente parcimoniosas. A árvore obtida a partir do consenso entre elas mostra uma topologia totalmente não resolvida, ou seja, uma árvore politômica na qual é impossível observar qualquer grau de parentesco entre os taxa terminais.

Um fator que contribui para este resultado é o número de caracteres informativos. Dos 28 caracteres inclusos nesta análise, 13 não são informativos, ou seja, representam autapomorfias e/ou simplesiomorfias, restando apenas 15, um número baixo para a quantidade de taxa em análise (ver Amorim, 2002). Ainda assim, a politomia resultante indica que apenas o uso das categorias comportamentais é insuficiente para resolver relações filogenéticas neste grupo. As subunidades de autolimpeza não apresentam sinal filogenético capaz de explicar as relações na ordem Rodentia.

Coendou prehensilis (ouriço-cacheiro) e *Cebus apella* (macaco-prego) compartilham caracteres exclusivos, que não estão presentes em outros roedores. Estes caracteres incluem

movimentos elaborados com a pata anterior do animal em direção às regiões de seu corpo e parecem exigir habilidade motora dos animais. Sugere-se que sejam estudadas outras similaridades comportamentais entre os taxa, para explicar divergências evolutivas no comportamento de ambos os grupos-irmãos.

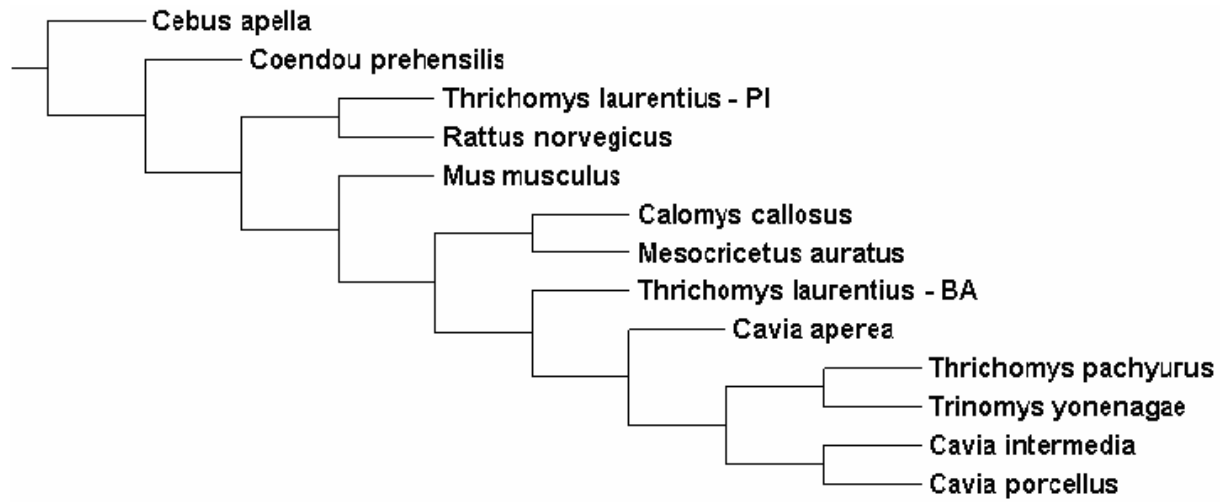
.2 Análise 2:

Na **Análise 1**, a politomia resultante do consenso entre as 25 árvores obtidas, direciona ao seguinte questionamento: há sinal filogenético em seqüências comportamentais de baixa complexidade? Assim, é proposta a avaliação das relações filogenéticas em 13 do total de taxa estudados, a partir de caracteres representados por seqüências diádicas (uma transição) de autolimpeza.

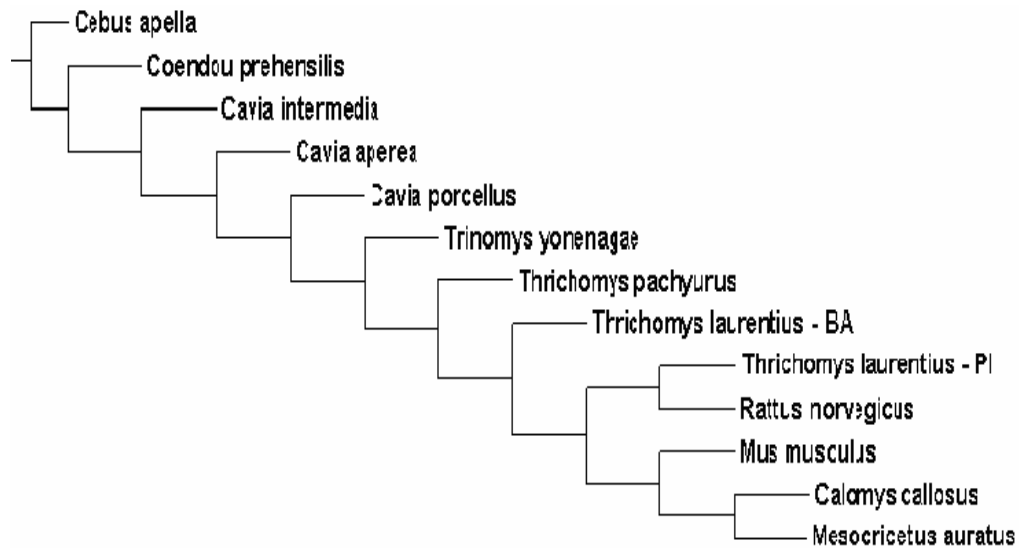
Foram obtidos 537 caracteres (díades de autolimpeza), resultantes da análise pelo EthoSeq. Díades não informativas (caracteres autapomórficos e simplesiomórficos) constituíram 226 caracteres. A matriz de caracteres desta análise pode ser encontrada em ANEXO E, em versão digital.

A análise apresenta como resultado três árvores igualmente parcimoniosas, com 1.010 transformações/passos evolutivos (Fig.13 - a, b e c). O consenso (Fig.14) entre elas mostra politomia em alguns ramos.

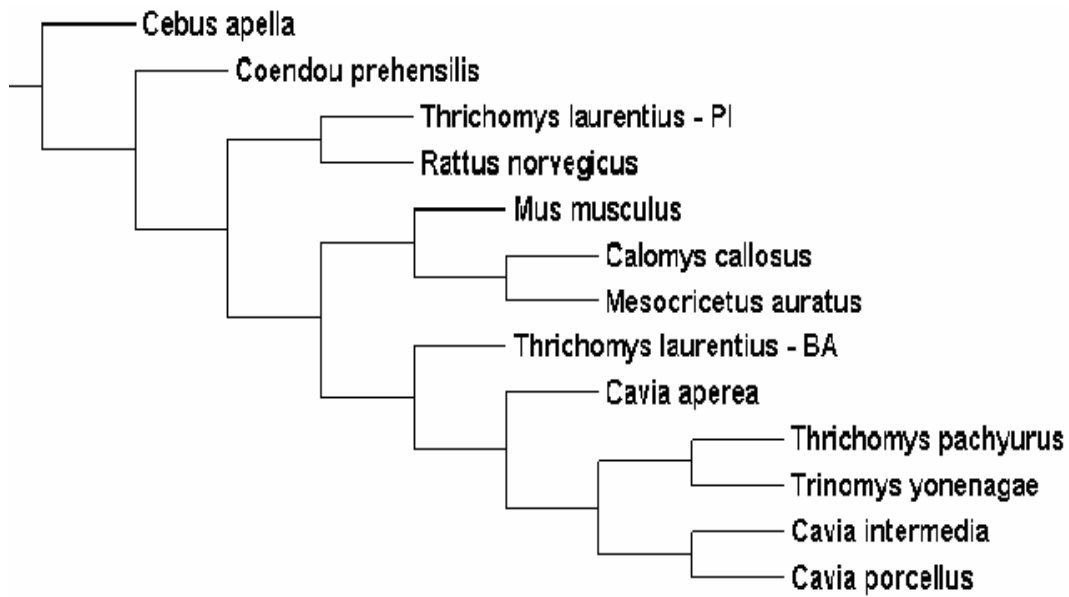
Fig.13 Árvores filogenéticas igualmente parcimoniosas (a, b e c) obtidas a partir de 537 caracteres - díades de autolimpeza para 13 dos taxa estudados



a



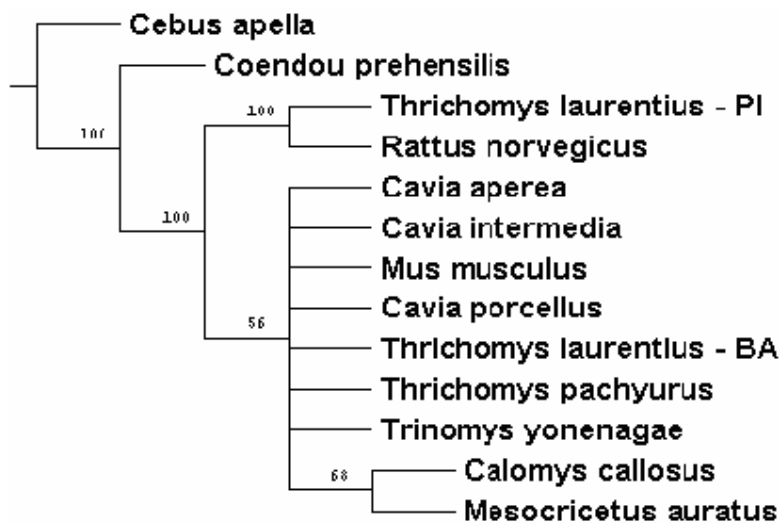
b



c

Índices de consistência e retenção, 53 e 37, respectivamente.

Fig.14 Consenso entre árvores filogenéticas igualmente parcimoniosas (Fig.13 - a, b e c) obtidas a partir de 537 caracteres - díades de autolimpeza, em 13 dos taxa estudados



Estes resultados indicam que a organização da autolimpeza em díades não é suficiente para esclarecimentos acerca da história evolutiva da ordem. Ainda assim, algumas relações em um nível taxonômico menor (por exemplo, em nível de família) são indicadas, diferentemente do que ocorreu com a análise apenas de categorias ou subunidades (**Análise 1**).

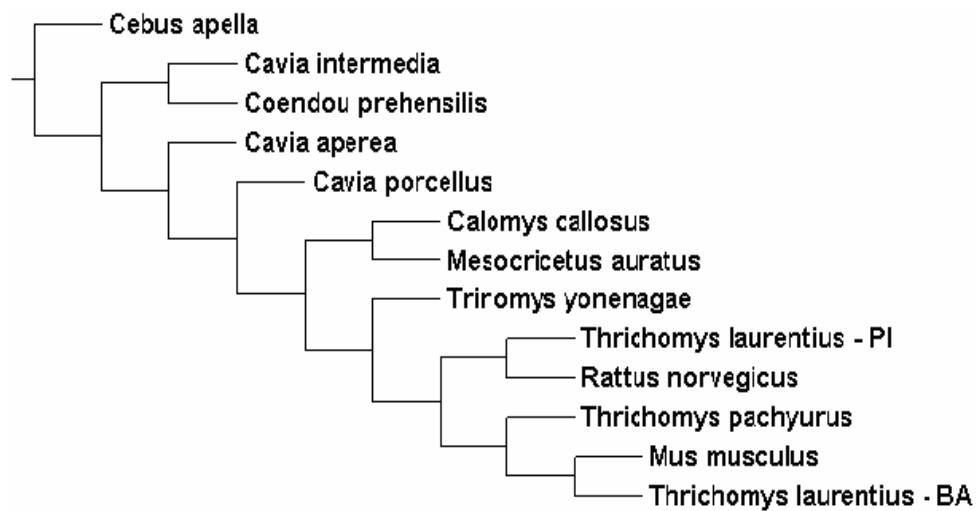
.3 Análise 3:

Díades e categorias isoladas de comportamento mostram baixa complexidade em sua organização quando comparados com seqüências (rotinas) mais longas, as quais podem ter representação maior nas relações filogenéticas em níveis taxonômicos mais inclusos.

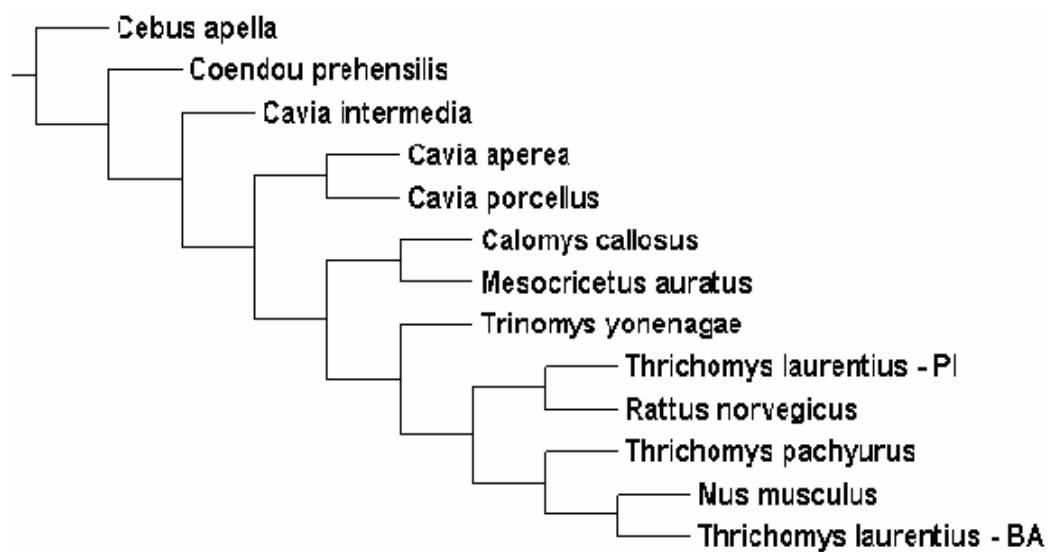
A presente análise foi feita com este objetivo: investigar o sinal filogenético presente em rotinas longas de autolimpeza. Para tanto, foram selecionadas as seqüências mais longas, que incluíam quatro a oito transições, do total de caracteres fornecidos pelo EthoSeq para 13 dos taxa em estudo (matriz em ANEXO F, em versão digital), da mesma forma como nas díades.

Dos 810 caracteres, 596 não são informativos. Foram obtidas três árvores igualmente parcimoniosas (Fig.15 a, b e c), sendo que a figura 16 mostra a árvore resultante do consenso entre elas.

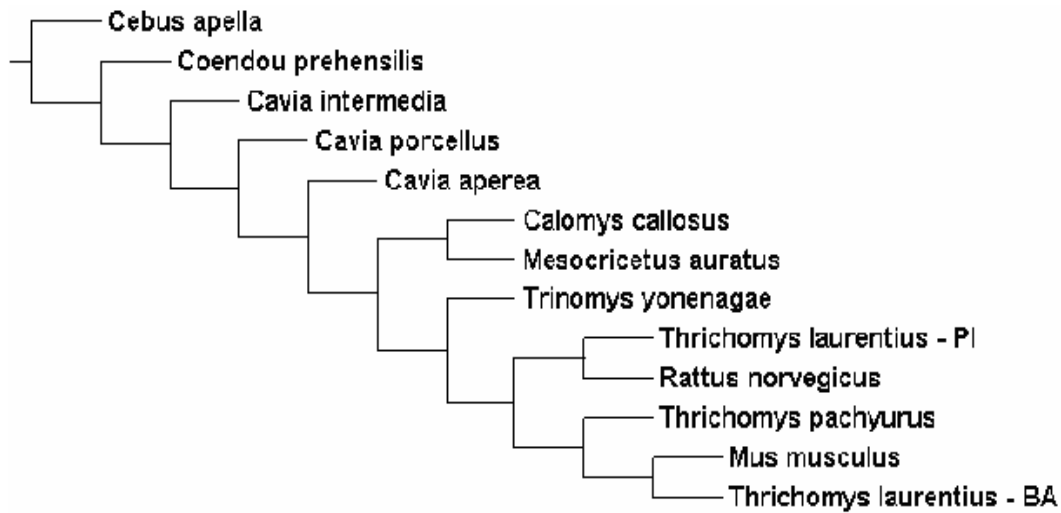
Fig.15 Árvores filogenéticas igualmente parcimoniosas, 1093 passos (a, b e c), obtidas a partir de 810 caracteres – seqüências de quatro a oito transições de categorias de autolimpeza em 13 taxa estudados



a



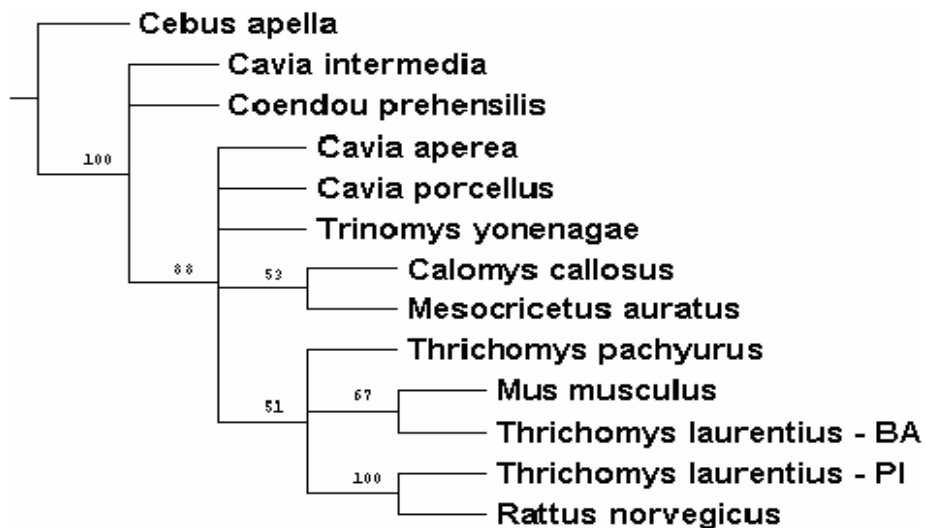
b



c

Índices de consistência e retenção, 74 e 36, respectivamente.

Fig.16 Consenso entre árvores filogenéticas igualmente parcimoniosas, 1093 passos (A, B e C), obtidas a partir de 810 caracteres – seqüências de quatro a oito transições de categorias de autolimpeza nos 13 taxa



O resultado desta **Análise 3**, indica que seqüências longas não são suficientes para resolver a filogenia dos taxa em estudo. No entanto, estes dados discriminaram relações

dentro do grupo que não haviam sido apontadas pelos dados anteriores (unidades e díades de autolimpeza).

Seqüências complexas parecem carregar mais informação (ou sinal) filogenética do que díades e mais ainda do que categorias isoladas, dada a diminuição gradativa das politomias presentes nos cladogramas.

Os dados de comportamento de autolimpeza foram utilizados como modelo, mas sugere-se que os padrões encontrados possam ser empregados em outros estudos, ainda que haja variações com relação à capacidade discriminatória dos caracteres (na medida em que se tratar de comportamentos menos basais).

Os resultados obtidos indicam que, ao utilizar seqüências comportamentais para a inferência de filogenias, a presença de organizações mais e menos complexas (como por exemplo as seqüências que são fornecidas pelo análise EthoSeq) irá refletir relações filogenéticas de grupos constituídos por diversos níveis taxonômicos (supra e sub-específicos).

3. COMPORTAMENTO DE AUTOLIMPEZA E FILOGENIA DE RODENTIA

A filogenia de Rodentia foi durante muito tempo baseada em dados morfológicos. Investigações minuciosas dos caracteres morfológicos, permitiram o reconhecimento de uma série de homoplasias (paralelismos e convergências) sustentando as relações filogenéticas até então aceitas. Foi neste cenário que abordagens moleculares iniciaram suas proposições. No entanto, ambas as fontes de dados apresentaram – e ainda apresentam – resultados incongruentes entre si.

Questões acerca da monofilia ou polifilia de Rodentia ainda estão em debate, com a maioria dos trabalhos recentes suportando a monofilia do grupo e do clado Glires (grupo formado pelas ordens Rodentia e Lagomorpha).

A análise filogenética de dados de autolimpeza neste grupo pretende contribuir para o esclarecimento desta questão.

.1 Proposições atualmente mais aceitas

Para a comparação dos resultados com aqueles obtidos na literatura, foi feita a composição de um cladograma, no qual estão representadas as relações filogenéticas entre os membros dos grupos taxonômicos estudados. As relações baseiam-se nos registros encontrados na maior parte dos trabalhos na literatura (Fig. 17).

.2 Filogenia baseada em frequência de autolimpeza

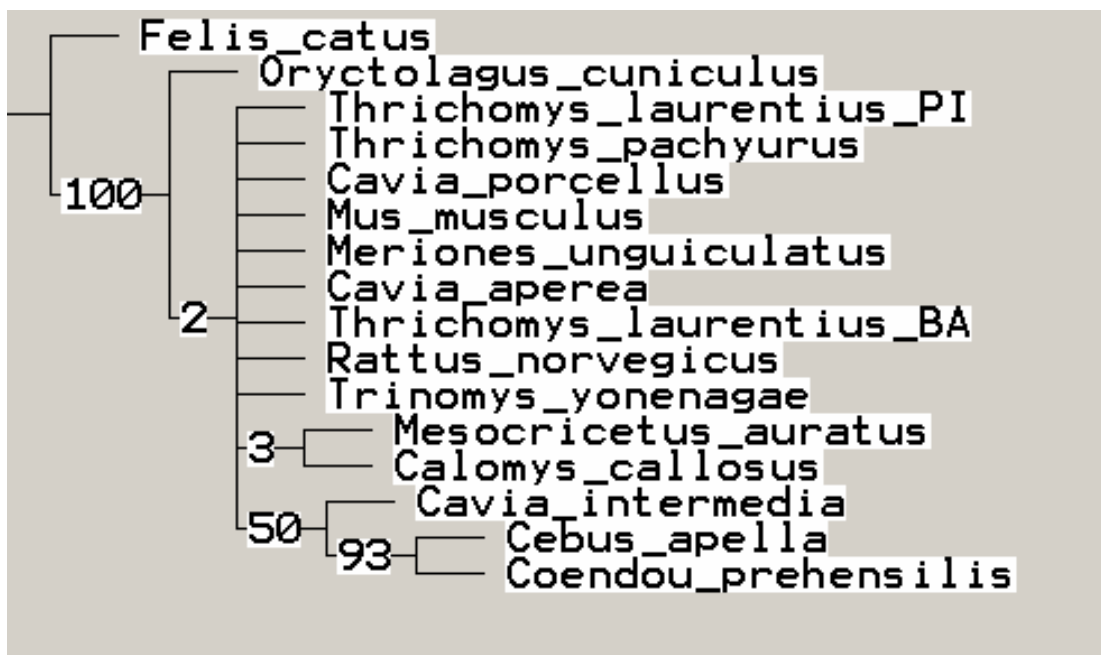
De acordo com Eisenberg (1963, 1967) diferenças na frequência de ocorrência, e não na forma do comportamento, podem revelar diferenças táxon-específicas, ou seja, apresentam sinal filogenético.

Variações contínuas presentes em caracteres, quando incluídas nas análises cladísticas, são convertidas em estados discretos dos caracteres. Este tipo de procedimento pode levar a interpretações errôneas, uma vez que “taxa com valores significativamente diferentes podem ser avaliados sob o mesmo estado de caráter e/ou taxa sem diferenças significativas podem ser avaliados sob estados diferentes” (Farris, 1990 *apud* Goloboff *et al*, 2006).

Recentemente, Goloboff *et al* (2006) incorporaram no *software* TNT um algoritmo capaz de analisar caracteres contínuos, sem a necessidade de discretização destes. Seus resultados mostraram que a análise filogenética de matrizes mistas (compostas por caracteres contínuos e discretos) aumentou o suporte das relações filogenéticas obtidas, quando comparadas com matrizes composta apenas por caracteres numéricos.

A matriz composta por frequência de autolimpeza (ANEXO K, em versão digital), analisada pelo *software* TNT, mostra uma única árvore, cuja resolução entre os nós não foi esclarecida (Fig.18), apresentando politomias.

Fig.18 Árvore mais parcimoniosa obtida a partir da análise de 23 caracteres contínuos - frequência de categorias de autolimpeza - para os taxa estudados (*Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Cebus apella*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*)



Este resultado não corrobora proposições de filogenias para o grupo. *Cebus apella* (macaco-prego) como grupo-irmão de *Coendou prehensilis* sugere não monofilia de Rodentia. O catálogo de *Cebus* é diferente do catálogo utilizado neste trabalho. Ainda assim, quando exclui-se este táxon da análise, a filogenia permanece inalterada.

Os resultados obtidos sugerem que frequência de autolimpeza como única fonte de informação filogenética - da forma como foi mensurada neste estudo - não é suficiente para o esclarecimento das relações do grupo.

A matriz mista de caracteres poderá mostrar se os dados de frequência irão inserir ruído na análise ou se haverá melhora na resolução da filogenia, indicando que este resultado é decorrência do número baixo de caracteres em relação ao número de taxa terminais (ver Amorim, 2002).

.3 Filogenia baseada em seqüência de autolimpeza

Seqüências comportamentais têm sido usadas para se estabelecer relações filogenéticas de grupos animais (Alberts, 1996, Malange Marques e Alberts, 2004, Robillard *et al*, 2006, Legendre *et al*, 2008, Quadros 2002, 2008, entre outros).

Robillard *et al* (2006) analisaram seqüências de canto em *Gryllus* norte-americanos, utilizando a técnica de otimização direta – OD (Wheeler, 1999), semelhante ao tratamento cladístico para dados moleculares. Seus resultados mostraram bons índices de consistência e retenção tanto na análise somente de seqüências comportamentais quanto na análise combinada (dados moleculares, caracteres acústicos e seqüências de canto). Legendre *et al* (2008) estudaram díades do comportamento gregário (comportamento não estereotipado) em baratas Zetoborinae, através de um método o qual eles denominaram “pareamento sucessivo de eventos” (*successive event-pairing method*). Os autores estabeleceram como caráter as interações diádicas intra-específicas, e encontraram baixos graus de homoplasia em seus resultados.

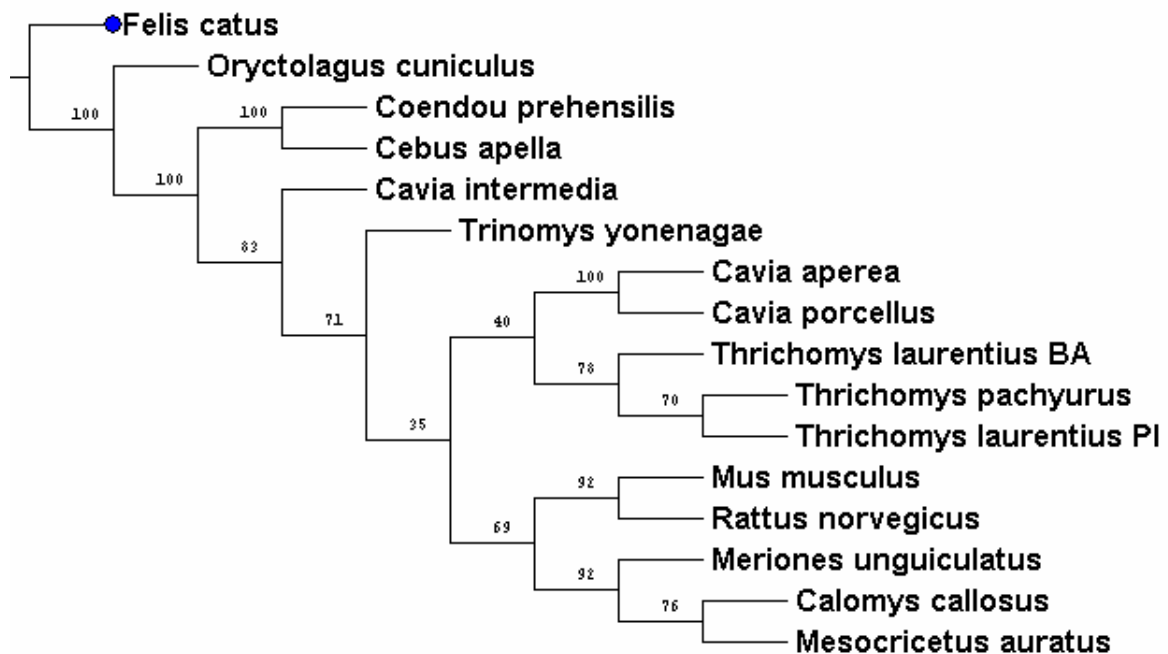
Como no trabalho de Legendre *et al* (2008): “...um evento A ocorrendo depois de um evento B não é homólogo ao evento A ocorrendo depois de um evento C, ainda que os padrões motores envolvidos sejam os mesmos”, na proposta atual homologias são sugeridas para as seqüências comportamentais.

A análise realizada pelo programa EthoSeq minimiza o número de seqüências probabilísticas possível. Neste trabalho, foram geradas rotinas com transições máximas de oito eventos a partir de 34 categorias comportamentais. Assim, o número possível de

seqüências seria o equivalente a 34^8 (1.785.793.904.896). Foram obtidos 7.658 caracteres (ANEXO G, em versão digital), dos quais 4.254 são representados por caracteres não informativos, excluídos da matriz.

A análise cladística pelo *software* WinClada resultou em uma única árvore parcimoniosa, com 9.516 passos evolutivos (Fig. 19).

Fig.19 Árvore filogenética mais parcimoniosa obtida a partir da análise de 3.404 seqüências probabilísticas de autolimpeza nos taxa: *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Cebus apella*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*



Índices de consistência e retenção, 35 e 31, respectivamente

A posição de *Cebus apella* (macaco-prego) e *Coendou prehensilis* (ouriço-cacheiro) não nos permite afirmar monofilia de Rodentia.

No entanto, como já mencionado, o catálogo de categorias utilizado para os registros de seqüências de autolimpeza em macaco-prego não foi o mesmo utilizado neste estudo. É possível que, ao torná-los compatíveis, tenha havido perda de informação de importância filogenética (algumas categorias observadas podem não ter sido registradas apenas por não

estarem presentes no catálogo). Por exemplo, no catálogo de Teramussi e Alberts (2004) constava a categoria “lamber patas”, descrita como o animal lambendo a pata anterior OU posterior. No entanto, os autores relataram ocorrência de “lambida das patas anteriores” como mais freqüente e, assim, a categoria foi registrada como “lamber patas anteriores”. Este resultado indica que, ao se comparar comportamento de espécies, critérios rigorosos devem ser adotados para que não haja comprometimento da análise.

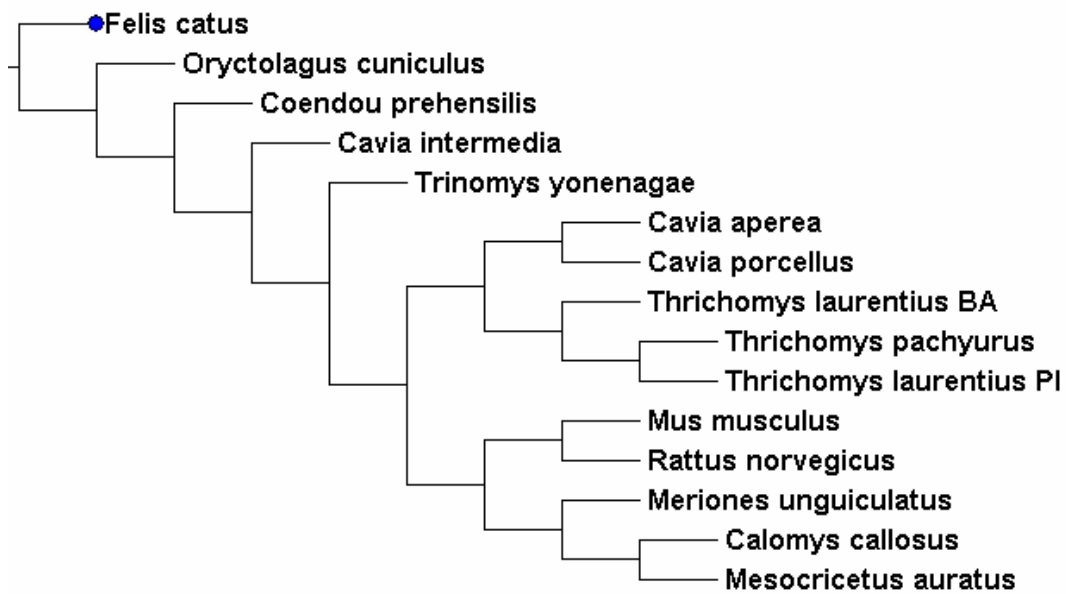
É possível, no entanto, observar caracteres exclusivos compartilhados por *Coendou prehensilis* (ouriço-cacheiro) e *Cebus apella* (macaco-prego) - ver ANEXO G, em versão digital, as seqüências compartilhadas por ambos taxa.

Devido a esta incompatibilidade dos catálogos, considera-se válido analisar a filogenia do grupo com a exclusão do táxon *Cebus apella*.

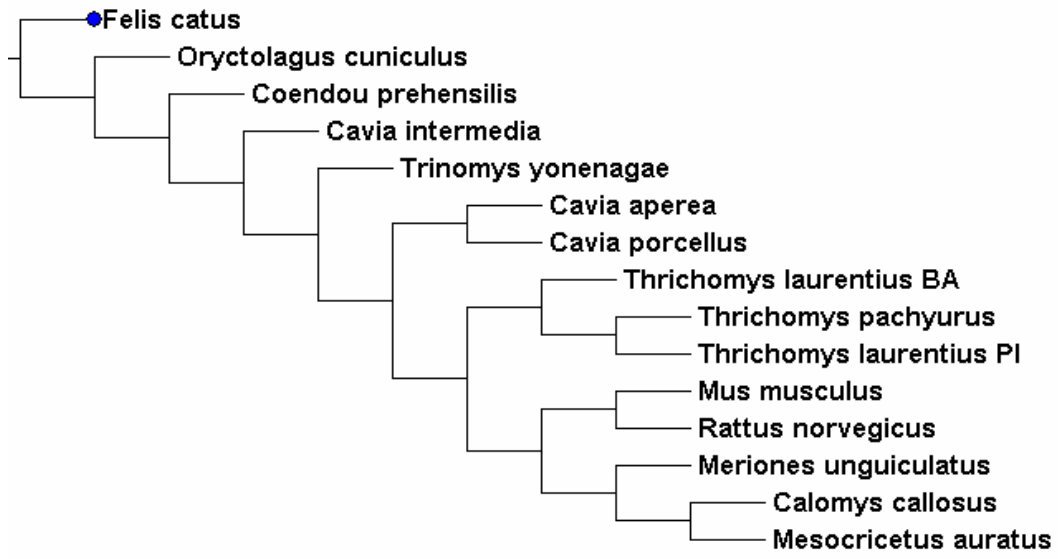
Foram gerados novos caracteres para os 15 taxa (ANEXO H, em versão digital), totalizando 7.152, dos quais 3.833 representam caracteres não informativos, excluídos da análise.

WinClada apresentou como resultado duas árvores igualmente parcimoniosas (Fig. 20 – a e b) com 9.185 passos evolutivos, cuja árvore resultante do consenso indica monofilia de Rodentia, mas apresenta politomia entre membros Hystricognathi e Sciurognathi (Fig. 21). A presença de apenas *Felis silvestris f. catus* e *Oryctolagus cuniculus* não nos permite afirmar hipóteses sobre monofilia ou polifilia de Glires, o que seria possível somente com a presença de mais um grupo externo.

Fig.20 Árvores mais parcimoniosas obtidas pelo WinClada a partir da análise de 3.319 seqüências probabilísticas de autolimpeza nos taxa *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*

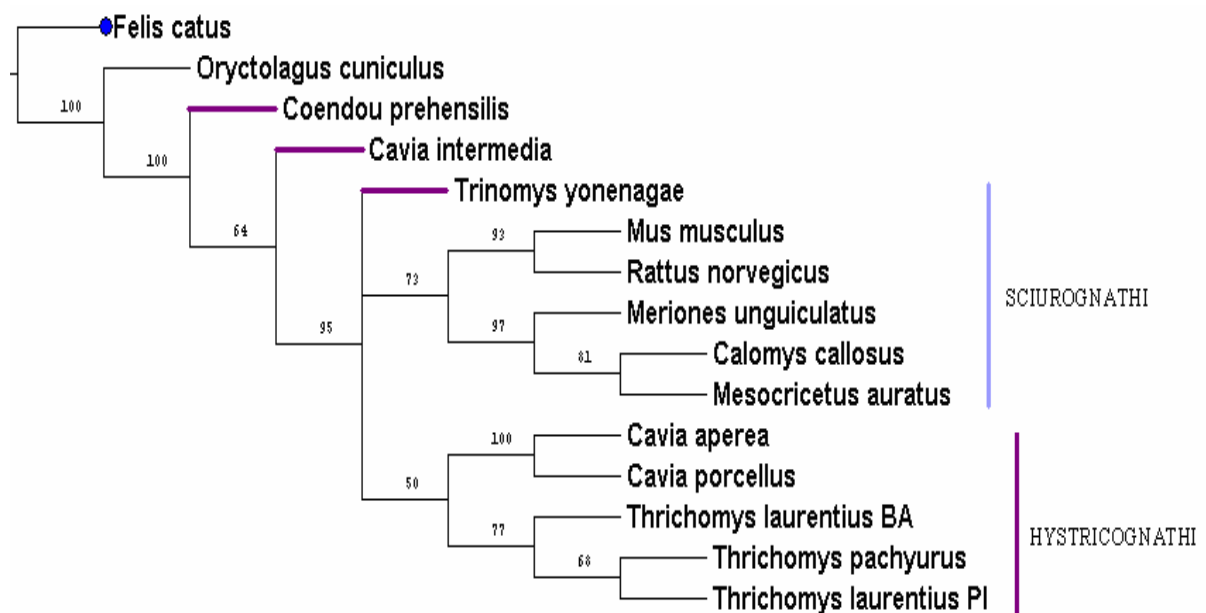


a



b

Fig.21 Árvore filogenética consensual entre duas árvores igualmente parcimoniosas obtidas a partir da análise de 3.319 seqüências probabilísticas de autolimpeza nas espécies *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*



Índices de consistência e retenção, 35 e 28, respectivamente

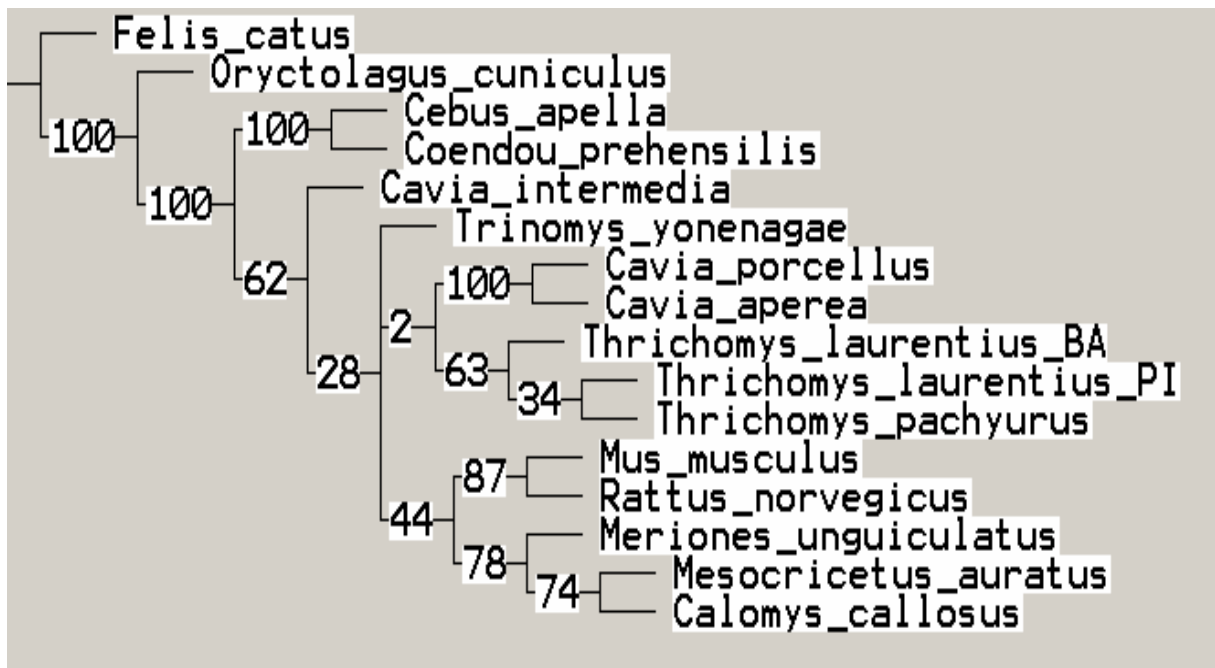
.4 Análise de matriz mista de caracteres

A análise de caracteres relativos à frequência de autolimpeza, por si só, não foi capaz de resolver as relações filogenéticas do grupo proposto.

A matriz mista, composta por caracteres numéricos e contínuos (ANEXO I, em versão digital), foi analisada com o propósito de verificar se as relações entre os nós da árvore apresentariam maior robustez quando combinadas ambas fontes de informação (frequência e

seqüência). A matriz é composta por 7.681 caracteres, sendo 4.254 não informativos. A análise pelo TNT resultou em uma única árvore (Fig. 22).

Fig.22 Árvore mais parcimoniosa gerada pelo TNT a partir de matriz mista de caracteres (23 contínuos e 7658 numéricos) nos taxa *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Cebus apella*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*



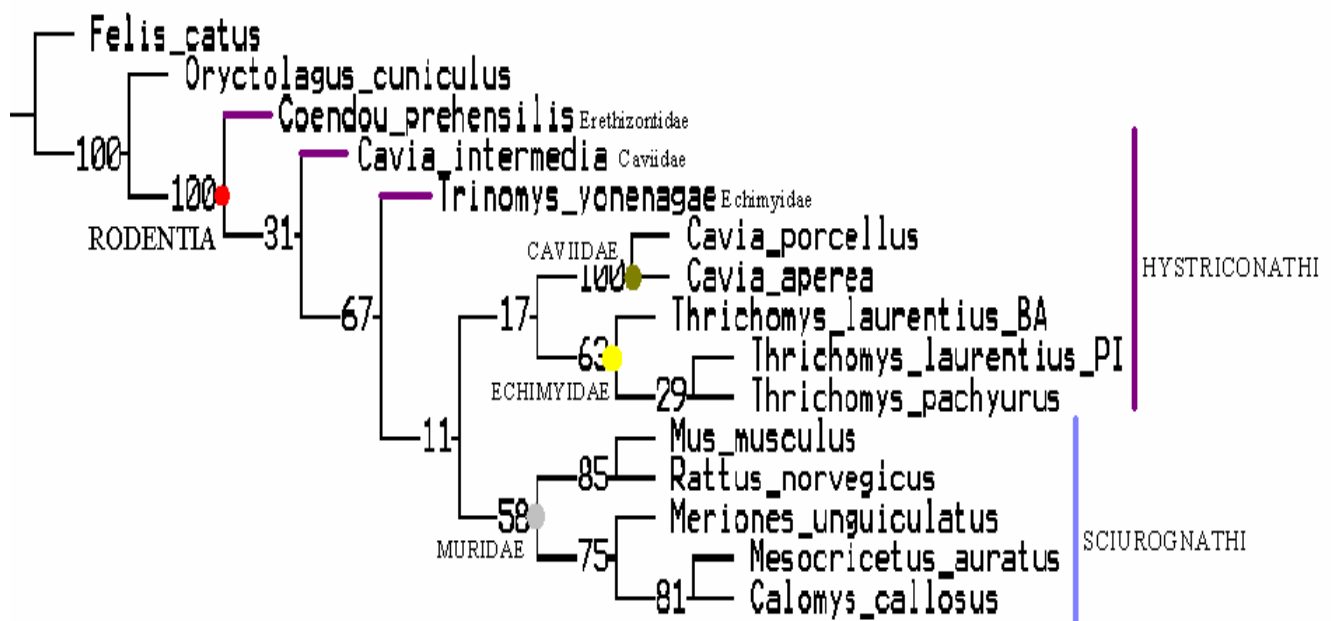
O cladograma apresenta topologia idêntica à obtida na análise de seqüências do comportamento de autolimpeza para estas taxa (Fig. 21). Os índices de *bootstrap* são menores ao apresentados na figura 21, o que pode indicar que caracteres de frequência de autolimpeza não inserem sinal filogenético na análise.

A posição de *Cebus apella* (macaco-prego) e *Coendou prehensilis* (ouriço-cacheiro) como grupos-irmãos sugere não monofilia de Rodentia. No entanto, a relação estabelecida entre ambos, que não é congruente com dados da literatura, pode ser explicada pelas diferenças no catálogo de categorias de *Cebus* – já discutido - e na amostra de registros coletados para *Coendou prehensilis* consideravelmente menor (equivalente a aproximadamente 50% em relação às amostras coletadas para os outros taxa - Tab. 6). A presença de mais categorias nesta espécie, quando comparadas aos outros membros do grupo, e uma amostragem baixa de dados pode não ser suficiente para se descartar seqüências ocorridas ao acaso.

Desta forma, considera-se válida a reanálise destes dados com a exclusão do grupo externo *Cebus apella*.

O TNT gerou uma única árvore, figura 23, a partir da matriz mista (ANEXO J, em versão digital), composta por 7.175 caracteres, dos quais 23 contínuos e 7.152 numéricos. Este resultado mostra que freqüência de autolimpeza confere melhora nos resultados obtidos, já que, para o mesmo grupo analisado, apenas sob dados de seqüência de autolimpeza, foram obtidas duas árvores. Uma possível explicação para o resultado apresentado na figura 24 é que a incompatibilidade entre os registros de dados de *Coendou prehensilis* e *Cebus apella* resulta em uma mensuração errônea das taxas de freqüência de autolimpeza no grupo.

Fig.23 Árvore mais parcimoniosa gerada pelo TNT a partir de matriz mista de caracteres (23 contínuos e 7.152 numéricos) nas espécies: *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Coendou prehensilis*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*



A posição filogenética de Erethizontidae (*Coendou prehensilis*) e Hystricidae (porco-espinhos do Velho Mundo) não é bem resolvida, tanto sob a luz de dados morfológicos quanto de dados moleculares. A análise estatística de Nedbal *et al* (1994) não rejeitou a hipótese do clado Erethizontidae estar posicionado como grupo-irmão de Hystricognathi. Rowe e Honeycutt (2002) apoiaram Erethizontidae como grupo-irmão de Caviomorpha. Esses trabalhos se contrapõem à hipótese mais aceita de que Erethizontidae pertencente à Caviomorpha (Nedbal *et al*, 1996; Adkins *et al*, 2001; Huchon e Douzery, 2001). A posição de *Coendou prehensilis* no resultado obtido pode ser explicada pela amostra inferior de dados

coletados para este táxon em relação aos outros taxa, sendo possivelmente não comparável, ainda que trata-se de um táxon filogeneticamente complexo, como apontado pela literatura.

Cavia porcellus e *C. aperea* como grupos irmãos é bem sustentada pela literatura. Alguns autores sugerem que *C. porcellus* seja produto da domesticação de *C. aperea*, tendo evoluído independentemente (uma longa discussão a respeito pode ser encontrada em Monticelli, 2005). A posição de *Cavia intermedia* indica parafilia de Caviinae. No entanto, por ter sido o único táxon observado em campo, os dados de *C. intermedia* podem refletir a influência do contexto no repertório comportamental. Animais observados em seu ambiente natural tendem a realizar exibições de autolimpeza mais curtas. Quadros (2008) apontou para a importância em se considerar, em estudos filogenéticos, características da biologia do animal, como seu ciclo reprodutivo e comportamento gregário. Ele sugeriu que, para estudos de filogenia baseados em comportamento, a observação de indivíduos em pequenos grupos ou animais solitários minimiza o ruído no sinal filogenético resultante da influência do contexto. A amostra de registros para *Cavia intermedia* foi inferior àquela coletada para os outros taxa (Tab. 6). Ambos fatores podem ter sido refletidos nas seqüências geradas para o táxon, já que a monofilia de *Cavia* é aceita por grande parte dos estudos. O aumento da amostragem de dados pode contribuir para esclarecimentos desta questão.

Monofilia de Echimyidae (Mckenna e Bell, 1997) é controversa. A relação de grupos-irmãos entre os gêneros *Trinomys* e *Thrichomys* não é bem sustentada (Leite e Patton, 2002, Carvalho e Salles, 2004, Galewski *et al*, 2005). Lara *et al* (1996) obtiveram forte suporte para a monofilia da família, mas as relações de taxa supraespecíficos não foi bem esclarecida. Não há consenso a respeito da monofilia do gênero *Trinomys*, grupo bastante complexo. Dados morfológicos sugerem monofilia de *Trinomys* (por exemplo Carvalho, 1999), o que não é congruente com a polifilia do grupo sugerida por dados moleculares (Lara *et al*, 1996). O gênero *Thrichomys* era considerado monoespecífico de acordo com a classificação tradicional

(Einsenberg e Redford, 1989, Woods *in* Wilson e Reeder, 1993). Bonvicino *et al* (2002) mostraram diferenças cariotípicas em populações distintas de *Thrichomys*, sugerindo processos de especiação alopátrica recentes. Borodin *et al* (2006), a partir de cruzamentos entre *T. pachyurus* e *T. apereoides* subespécie *laurentius* (*status* da espécie anteriormente a este trabalho), encontraram índices de fertilidade na geração híbrida menores do que um terço. Algumas fêmeas híbridas geraram proles quando cruzadas com parentais, mas todos os machos híbridos eram estéreis. Os autores sugeriram também processos recentes de diversificação, corroborando Bonvicino *et al* (2002). A especiação do gênero *Thrichomys* tem sido tratada apenas muito recentemente. O resultado obtido no presente estudo sustenta a separação de *T. pachyurus* e *T. laurentius*, ainda que os três taxa do gênero *Thrichomys* formem um único braço no cladograma. Com relação a *T. laurentius*, não há dados na literatura a respeito de cruzamentos em laboratório entre as diferentes populações (consideradas como a mesma espécie por dados cariológicos). Sugere-se um estudo aprofundado envolvendo espécies e populações do gênero para melhor compreensão do processo de especiação no grupo.

A monofilia da superfamília Muroidea é bem sustentada (Musser e Carleton *in* Wilson e Reeder, 1993, McKenna e Bell, 1997, De Brye *et al*, 2001). No entanto, as relações filogenéticas internas não estão bem esclarecidas.

As relações de *Calomys callosus* e *Mesocricetus auratus* pertencentes à família Cricetidae e *Rattus norvegicus* e *Mus musculus* pertencentes à família Muridae, formando grupos monofiléticos são apoiadas pela literatura (Carleton, 1984, Lockett e Hartenberger, 1993, McKenna e Bell, 1997, Engel *et al*, 1998, Nowak, 1999, Michaux *et al*, 2001, Adkins *et al*, 2003, Jansa e Weskler, 2004, Wilson e Reeder, 2005). Musser e Carleton (*in* Wilson e Reeder 2005) relataram dificuldades no estabelecimento da posição filogenética de *Calomys callosus*, e incluíram o táxon na subfamília Sigmodontinae. No entanto, a classificação mais

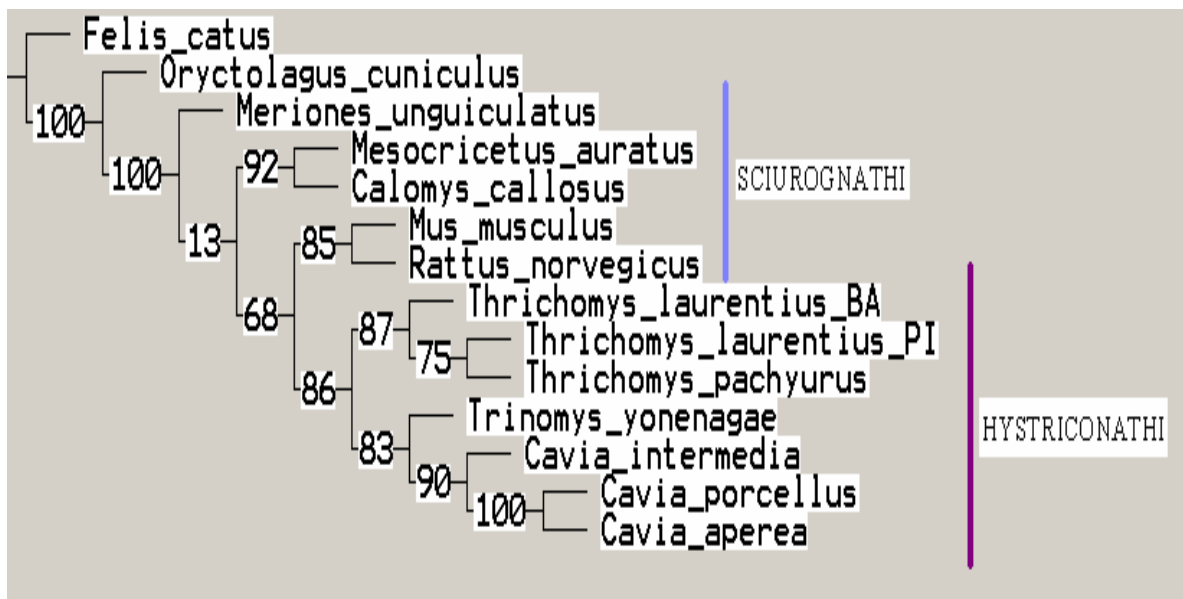
antiga incluiu os roedores sigmodontíneos na subfamília Cricetinae, na qual pertencem todos os hamsters, entre outros murídeos. Esta possível posição filogenética entre *Calomys* e *Mesocricetus* é apoiada pelo cladograma obtido na figura 23.

A posição de *Meriones unguiculatus* (gerbil) neste resultado não corrobora a hipótese mais aceita, na qual esta espécie está filogeneticamente mais próxima de Muridae do que de Cricetidae. Ainda assim, a monofilia de Muroidea é corroborada.

A amostra de dados de *Coendou prehensilis* é inferior às amostras coletadas para os outros taxa. Assim, considera-se relevante avaliar as relações entre os taxa do estudo excluindo-se o táxon Erethizontidae, eliminando um possível problema comparativo.

Totalizando 7.175 caracteres entre numéricos e quantitativos, foram geradas pelo programa TNT duas árvores igualmente parcimoniosas, cuja árvore consenso (Fig. 24) indica monofilia de Rodentia e da subordem Hystricognathi.

Fig.24 Árvore filogenética resultante da análise de matriz mista totalizando 7175 caracteres, no grupo constituído pelos taxa *Calomys callosus*, *Cavia aperea*, *C. intermedia*, *C. porcellus*, *Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus* (linhagem Swiss), *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), *Thrichomys laurentius* - Bahia e Piauí, *Thrichomys pachyurus*, *Trinomys yonenagae*, *Felis silvestres f. catus* e *Oryctolagus cuniculus*



A monofilia de Sciurognathi, anteriormente sustentada (Fig.23) não é corroborada. A exclusão de *Coendou prehensilis* da análise resulta na monofilia do gênero *Cavia* e da subordem Hystriconathi. O mapeamento dos caracteres na filogenia obtida possibilitará a compreensão da evolução do comportamento de autolimpeza nos roedores. O modo como as seqüências estão representadas no cladograma pode esclarecer o percurso evolutivo deste comportamento no grupo e explicar o resultado obtido nesta figura 24.

IV- CONCLUSÕES

Os resultados obtidos indicam que:

1. O comportamento de autolimpeza apresenta um padrão intraespecífico relativamente estável, possuindo sinal filogenético capaz de permitir a inferência de relações entre taxa. Esta estabilidade pôde ser conferida a partir do teste de diferentes catálogos (etogramas) propostos. Propostas de homologias primárias a partir do comportamento de autolimpeza podem ser feitas em diferentes níveis de detalhamento estrutural, não causando ruído filogenético e alteração no resultado final. Isto é explicado pelo conceito de hierarquias. Estruturas advindas de comportamento não são dependentes das estruturas anatômicas subjacentes a elas.

2. O arranjo organizacional de seqüências de autolimpeza pode discriminar relações filogenéticas em níveis taxonômicos distintos. Os resultados das análises permitem inferir que categorias de autolimpeza (subunidades isoladas do comportamento) não são suficientes para discriminar relações dentro do grupo estudado. Trata-se de um comportamento evolutivamente antigo, também presente na base da árvore filogenética (nos grupos externos). Díades de autolimpeza, no entanto, abordam um nível taxonômico menor, mais incluso, apontando algumas relações internas no cladograma. As seqüências longas de autolimpeza, estrutura ainda mais complexa do que as anteriores (unidades e díades), são capazes de discriminar as relações em um nível taxonômico ainda menor. Assim, para estudos filogenéticos que se baseiam em seqüências comportamentais sugere-se o uso de caracteres organizados em diferentes graus de complexidade. Isto permite discriminar relações em grupos grandes, que abordam níveis taxonômicos diversos (família, gêneros, espécies).

3. A reconstrução da filogenia da ordem Rodentia, baseada em frequência e seqüência do comportamento de autolimpeza, resultou em uma única árvore (Fig. 23). Frequência de autolimpeza é uma fonte de informação filogenética, provendo melhora dos resultados na análise. A monofilia de Rodentia, proposta por filogenias baseadas em dados morfológicos e grande parte dos estudos moleculares, é corroborada. Sciurognathi apresenta monofilia, o que não foi apontado para Hystricognathi nesta análise. A monofilia de Rodentia tem sido apoiada por diversos estudos recentes. No entanto, as relações internas ao grupo ainda mostram-se controversas e estudos que contribuam para esta questão são fundamentais. Os resultados obtidos indicam que atributos comportamentais permitem compreender a evolução de grupos complexos, como roedores (em especial caviomorfos da América do Sul). Outros tipos de comportamentos, se avaliados sob uma perspectiva filogenética, poderão certamente contribuir para esclarecimentos a respeito da diversidade evolutiva do grupo e conseqüentemente para a conservação destas espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADKINS, R.M.; GELKE, E.L.; ROWE, D.; HONEYCUTT, R.L. Molecular phylogeny and time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes. **Molecular Biology and Evolution**, 18(5): 777-791, 2001.

ADKINS, R.M.; WALTON, A.H.; HONEYCUTT, R.L. Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 26: 409-420, 2003.

ALBERTS, C.C. O comportamento de autolimpeza do gato doméstico (*Felis catus*) e uma proposta para usá-lo como caractere filogenético. Tese de doutoramento apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 205 pp., 1996.

ALCOCK, J. Animal behavior: an evolutionary approach. (6^a ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, 1998.

ALDRIDGE, J.W, BERRIDGE, K.C. Coding of serial order by neostriatal neurons: a “natural action” approach to movement sequence. **The Journal of Neuroscience**, 18(7): 2777-2787, 1998.

ALLARD, M. W., MIYAMOTO, M. M., HONEYCUTT, R.L. Tests for rodent polyphyly. *Nature*, 353: 610-611, 1991.

AMORIM, D.S. Elementos Básicos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto, Holos, 276 pp., 2002.

ANNABLE, A., WEARDEN, J.H. Grooming as operant in the rat. **Journal of the Experimental Analysis of Behavior**, 32: 297-304, 1979.

ARCHIBALD, J.D.; AVERIANOV, A.O.; EKDALE, E.G. Late Cretaceous relatives of rabbits, rodents, and other extant eutherian mammals. **Nature**, 414: 62-65, 2001.

ARNASON, U.; ADEGOKE, J.A.; BODIN, K.; BORN, E.W.; ESA, Y.B.; GULLBERG, A.; NILSSON, M.; SHORT, R.V.; XU, X.; JANKE, A. Mammalian mitogenomic relationships and the root of the eutherian tree. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 99: 8151–8156, 2002.

ATZ, J.W. The application of the idea of homology to behavior in: ARONSON, L.R., LEHRMAN, D.S. e ROSENBLATT, J.S. (Eds.) Development and evolution of behavior: essays in memory of TC Schneirla. San Francisco, W.H. Freeman, 1970.

BASILE, P.A. Taxonomia de *Thrichomys* Trouessart 1880 (Rodentia, Echimyidae). Dissertação (Mestrado em Biologia Comparada), Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, 2003.

BERRIDGE, K.C. Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species. **Behaviour**, 113(1-2): 21-56,1990.

BERRIDGE, K.C, ALDRIDGE, J.W, HOUCARD, K.R., ZHUANG, X. Sequential super-stereotypy of an instinctive fixed action pattern in hyper-dopaminergic mutant mice: a model of obsessive compulsive disorder and Tourette's. **BMC Biology**, 3(4): 1-16, 2005.

BLOMBERG, S.P.; GARLAND JR, T. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, 15: 899-910, 2002.

BONVICINO, C.R., OTAZU, I.B., D'ANDREA, P.S. Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). **Cytogenetic and Genome Research**, 97: 200-204, 2002.

BORCHELT, P.L., GRISWOLD, J.G., BRANCHEK, R.S. An analysis of sandbathing and grooming in the kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). **Animal Behaviour**, 24(2): 347-353, 1976.

BORODIN, P.M., BARREIROS-GOMEZ, S.C., ZHELEZOVA, A.I., BONVICINO, C.R., D'ANDREA, P.S. Reproductive isolation due to the genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). **National Research Council Canada**, 49(2): 159-167, 2006.

BROOKS, D.R., MCLENNAN D.A. Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology. Chicago, University of Chicago Press, 1991.

BURSTEN, S.N, OWINGS, D.H, BERRIDGE, K.C. Do California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) use ritualized syntactic cephalocaudal grooming as an agonistic signal? **Journal of Comparative Psychology**, 114(3): 281-290, 2000.

BUSACKER, R.G., SAATY, T.L. Finite graphs and networks. New York, McGraw-Hill, 1965.

BUSSAB, V.S.R. Organização da autolimpeza corporal em moscas: plasticidade do desenvolvimento. Tese de Doutorado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP), 294p., 1982.

CALCAGNOTTO, D. Taxas de evolução e o relógio molecular. *In*: MATTIOLI, S. R. (Editor) *Biologia Molecular e Evolução*. Ribeirão Preto, Holos, cap.5, p.51-61, 2001.

CANDELA, A.M. First cladistic analysis of the extinct and living porcupines (Rodentia, Erethizontidae). **Journal of Morphology**, 248: 213, 2001.

CANDELA, A.M. Lower deciduous tooth homologies in Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi): evolutionary significance. **Acta Paleontologica Polonica**, 47(4): 717-723, 2002.

CARLETON, M.D. Introduction to rodents *in* ANDERSON, S.; JONES, J.K. Orders and families of recent mammals of the world. **John Wiley and Sons**, New York, 1984.

CARLETON, M. D., MUSSER G. G. Order Rodentia in: *Mammal Species of the World A Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder eds.). Baltimore, Johns Hopkins University Press, 745-752 pp., 2005.

CARVALHO, G.A.S. Relações filogenéticas entre formas recentes e fósseis de Echimyidae (Rodentia: Hystricognathi) e aspectos da evolução da morfologia dentária. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil, 1999.

CARVALHO, G.A.S, SALLES, L.O. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 142: 445-477, 2004.

CHALINE, J.; GRAF, J.D. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence. **Journal of Mammalogy**, 69: 22-33, 1988.

CHEREM, J.J., OLIMPIO, J., XIMENEZ, A. Descrição de uma nova espécie do gênero *Cavia pallas*, 1766 (Mammalia-Caviidae) das Ilhas Moleques do Sul, Santa Catarina, Sul do Brasil. **Biotemas**, 12(1): 95-117, 1999.

CHOU, L.S., LIN, Y.S., MOK, H.K. Study of the maintenance behavior of the red-bellied tree squirrel, *Callosciurus erythraeus*. **Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica**, 24(1): 39-50, 1985.

COLONNESE, M.T.; STALLMAN, E.L.; BERRIDGE, K.C. Ontogeny of action syntax in altricial and precocial rodents: grooming sequence of rat and guinea pig pups. **Behaviour**, 133: 1165-1195, 1996.

CROMWELL, H.C., BERRIDGE, K.C. Implementation of action sequences by a neostriatal site: a lesion mapping study of grooming syntax. **The Journal of Neuroscience**, 16(10): 3444-3458, 1996.

DA SILVA NETO, E.J. Morphology of the regiones ethmoidalis and orbitotemporalis in *Galea musteloides* Meyen 1832 and *Kerodon rupestris* (Wied-Neuwied 1820) (Rodentia: Caviidae) with comments on the phylogenetic systematics of the Caviidae. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 38(4): 249-229, 2000.

DAWKINS, R., DAWKINS, M. Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. **Animal Behavior**, 24: 739-755, 1976.

DEBRY, R.W.; SAGEL, R.M. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene IRBP. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 19: 290-301, 2001.

DE PINNA, M.C.C. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394, 1991.

DE PINNA, M.C.C. Behavioral characters in phylogeny reconstruction. **Anais de Etologia**, 15: 109-124, 1997.

DE QUEIROZ, A., WIMBERGER, P.H. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. **Evolution**, 47 (1): 46-60, 1993.

D'ERCHIA, A.M.; GISSI, C.; PESOLE, G.; SACCONI, C.; ARNASON, U. The guinea pig is not a rodent. **Nature**, 381: 597-600, 1996.

EISENBERG, J.F. The behavior of heteromyid rodents. **University California Publications of Zoology**, 69: 1-100, 1963.

EISENBERG, J.F. A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior. I. **Proceedings of the United States National Museum**, 122: 1-51, 1967.

EISENBERG, J.F.; REDFORD, K.H. Order Rodentia *in* Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Vol. 3. **University of Chicago Press**, 1999.

ENGEL, S.R.; HOGAN, K.M.; TAYLOR, J.F.; DAVIS, S.K. Molecular systematics and paleobiogeography of the South American Sigmodontinae rodents. **Molecular Biology and Evolution**, 15(1): 35-49, 1998.

ERESHEFSKY, M. Psychological categories as homologies: lessons from ethology. **Biology and Philosophy**, 22(5): 1-35, 2007.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. **Evolution**, 39: 783-791, 1985.

FELSENSTEIN J. P. Phylogeny inference package. Seattle, The University of Washington Press, 1993.

FENTRESS, J.C. Development of grooming in mice with amputated forelimbs. **Science**, 179: 704-705, 1973.

FERKIN, M.H., LEONARD, L.A., HEATH and PAZ-Y-MIÑO G. Self-grooming as a tactic used by prairie voles *Microtus ochrogaster* to enhance sexual communication. **Ethology**, 107: 939-949, 2001.

FRABOTTA, L.J. Insights into relationships among rodent lineages based on mitochondrial genome sequence data. Dissertation (Doctor of Philosophy) submitted to the office of graduate studies of Texas, 2005.

FREUDENSTEIN, J.V; PICKETT, K.M.; SIMMONS, M.P.; WENZEL, J.W. From basepairs to birdsongs: phylogenetic data in the age of genomics. **Cladistics**, 19: 333-347, 2003.

GALERA C.A., TOYODA C.Y., and DOBRIANSKYJ L.N. Descrição etológica dos comportamentos de ratos albinos – *Unpublished manuscript*. 37 pp., 1983.

GALEWSKI, T.; MAUFFREY, J.; LEITE, Y.L.R.; PATTON, J.L.; DOUZERY, E.J.P. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 34: 601-615, 2005.

GEYER, L.A., KORNET, C.A. Auto and allo-grooming in pine voles (*Microtus pinetorum*) and meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). **Physiology and Behavior**, 28: 409-412, 1982.

GOLOBOFF, P. Nona: a Tree searching program. Program and documentation available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/Nona-Peewee>, 1993.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>, 2003.

GOLOBOFF, P.A.; MATTONI, C.I.; QUINTEROS, A.S. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, 22: 589-601, 2006.

GRAUR, D; HIDE, W. A.; LI, W. H. Is the guinea pig a rodent? **Nature**, London, 351: 649-652, 1991.

GREER, J.M, CAPECCHI, M.R., *Hoxb8* is required for normal grooming behavior in mice. **Neuron**, 33: 23-24, 2002.

HALL, B.K. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. **Biological Reviews**, 78(3): 409-433, 2003.

HARRIS, S.R.; GOWER, D.J.; WILKINSON, M. Intraorganismal Homology, Character Construction, and the Phylogeny of Aetosaurian Archosaurs (Reptilia, Diapsida). **Systematic Biology**, 52(2): 253-255, 2003.

HASEGAWA, M.; CAO, Y.; ADACHI, J.; YANO, T – Rodent polyphyly? **Nature**, London, 355: 595, 1992.

HAWLENA, H., BASHARY, D., ABRAMSKY, Z., KRASNOV, B.R. Benefits, costs and constraints of anti-parasitic grooming in adult and juvenile rodents. **Ethology**, 113(4): 394-402, 2007.

HUCHON, D.; CATZEFLIS, F.M.; DOUZERY, E.J.P. Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 267: 393-402, 2000.

HUCHON, D., DOUZERY, E.J.P. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of Hystricognathi rodents. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 20(2): 238-251, 2001.

HUCHON, D., MADSEN, O., SIBBALD, M.J.J.B., AMENT, K., STANHOPE, M.J., CATZEFLIS, F., DE JONG, W.W., DOUZERY, E.J.P. Rodent Phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. **Molecular Biology and Evolution**, 19(7): 1053-1065, 2002.

IMMELMANN, K. e BEER, C. 1989 A dictionary of Ethology. Cambridge, Harvard University Press, pp336, 1989.

IZAR, P.; JAPYASSÚ, H. F.; ALBERTS, C. C. . Métodos da teoria dos grafos para a análise quantitativa do comportamento. *In*: Garcia, A.; Tokumaru, R.S. & Borloti, E.B.. (Org.). Etologia: uma perspectiva histórica e tendências contemporâneas. Vitória: Multiplicidade, p. 249-258, 2005.

JABLONKA, E., LAMB, M. Evolution in four dimensions - genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. MIT Press, 2005.

JANSA, S.A.; WEKSLER, M. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 31: 256-276, 2004.

JAPYASSÚ, H.F.; ALBERTS, C.C.; IZAR, P. and SATO, T – EthoSeq: a tool for phylogenetic analysis and data mining on behavioural sequences. **Behavior Research Methods**, 38: 549-556, 2006.

JAPYASSÚ, H.F. E VIERA, C. Predatory plasticity in *Nephilengys cruentata* (Araneae: Tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. **Behavior**, 139: 529-544, 2002.

KALUEFF, A.V., TUOHIMAA, P. Grooming analysis algorithm for neurobehavioral stress research. **Brain Research Protocols**, 13(3): 151-158, 2004.

KANDEL, E.R., SCHWARTZ, J.H., JESSEL, T.M. Princípios da Neurociência. Manole, 1412 pp., 2002.

LACHER JR, T.E. The comparative social behavior of *Kerodon rupestris* and *Galea spixii* and the evolution of behavior in the Caviidae. **Bulletin of Carnegie Museum of Natural History**, 17: 5-71, 1981.

LALAND, K.N., ODLING-SMEE, J., FELDMAN, M.W. Niche constructions, biological evolution and cultural change. **Behavioral and Brain Sciences**, 23: 131-175, 2000.

LARA, M.C., PATTON, J.L., DA SILVA, M.N.F. The simultaneous diversification of South American echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome b sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 5: 403-413, 1996.

LEGENDRE, F.; ROBILLARD, T.; DESUTTER-GRANDCOLAS, L.; WHITING, M.F.; GRANDCOLAS, P. Phylogenetic analysis of non-stereotyped behavioural sequences with a successive event-pairing method. **Biological Journal of the Linnean Society**, 94: 853-867, 2008.

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

LI, W.H.; HIDE, W.A.; ZHARKIKH, A.; M.A, D.P.; GRAUR, D. The molecular taxonomy and evolution of the guinea pig. **Journal of Heredity**, 174-181, 1992.

LIN, Y.; WADDELL, P.; PENNY, D. Pika and vole mitochondrial genomes increase support for both rodent monophyly and glires. **Gene**, 294: 119-129, 2002.

LIPSCOMB, D. Basics of Cladistic Analysis. George Washington University, Washington D.C., 1998.

LIU, F.G.R.; MIYAMOTO, M.M. Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for Eutherian mammals. **Systematic Biology**, 48: 54-64, 1999.

LORENZ, K. The evolution of behavior. **Scientific American**, 199: 67-78, 1958.

LORENZ, K. Evolução e modificação do comportamento. Rio de Janeiro, Interciência, 1986.

LORENZ, K. Os Fundamentos da Etologia. São Paulo, Editora UNESP, 466 pp., 1995.

LORENZ, K.; LEYHAUSEN, P. Biología del comportamiento. México, Siglo XXI Editores, 322 pp., 1971.

LOVE, A.C. Functional homology and homology of function: biological concepts and philosophical consequences. **Biology and Philosophy**, 22(5): 1-36, 2007.

LUCKETT, W.P., HARTENBERGER, J.L. Evolutionary relationships among rodents: a multidisciplinary analysis. Plenum Press, New York, 721 pp., 1985.

LUCKETT, W.P., HARTENBERGER, J.L. Monophyly or polyphyly of the order Rodentia: possible conflict between morphological and molecular interpretations. **Journal of Mammalian Evolution**, 1(2): 127-147, 1993.

MCKENNA, M.C.; BELL, S.K. Classification of Mammals Above the Species Level. **Columbia University Press**, New York, 1997.

MADSEN, O., M. SCALLY, C.J. DOUADY, D.J. KAO, R.W. DEBRY, R. ADKINS, H.M. AMRINE, M.J. STANHOPE, W.W. DE JONG M., SPRINGER, S. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. **Nature**, 409: 610-614, 2001.

MALANGE, J., ALBERTS, C.C. Comportamento de autolimpeza como ferramenta para a reconstrução filogenética de Rodentia. Trabalho de monografia apresentado à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras - UNESP, Assis, São Paulo, 2004.

MALANGE, J. ALBERTS, C.C. Comportamento de autolimpeza como ferramenta para a reconstrução filogenética em roedores. *In*: XXII Encontro Anual de Etologia, Campo Grande. Anais do XXII EAE, 2004.

MALANGE, J., SPINELLI OLIVEIRA, E. Ontogenia da autolimpeza (*grooming*) em *Calomys callosus* (Cricetidae, Rodentia). *In*: XXV Encontro Anual de Etologia, São José do Rio Preto. Caderno de Resumos do XXV EAE, p.203, 2007.

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

MANAF, P., BRITO-GITIRANA L., SPINELLI OLIVEIRA E. Evidence of chemical communication in the spiny rat (*Trinomys yonenagae*, Echimyidae): anal scent gland and social interactions. **Canadian Journal of Zoology**, 81: 1-6, 2003.

MANAF, P., MORATO, S., SPINELLI OLIVEIRA E. 2003. Profile of wild Neotropical spiny rats (*Trinomys*, Echimyidae) in two behavioral tests. **Physiology & Behavior**, 79: 129-133, 2003.

MANAF, P., SPINELLI OLIVEIRA, E. Roedores com cheiro de tutti-frutti. **Ciência hoje**, 38(226): 68-70, 2006.

MARTIGNETTI, J.A., BROSIUS, J. Neural BC1 RNA as an evolutionary marker; guinea pigs remains a rodent. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 90: 9698-9702, 1993.

MARTIN, P.; BATESON, P. Measuring behaviour – an introductory guide, Cambridge, Cambridge University Press, 199 pp., 1986.

MARTIN, T. Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. **Paleovertebrata, Montpellier, Mém. Extra**, 1-168: 181 fig., 12 pl., 1992.

MATELL, M.S., BERRIDGE, K.C, ALDRIDGE, J.W. Dopamine D1 activation shortens the duration of phases in stereotyped grooming sequences. **Behavioural Processes**, 71: 241-249, 2006.

MAYR, E. Populações, espécies e evolução. São Paulo, Editora Cia Ed Nacional e Editora da Universidade de São Paulo, 485 pp., 1977.

MENDES, L.A.F.; ROCHA, P.L.B.; RIBEIRO, M.F.S.; PERRY, S.F.; SPINELLI OLIVEIRA, E. Differences in ingestive balance of two populations of neotropical *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). **Comparative Biochemistry and Physiology**. 138(3): 327-332, 2004.

MESSIAS, M.R. Biologia comportamental de *Cavia aperea* (Mammalia:Caviidae) em área aberta no Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

MICHAUX, J.; REYES, A.; CATZEFLIS, F. Evolutionary history of the most speciose Mammals: molecular phylogeny of muroid rodents. **Molecular Biology and Evolution**, 18(11): 2017-2031, 2001.

MISAWA, K., JUNKE, A. Revisiting the Glires concept – phylogenetic analysis of nuclear sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 28: 320-327, 2003.

MIYAKI, C.Y, RUSSO, C.A.M, PEREIRA, S.L. Reconstrução Filogenética. Introdução e o método da máxima parcimônia In: MATTIOLI, S.R. (Editor) Biologia Molecular e Evolução. Ribeirão Preto, Holos, cap.9, 2001.

MONTICELLI, P.F. Comportamento e comunicação acústica em cobaias e preás. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

MURPHEY, R.M., JORGE S. MARIANO, J.S., MOURA DUARTE, F.A. Behavioral observations in a capybara colony (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Applied Animal Behavior Science**, 14: 89-98, 1985.

MURPHY W.J., E. EIZIRIK, W.E. JOHNSON, Y. P. ZHANG, O. A. RYDER and S.J. O'BRIEN. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. **Nature**, 409:614-618. 2001.

NARITA, Y.; ODA, S.; KAGEYAMA, T. Rodent monophyly deduced from the unique gastric proteinase constitution and molecular phylogenetic analyses using pepsinogen-C cDNA sequences. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part D**, 1: 273-282, 2006.

NEDBAL, M.A.; ALLARD, M.W.; HONEYCUTT, R.L. Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 3: 206–220, 1994.

NEDBAL, M.A.; HONEYCUTT, R.L.; SCHLITTER, D.A. Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. **Journal of Mammalian Evolution**, 3: 201–237, 1996.

NIXON, K. C. Winclada (Beta), version 0.9.99m24. Publicado pelo autor, Ithaca, New York, USA, http://www.cladistics.com/about_winc.htm, 1999.

NOLL, F.B. Behavioral phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior. **Cladistics** (Westport), 18 (2): 137-153, 2002.

NOWAK, R.M. Walker's Mammals of the World. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, v.2. 6ed., 1629 pp., 1999.

OPAZO, J.C.; PALMA, R.E.; MELO, F.; LESSA, E.P. Adaptive evolution of the insulin gene in caviomorph rodents. **Molecular Biology and Evolution**, 22(5): 1290-1298, 2005.

OTTONI, E.B. EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *In*: Behavior Research Methods, Instruments & Computers, 32(3): 446 – 449, 2000.

PAZ-Y-MIÑO, G., LEONARD, S.T., FERKIN, M.H., TRIMBLE, J.F. Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M. Ochrogaster*. **Animal Behaviour**, 63: 331-338, 2002.

PEREIRA, S.L., MIYAKI, C.Y., RUSSO, C.A.M. Reconstrução Filogenética: Métodos probabilísticos. In: MATTIOLI, S.R. (Editor) *Biologia Molecular e Evolução*. Ribeirão Preto, Holos, cap.11, 2001.

POUX, C.; CHEVRET, P.; HUCHON, D.; DE JONG, W.W.; DOUZERY, E.J.P. Arrivel and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. **Systematic Biology**, 55: 228-244, 2006.

QUADROS, A.H. Filogenia da Família Cathartidae (Aves) baseada em comportamento de autolimpeza. Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.

QUADROS, A.H. Filogenia de falconiformes (aves) baseada em comportamento de autolimpeza. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.

QUINTANA, C.C. Relaciones filogenéticas de roedores Caviinae (Caviomorpha, Caviidae), de América del Sur. **Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)**, 94(3-4): 125-134, 1998.

RANDALL, J.A. Comparison of sandbathing and grooming in two species of kangaroo rat. **Animal Behavior**, 29: 1213-1219, 1981.

REIS, S. F. ; DUARTE, L. C. ; MONTEIRO, L. R. ; ZUBEN, F. J. V. . Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides*: I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. **Journal of Mammalogy**, 83: 333-344, 2002.

REYES, A.; GISSI, C.; PESOLE, G.; CATZEFLIS, F.M.; SACCONI, C. Where do rodents fit? Evidence from the complete mitochondrial genome of *Sciurus vulgaris*. **Molecular Biology and Evolution**, 17(6): 979-983, 2000.

REYES, A.; GISSI, C.; CATZEFLIS, F.M.; NEVO, E.; PESOLE, G.; SACCONI, C. Congruent mammalian trees from mitochondrial and nuclear genes using Bayesian methods. **Molecular Biology and Evolution**, 21: 397-403, 2004.

ROBILLARD, T.; LEGENDRE, F.; DESUTTER-GRANDCOLAS, L.; GRANDCOLAS, P. Phylogenetic analysis and alignment of behavioral sequences by direct optimization. **Cladistics**, 22: 602-633, 2006.

ROWE, D.L; HONEYCUTT, R.L. Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Caviioidea (Mammalia, Rodentia). **Molecular Biology and Evolution**, 19(3): 263-277, 2002.

RUSSO, M.A.C. Como escolher genes para problemas filogenéticos específicos in: MATTIOLI, S. R. (Editor) **Biologia Molecular e Evolução**. Ribeirão Preto, Holos, cap.12, p.130-135, 2001.

SATO, T. O estudo da organização do comportamento através da Teoria dos Grafos **Biotemas**, 4(2): 95-110, 1991.

SHANAS, U. AND TERKEL, J. Grooming secretions and seasonal adaptations in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). **Physiology and Behavior**, 60: 653-656, 1996.

SILVERMAN, P. Animal behavior in the laboratory. London, Chapman and Hall Ltd, 409 pp., 1978.

SIMPSON, G.G. The principles of classification and a classification of mammals in SIMPSON, G.G. Principles of Animal Taxonomy. **Columbia University Press**, New York, 1961.

SPINELLI, E. Social behavior of spiny rats (*Trinomys*, Echimyidae) that differ with respect to habitat in: "Sociality in South American Rodents", **Revista de Etologia (Suppl.)**, 5: 24-25, 2003.

SPINELLI OLIVEIRA, E. and MANAF P. Life-history traits of the Neotropical caviomorph spiny rat *Trinomys yonenagae* (Echimyidae) in captivity (submetido ao **Journal of Mammalogy**).

SPRUIJT, B.M., VAN HOOFF, J.A.R.A.M., GISPEN, W.H. Ethology and neurobiology of grooming behavior. **Physiological Reviews**, 72(3): 825-852, 1992.

STEINER, A.L. Self- and allo-grooming behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. **Canadian Journal of Zoology**, 51: 151-161, 1973.

STOPKA, P., GRACIASOVÁ, R. Conditional allogrooming in the herb-field mouse. **Behavioral Ecology**, 12(5): 584-589, 2001.

STUART, A.E.; HUNTER, F.F. End-products of behavior versus behavioral characters: a phylogenetic investigation of pupal cocoon construction and form in some North American black flies (Diptera: Simuliidae). **Systematic Entomology**, 23(4): 387-398, 1998.

TEIXEIRA, B.R., ROQUE, A.L.R., GÓMEZ-BARREIROS, S.M., BORODIN, P.M., JANSEN, A.M., D'ANDREA, P.S. Maintenance and breeding of *Thrichomys* (Trouessart, 1880) (Rodentia: Echimyidae) in captivity. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, RJ**, 100(6): 627-630, 2005.

TERAMUSSI, T.M., ALBERTS, C.C. Comportamento de autolimpeza como instrumento para reconstrução filogenética de primatas. Trabalho de monografia apresentado à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras - UNESP, como requisito para obtenção de grau de bacharel em Ciências Biológicas, Assis, São Paulo, 2004.

THELEN, E. Rhythmical stereotypies in normal human infants. **Animal Behaviour**, 27: 699-715, 1979.

THELEN, E. Kicking, rocking and waving: contextual analysis of rhythmical stereotypies in normal human infants. **Animal Behaviour**, 29: 3-11, 1981.

THOMAS, H. R. What is a guinea pig? **Trends in Ecology and Evolution**, 95: 159-160, 1994.

WÄGELE, J.W. **Foundations of Phylogenetic Systematics**. Verlag, München, 2000.

WENZEL, J.W. Behavioral homology and phylogeny. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 23: 361-381, 1992.

WENZEL, J.W., NOLL, F.B. Dados comportamentais na era genômica. **Revista de Etologia**, 8(1): 63-69, 2006.

WHEELER, W.C. Fixed character states and the optimization of molecular sequence data. **Cladistics**, 15(4): 379-385, 1999.

WILSON, D.E., REEDER, D.M. Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference. Washington Smithsonian Institution Press, 2005.

WOLFF, J.O., WATSON, M.H., THOMAS, S.A. Is self-grooming by prairie voles a predictor of mate choice? **Ethology**, 108: 169-179, 2002.

WOOD, A.E. A revised classification of rodents. **Journal of Mammalogy**, 36(2): 165-186, 1955.

WYSS, A. R., FLYNN, J. J., NORELL, M. A., SWISHER, C. C., III, CHARRIER, R., NOVACEK, M. J., AND MCKENNA, M. C. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. **Nature** 365: 434–437, 1993.

GLOSSÁRIO

Principais definições terminológicas usadas em cladística, de acordo com definições de Lipscomb (1998) e Amorim (2002):

Analógia	Relação de semelhança existente entre duas estruturas que desempenham a mesma função em um organismo, as quais podem ou não ser homólogas.
Apomorfia	Estado derivado de um caráter em uma série de transformação; a condição de uma estrutura que resultou da ocorrência de uma ou mais mutações, alterando a forma plesiomórfica correspondente
Caráter	O que é modificado em uma série de transformação (com a incidência de uma ou mais mutações), alterando a forma plesiomórfica de uma estrutura para a forma apomórfica.
Cladograma	Diagrama indicando as relações de parentesco filogenético entre ramos terminais, que podem ser populações, espécies ou grupos supra-específicos.
Consenso	Usa-se em sistemática filogenética para referir-se à informação comum sobre parentesco entre cladogramas com hipóteses ao menos parcialmente discordantes. Há diferentes critérios de consenso.
Convergência	Processo adaptativo em grupos separados que resulta em uma relação de semelhança não homóloga. É um caso particular de homoplasia.
Grupo externo	Toda e qualquer espécie ou grupo de espécies que filogeneticamente não pertença a um grupo supostamente monofilético abordado em um momento de uma análise.
Grupo interno	Grupo de estudo; grupo a ser analisado. É recomendável que este seja um grupo supostamente monofilético.
Grupo-irmão	A espécie ou grupo monofilético supra-específico mais próximo de um determinado grupo monofilético em foco em um momento do discurso.
Grupo monofilético (ou clado)	Grupos que compartilham um ancestral comum. São reconhecidos porque compartilham caracteres derivados únicos.

Grupo parafilético	Grupo correspondente a um grupo monofilético maior, do qual se retirou uma ou mais de suas espécies descendentes.
Grupo polifilético	Taxa que não compartilham um ancestral comum recente e são agrupados com base em homoplasias (por exemplo, convergência).
Homologia	Relação entre estruturas em indivíduos ou espécies distintos, presentes em cada um deles devido à herança dessa estrutura desde a espécie ancestral comum mais recente das duas, transmitida ininterruptamente ao longo das gerações ou de espécies descendentes intermediárias
Homoplasia	Relação de semelhança entre estruturas em indivíduos ou espécies distintos presentes em cada um deles devido à ocorrência independente, em níveis de generalidade distintos, de modificações que resultaram na condição apomórfica semelhante
Matriz de caracteres	Base de dados que sintetiza as observações feitas sobre a condição de um conjunto limitado de caracteres para um determinado conjunto de taxa terminais. (Matriz binária é aquela composta por caracteres com apenas dois estados: presente e ausente)
Monofilia	Refere-se à condição monofilética de um grupo taxonômico.
Parafilia	Refere-se à condição parafilética de um grupo.
Paralelismo	Processo adaptativo que resulta em uma relação de semelhança entre condições não homólogas de caracteres, produzida pela alteração de uma mesma condição plesiomórfica em espécies distintas resultando em condições apomórficas semelhantes. É um caso particular de homoplasia.
Parcimônia	Critério metodológico de decisão, em uma análise filogenética, pelo qual, entre cladogramas alternativos, opta-se pelo que demanda o menor número de homoplasias.
Plesiomorfia	A condição mais antiga, pré-existente, em uma série de transformação.
Polifilia	Refere-se à condição polifilética de um grupo.
Reversão	Caso particular de apomorfia em que a condição derivada é semelhante a uma condição plesiomórfica anterior. É um caso particular de homoplasia.

ANEXOS

ANEXO B – EthoSeq e a busca de seqüências probabilísticas

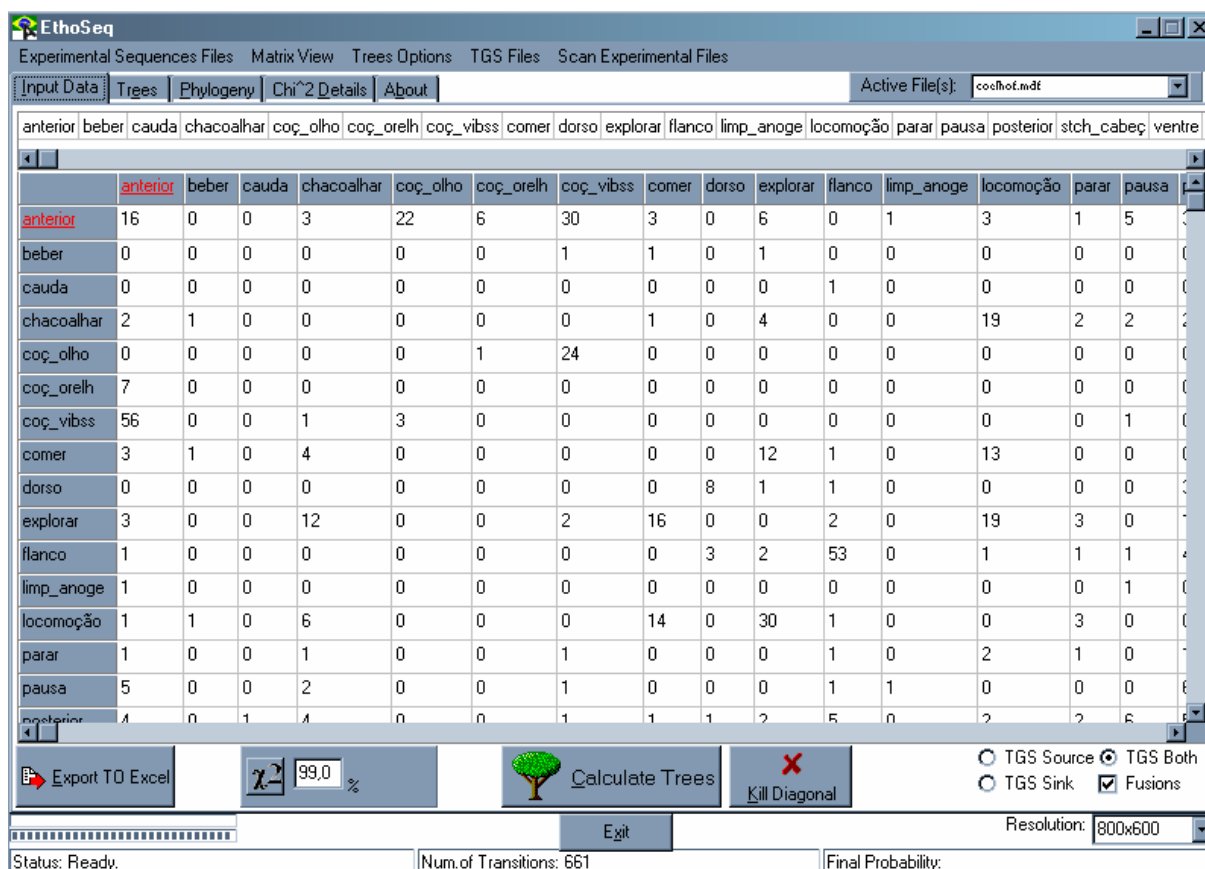
As seqüências observadas e registradas através do EthoLog alimentou o programa EthoSeq. Este programa (disponível em <http://www.assis.unesp.br/cats/ethoseq.htm>) forneceu seqüências probabilísticas para cada táxon. Este processo foi feito de acordo com os seguintes passos:

a) Inserção dos dados: o programa produziu uma matriz de transições antecedente/conseqüente representando graficamente as categorias que antecedem e sucedem determinado comportamento (Fig1). A partir desta matriz foram construídas “Árvores Orientadas de Caminhos Mais Prováveis” (Direct Tree ou DiTree), técnica baseada na Teoria dos Grafos, e que permite uma representação gráfica parcimoniosa das associações seqüenciais mais importantes entre as categorias de uma matriz de transição. Graficamente semelhante a uma árvore, cada categoria comportamental está ligada àquelas que mais provavelmente a sucedem. Estas últimas também ligadas às categorias que mais provavelmente as sucedem, mas que não sejam as categorias anteriormente inseridas no gráfico. Assim sucessivamente todas as categorias são ligadas de modo que formem árvores orientadas onde elas são a fonte (DiTreeSource, Fig.2 A). Do mesmo modo, são criadas rotas onde cada categoria é o destino de cada uma das outras (DiTreeSink, Fig.2 B). Este método, além de permitir a análise visual da estrutura seqüencial do comportamento, exige um número de observações menor do que o exigido em análises estatísticas.

Conectando as árvores Source e Sink de cada categoria, o programa cria rotas desde a raiz até a ponta dos ramos e busca cada uma delas nos dados originais. Quando encontradas nos dados originais, as rotas são anotadas. Se não forem encontradas nos dados originais as rotas serão quebradas e nova busca (de rota mais curta) é feita. Se não for encontrada

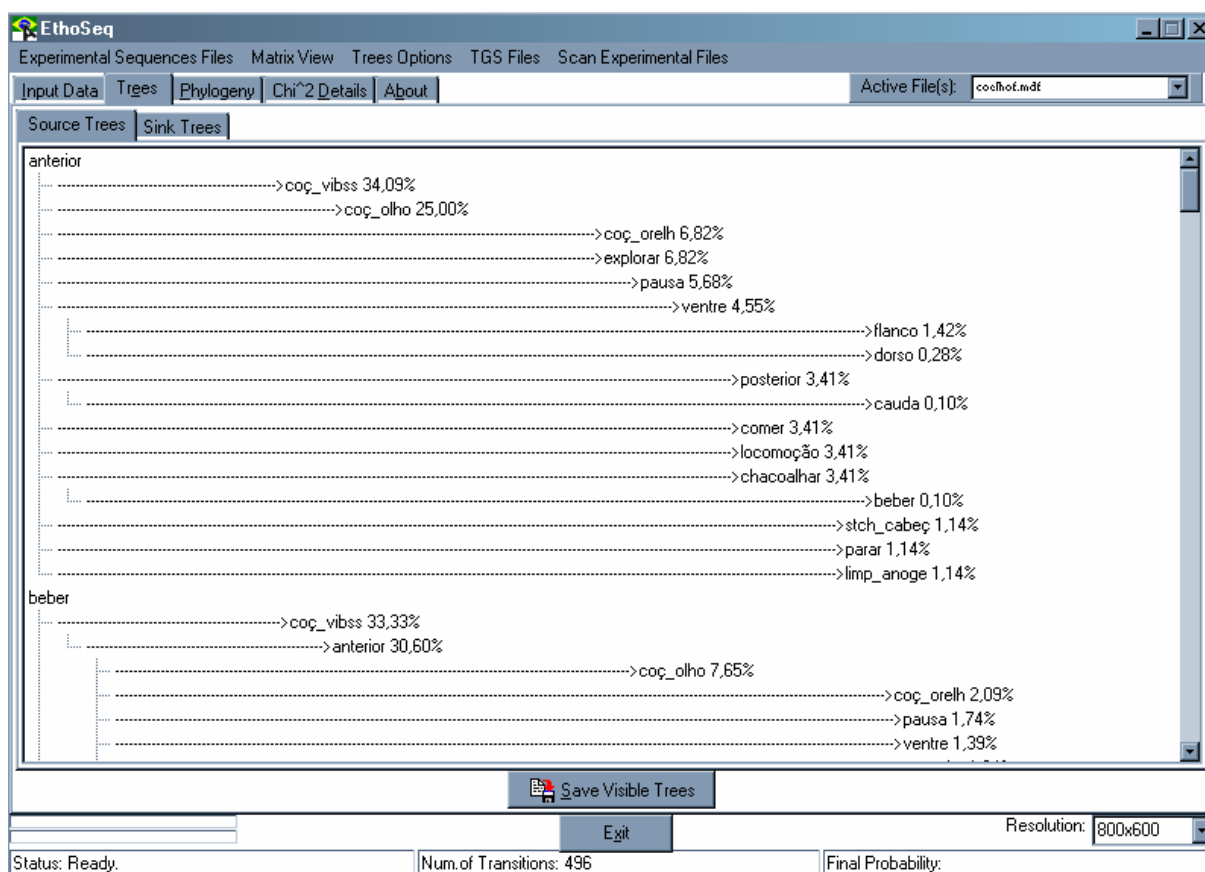
novamente, o programa busca uma rota ainda mais curta. E assim sucessivamente. As rotas encontradas serão os padrões sequenciais dos dados inseridos.

Fig1 Matriz de transição (antecedente/conseqüente) produzida pelo EthoSeq a partir de dados de autolimpeza registrados



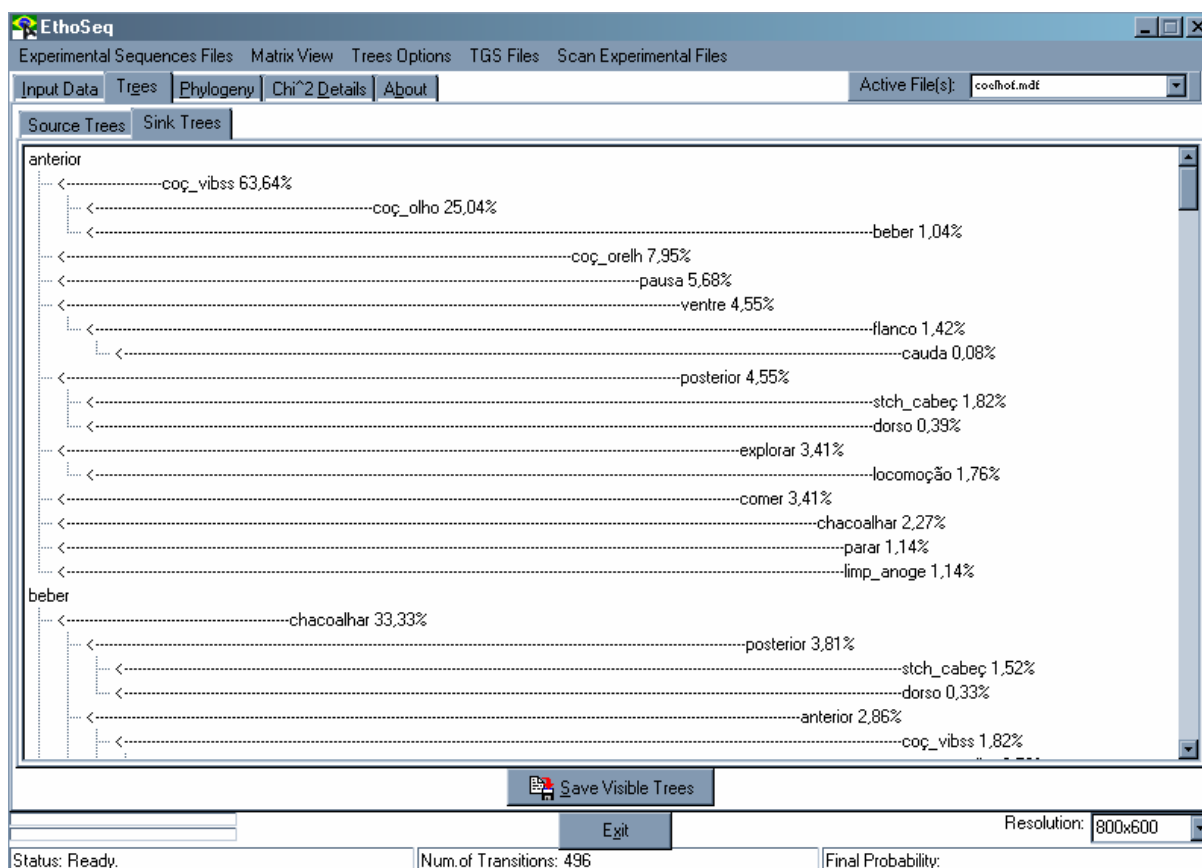
Dados referentes a um indivíduo da espécie *Oryctolagus cuniculus*.

Fig.2 A DiTreeSource (Árvore Orientada de Caminho Mais Provável, onde as categorias são a fonte) fornecida pelo EthoSeq



Árvore orientada de caminho mais provável obtida para uma indivíduo da espécie *Oryctolagus cuniculus*. A categoria fonte, “anterior”, está ligada com maior probabilidade à categoria “coçar vibrissas”, sendo este valor igual a 34,09%.

Fig.2 B DiTreeSink (Árvore Orientada de Caminho Mais Provável, onde as categorias são o destino) fornecida pelo EthoSeq



Árvore orientada de caminho mais provável obtida para uma indivíduo da espécie *Oryctolagus cuniculus*. Nota-se que a categoria destino, “anterior”, está ligada com maior probabilidade à categoria “coçar vibrissas”, sendo este valor igual a 63,64%.

O arranjo seqüencial dos eventos comportamentais gera rotinas comportamentais para cada espécie que, posteriormente, são combinadas (em Izar *et al*, 2005, o uso do método da Teoria dos Grafos para análise de seqüências de comportamento social). As rotinas em comum serão os caracteres compartilhados por determinado ramo (sinapomórficos) e as rotinas individuais constituirão as autapomorfias dos ramos terminais.

ANEXO C – Curvas de saturação indicando o número de transições exibidas (categorias comportamentais) e o número de eventos observados em cada espécie

