UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOBIOLOGIA

O espaço subterrâneo do rato-de-espinho *Clyomys bishopi*:
caracterização e previsões possíveis sobre sua biologia comportamental

Lilian Cristina Luchesi

Tese apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Doutora em
Ciências, Área: Psicobiologia

RIBEIRÃO PRETO – SP
2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOBIOLOGIA

LILIAN CRISTINA LUCHESI

O espaço subterrâneo do rato-de-espinho *Clyomys bishopi*:
caracterização e previsões possíveis sobre sua biologia
comportamental

Versão Resumida

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia.

Orientadora: Prof.^a. Dr.^a. Patrícia Ferreira Monticelli

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.

Luchesi, Lilian Cristina

O espaço subterrâneo do rato-de-espinho *Clyomys bishopi*: caracterização e previsões possíveis sobre sua biologia comportamental, 2019.

195 p. : il. ; 30 cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Psicobiologia.

Orientadora: Monticelli, Patrícia Ferreira.

1. Comportamento Animal. 2. Comportamento de Escavação Animal. 3. Comportamento social animal. 4. Echimyidae. 5. Microclima

Luchesi, L. C. (2019) O espaço subterrâneo do rato-de-espinho *Clyomys bishopi*: caracterização e previsões possíveis sobre sua biologia comportamental. (Tese Doutorado). Departamento de Psicologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo.

ERRATA

Página	Linha	Onde se lê	Leia-se
26	5	... mas sem divisão de sistemas subterrâneos	... mas sem dividir seus sistemas subterrâneos
29	8-9	(Luchesi, 2010; Manaf & Spinelli Oliveira, 2000; Rocha, 1995)	(Freitas, Silva Carvalho, El-Hani, & Rocha, 2010; Luchesi, 2010; Manaf & Spinelli Oliveira, 2000; Rocha, 1995)
29	24-25	(citados por Ebensperger, 1998, Lovegrove & Wissel, 1988; Slododchikoff, 1984)	(Lovegrove & Wissel, 1988; Slododchikoff, 1984, citados por Ebensperger, 1998)

Nome: Lilian Cristina Luchesi

O espaço subterrâneo do rato-de-espinho
Clyomys bishopi: caracterização e previsões
possíveis sobre sua biologia comportamental

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo,
como parte das exigências para a obtenção do título de
Doutora em Ciências, obtido no Programa de Pós-
Graduação em Psicobiologia.

Orientadora: Prof.^a. Dr.^a. Patrícia Ferreira Monticelli

Aprovada em: ____/____/2019

Banca examinadora

Prof(^a) Dr(^a):

Instituição:

Julgamento:

Prof(^a) Dr(^a):

Instituição:

Julgamento:

Prof(^a) Dr(^a):

Instituição:

Julgamento:

Prof(^a) Dr(^a):

Instituição:

Julgamento:

Prof(^a) Dr(^a):

Instituição:

Julgamento:

DEDICATÓRIA

À família amada, humana, bípede e quadrúpede.

AGRADECIMENTOS

Ao produzir esse trabalho, me deparei encarando o cursor piscando em vários momentos enquanto pensava nas sombras que avançam sobre nosso país. Envolto num panorama de incertezas, como agradecer sem expressar minhas preocupações? Não sendo possível para mim tal proeza, deixo meus agradecimentos ao lado das preocupações que rodeiam, com certeza, não somente a mim.

Agradeço ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) que me concedeu a bolsa que permitiu me dedicar exclusivamente ao Doutorado e à Coordenadoria Aperfeiçoamento de Pessoal (CAPES) pelo financiamento de suporte. No momento em que escrevo esse texto, as duas agências têm para o ano de 2019 um orçamento previsto semelhante ao de 20 anos atrás. Não se sabe mais quanto tempo nem como darão suporte ao desenvolvimento científico de nosso país. Assim como à Universidade de São Paulo que vem enfrentando com força a pressão pelo sucateamento, buscando a manutenção da excelência em tudo o que produz e, claro, daqueles que buscarão novas fronteiras do conhecimento.

Aos meus pais que sempre me disseram que eu não deveria aceitar as coisas passivamente, mas que sempre deveria buscar entender o porquê delas. Especialmente a minha mãe que até hoje faz qualquer coisa por nós e que sem hesitar me apoiou quando decidi voltar à pós-graduação e continua apoiando até hoje. Sei o quanto vocês se sacrificaram para que pudéssemos ter uma educação de qualidade. Ao meu irmão pelo amor, as “memórias inúteis” no meio das tardes monótonas e aos momentos de desenhos e piadas infames; e por ter trazido ao mundo a pessoa mais fofa, inteligente e divertida que há. Aos meus avós Layr e Darcy e a tia Cleide que defendem minha escolha com unhas e dentes, nestes tempos confusos em que fazer pesquisa se tornou uma afronta em muitos contextos.

Aos amigos, que às vezes são muito mais do que isso e trazem momentos leves e acolhedores no meio dessa rotina agitada dos últimos anos. Um agradecimento muito especial, à Bruna Campos que comprou o projeto e foi parceira essencial para o desenvolvimento dele. Obrigada, Bruninha pelas risadas na gaiola *off-road*, nas conversas longas sobre a vida, o universo e tudo o mais no alojamento e nas infindáveis tardes em campo. Você é parte essencial de tudo que aqui está. Ao Gianni, um amigo irmão que a vida me deu que cuidadosamente leu meu texto e que junto ao Nichollas que têm sido parceiros nessa jornada, se preocupando com as idas a campo, rindo das aventuras e discutindo os mais

diversos tópicos acadêmicos e da vida cotidiana. Ao Renan, pelas tardes regadas à café, ciência, filmes e filosofia, que muitas vezes trouxeram novas ideias que sustentam este trabalho. À Flora pela iniciação ao trabalho de campo que se revelou uma paixão na minha vida. À Ana Maria, Laís e Mayra pelas cantorias, risadas e companheirismo. À Melina e Tábata pelas discussões e a paixão pelo compartilhamento do conhecimento, seja onde estivéssemos, até nas filas por esse Brasil. À Fernanda e Marcela que já são companheiras de estrada há 17 anos. À Viviane Mishima pelo companheirismo e paciência ouvindo todos os questionamentos, risos e choros ao longo desses anos. Às companheiras do EBAC pelos momentos aconchegantes que tivemos ao longo desses anos. Aos estagiários que colocaram a “mão na massa” e ajudaram no andamento deste trabalho. Aos amigos que aqui não citei, mas que de diferentes formas me ajudam e fazem parte desta estrada de minha vida.

À minha orientadora, Profa. Patrícia F. Monticelli que permitiu que eu voltasse a esse universo. Quando decidiu ouvir a voz da angústia gerada pelo sentimento de injustiça, impotência e pelas marcas do abuso moral me mostrou que há esperança. Nesses quase cinco anos as discussões foram ricas e os aprendizados diversos e importantes nessa vida acadêmica. Não há palavras que expressem a minha gratidão. A Academia precisa de mais pessoas como você, obrigada!

Aos professores Wilfried Klein e Gabriel Francescoli que com suas colocações e suporte, material e intelectual, me auxiliaram no desenvolvimento deste trabalho. Vocês permitiram novos olhares e novos caminhos para ele, obrigada.

Ao Vinicius que tem se mostrado companheiro para além da pesquisa. Se aventurando em trilhas, longas conversas e maratonas de filmes e séries. Que com paciência sentou e me ajudou a pensar e executar os diferentes arranjos estatísticos que não paravam de surgir em minha mente.

Ao pessoal da Estação Ecológica de Itirapina que facilitou e apoiou o desenvolvimento dessa tese nesses anos. Aos órgãos ambientais que prezam pela conservação de biodiversidade, e hoje, se encontram sob o risco de deixarem de existir. Agradeço com o temor do retrocesso que vem nos assombrando, esses órgãos tão importantes para manutenção da biodiversidade de nosso país.

Agradeço, por último, a Jesus Cristo que me inspira a ser uma pessoa melhor, e que permitiu que eu chegasse nesse ponto. Suas ações e seu amor são exemplos que tento seguir

todos os dias na minha estrada e que nesses últimos tempos tem sido personagem frequente de discussões diversas usadas como armas de ataques em visões distorcidas sobre humanidade, a biodiversidade e sua importância neste pálido ponto azul.

E claro, por último, aos *Clyomys* que tiveram suas casas bisbilhotadas por esse animal humano que não para de querer entender como vivem os outros!

Muito obrigada!

_ Terráqueo, o planeta em que você vivia foi encomendado, pago e governado pelos ratos.[...] Eles estavam fazendo experiências com vocês. [...]

_ Não, o que acontecia é que nós é que fazíamos experiências com eles. Os ratos eram muito utilizados em pesquisas de comportamento. Pavlov, essas coisas. [...] Com base no comportamento deles, a gente aprendia um monte de coisas a respeito do nosso comportamento...

_ [...] É realmente admirável.

_ Para disfarçar melhor suas verdadeiras naturezas e orientar melhor o pensamento de vocês. De repente [os ratos] corriam para o lado errado de um labirinto, comiam o pedaço errado de queijo [...] a coisa sendo bem calculada, o efeito cumulativo é imenso. [...] Sabe, terráqueo, eles são mesmo seres pandimensionais particularmente hiperinteligentes. O seu planeta e a sua espécie formaram a matriz de um computador orgânico que processou um programa de pesquisa de dez milhões de anos...

(Douglas Adamns. V.01, 2011)

RESUMO

Luchesi, L. C. (2019) O espaço subterrâneo do rato-de-espinho *Clyomys bishopi*: caracterização e previsões possíveis sobre sua biologia comportamental. (Tese Doutorado). Departamento de Psicologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo.

O ambiente subterrâneo oferece rotas de deslocamento entre pontos de forrageamento ou local de estoque de alimentos e abrigo contra predadores e frio ou calor intensos. Dentre os roedores, cerca de 250 espécies usam o espaço subterrâneo (11%). Algumas dessas espécies são “subterrâneas estritas”, mas a maioria são “fossoriais” em diferentes graus de dependência do subterrâneo, como o *Clyomys bishopi* que forrageia sobre a terra. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o sistema subterrâneo dessa espécie endêmica do cerrado paulista, e correlacionar com aspectos distais e proximais do comportamento de escavação. No primeiro capítulo, são descritos os sistemas subterrâneos e verificadas suas relações com variáveis ambientais. No segundo, o uso do espaço pela espécie é investigado a partir da dinâmica de abertura das bocas de tocas de sistemas ao longo de dois anos. No terceiro capítulo, a temperatura interna dos sistemas é caracterizada e investigada quanto à sua relação com variáveis ambientais. Finalmente o último capítulo apresenta uma revisão sistemática sobre o uso de sistemas subterrâneos em Rodentia. Os sistemas subterrâneos de *C. bishopi* são complexos, com diversos túneis, bocas e câmaras de estocagem de sementes e com material de ninho. Os sistemas são maiores e mais profundos na estação seca do que na chuvosa. A espécie abre e fecha as bocas de seus sistemas ao longo do ano, e o maior número de abertura de bocas foi encontrado na estação seca em paisagem aberta, apoiando a hipótese de que os sistemas subterrâneos para a espécie funcionam principalmente como rotas de deslocamento entre áreas de forrageamento, protegidos de predadores. A temperatura apresenta um ciclo circadiano com acrofase após o pôr do sol sem distinção entre as estações climáticas, têm relações com a paisagem em que estão inseridas, sendo menores nas paisagens fechadas e mais elevadas na chuva, com temperatura mais elevada dentro da toca durante a noite e início da manhã. Os hábitos subterrâneos carregam sinais filogenéticos e tem relação com hábitos sociais, interações com o ambiente e a disponibilidade de alimento nos dois sentidos, seja no ganho ou na perda da socialidade. A manutenção da vida social numa espécie e a complexidade dos sistemas relacionam-se também com a maior compactação do solo. A hipótese das relações evolutivas entre a formação de colônias de sistemas subterrâneos, com seus usos e a vida social pode ser testada em trabalhos futuros.

Palavras-chave: Comportamento Animal. Comportamento de escavação animal.
Comportamento social animal. Echimyidae. Microclima.

ABSTRACT

Luchesi, L. C. (2019). The subterranean space of spiny rat *Clyomys bishopi*: characterization and predictions about its behavioral biology. (Thesis – PhD). Department of Psychology, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo.

The subterranean environment provides displacement routes between foraging points or food storage locations and shelter from predators and intense heat or cold. Among rodents, about 250 species use underground space (11%). Some of these species are strictly subterranean, but most of them are “fossorial” in varying degrees of subterranean dependence, such as the *Clyomys bishopi* that forages above ground. The aim of this study was to characterize the burrow system of this species (that is endemic to cerrado of São Paulo) and to correlate with distal and proximal aspects of the burrowing behavior. In the first chapter, the burrow systems are described and their relationships with environmental variables are verified. In the second, the use of space by the species is investigated from the dynamics of opening and closing burrow systems entrances over two years. In the third chapter, the internal burrow’s temperature is characterized and it is investigated in relation to the environmental variables. Finally, the last chapter presents a systematic review about the use of burrow systems in Rodentia. Burrow systems of *C. bishopi* are complex, with several tunnels, entrances and chambers of food storage and nest material. The systems are larger and deeper in the dry season than in the rainy one. The species opens and closes the entrances of its systems throughout the year, and the largest number of entrance openings was found in the dry season that are in open landscape, supporting the hypothesis that this species uses the burrow systems mainly as displacement routes between foraging areas, protected from predators. Temperature exhibits a circadian rhythm with acrophase after sunset without distinction between climatic seasons. This rhythm has relations with the landscape in which they are inserted: smaller in the closed landscapes and more elevated in the rain with higher temperature inside the burrow during night and early in the morning. Subterranean lifestyle carries phylogenetic signals and is related to social habits with interactions between the aridity and the availability of food and sociality on both directions: gain or loss of sociality. Also there are relations soil hardness, burrow’s complexity and the maintenance of sociality among species. The hypothesis of the evolutionary relationships between the formation of burrow systems colonies with their uses and sociality can be tested in future studies.

Keywords: Animal behavior. Animal burrowing behavior. Animal social behavior.
Echimyidae. Microclimate.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fêmea de rato de-espinho-de-cabeça-larga (broad-headed spiny rat), *Clyomys bishopi* (a), e em (b) vista frontal na altura do solo de uma boca de toca em gramínea com fruto de *A. gearensis* comido do lado de fora em Itirapina 26

Figura 2. Distribuição global dos roedores subterrâneos, segundo McKenna e Bell (1997). Cada região zoogeográfica está representada por uma cor diferente. Apenas gêneros selecionados representando diversas famílias e subfamílias de roedores subterrâneos são retratadas: *Geomys* (Geomidae), *Aplodontia* (Aplodontidae), *Arvicola* (Muridae – Arvicolinae), *Rhizomys* e *Tachyoryctes* (Muridae – Rhizomyinae), *Fukomys* (Bathyergidae), *Clyomys* (Echimyidae), *Ctenomys* (Octodontidae), *Geoxus* (Muridae – Sigmodontinae), *Spalacopus* (Octodontidae). As diferenças no tamanho corporal não são consideradas. Classificação adaptada de McKenna e Bell (1997) Desenhos de Marie-Therese Bappert. 28

Figura 3. Hipótese das relações em Echimyidae apresentada por Fabre e colaboradores (2017). Topologia bayesiana obtida pela análise dos nucleotídeos de 13 genes codificadores da proteína e dos 5 genes nucleares. Na imagem os principais clados tem seus nomes científicos, cores, rótulos e letras apresentados ao longo da filogenia, o clado de *Clyomys* é apresentado no espectro azul-rosa. As subfamílias estão identificadas na margem direita da filogenia. Da legenda original: As ilustrações de *Plagiodontia aedium* por Toni Llobet de: Wilson et al.(2016). Ilustrações de Echimyidae por Francois Feer de Emmons e Feer (1997). 31

LISTA DE SIGLAS

AFDH	Hipótese da aridez e disponibilidade de alimento
Ag	<i>Attalea gearensis</i>
AS	Área Superficial (m ²)
cm	Centímetros
E	Leste
EBH	Hipótese dos Sistemas de tocas expansíveis
EEI	Estação Ecológica de Itirapina
ENE	Les-Nordeste
ESE	Lés-sueste
GLM	Modelo Linear Geral
IC	Índice de Convolução
IC _c	Índice de Convolução Corrigido
IL	Índice de Linearidade
m	metros
ML	Metros Lineares de Túnel (m)
N	Norte
NE	Nordeste
NNE	Nor-nordeste
NNO	Nor-Noroeste
NO	Noroeste
O	Oeste
ONO	Oés-Noroeste
OSO	Oés-Sudoeste
P	Perímetro (m)
PA	Paisagem Aberta
PF	Paisagem Fechada
S	Sul
SE	Sudeste
SO	Sudoeste
SSE	sul-Sueste
SSO	sul-sudoeste
Sy	<i>Syagrus petrea</i>
UR	Umidade relativa (%)

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	25
<i>Os ratos-de-espinho do Cerrado, o gênero Clyomys</i>	25
<i>O ambiente subterrâneo</i>	26
Fossorialidade e nível de socialidade em ratos-de-espinho	29
<i>A estrutura das tocas e as pistas sobre a biologia de mamíferos fossoriais</i>	31
Conclusões Gerais	35
Perspectivas futuras	37
Referências	39

INTRODUÇÃO

*Os ratos-de-espinho do Cerrado, o gênero *Clyomys**

O gênero *Clyomys* habita pastagens no bioma Mata Atlântica e savanas do Cerrado (Camilo, Tomas, Souza, & Bolzan, 2010; Trovati, 2009; Vieira, 1997) ocorrendo em suas diferentes fisionomias – campos limpo e sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* – e em zonas de transição da região central do Brasil (Redford & Fonseca, 1986; Rodrigues et al., 2002); é herbívoro, associado a *habitat* de transição entre cerrado e florestas (Alho, 1981). Compartilha com *Carterodon* e *Euryzygomatomys* características comportamentais e morfológicas de espécies que usam túneis (ver Lacey & Patton, 2000 para detalhes), como o pequeno tamanho corporal (Motta-Júnior & Bueno, 2004) e a cauda pequena (Eisenberg & Redford, 1999).

Duas espécies compõem o gênero, nas classificações de Arantes (2011) e de Armond (2016), baseada em dados moleculares, *Clyomys laticeps* Thomas, 1909 e *Clyomys bishopi* Ávila-Pires & Wutke 1981 (o *status* de *C. bishopi* é sustentado também por Armond, 2016). Há, contudo, hipóteses filogenéticas mais recentes baseadas em dados morfométricos e também moleculares, que apontam *C. bishopi* como sinônimo de *C. laticeps* (Bezerra, de Oliveira, & Bonvicino, 2016; Bezerra, Pagnozzi, Carmignotto, Yonenaga-Yassuda, & Rodrigues, 2012; Bezerra & Oliveira, 2010, 2013). Armond (2016) considera a hipótese de que *C. laticeps whartoni* Moojen 1952 seja elevada ao nível específico, o que deixaria o gênero com três espécies. Na falta de consenso e a necessidade de preservação das espécies, e estando *C. bishopi* restrita a duas localidades no Estado de São Paulo (Armond, 2016), seguiremos nesta tese a hipótese da existência de duas espécies (ver Apêndice A).

Comum às duas espécies é a hipertrofia da bula auditiva, que a torna muito visível (Bezerra, 2003) e pode indicar a importância do canal acústico de comunicação para elas (Francescoli, 2000; Bueno et al., 2002). A coloração críptica também é observada variando de castanho-avermelhada/caramelo (*C. bishopi*) a acinzentada (*C. laticeps*). *Clyomys laticeps* é endêmica do Cerrado, possui hábitos semifossoriais e um padrão sazonal de reprodução na estação úmida (Bezerra et al., 2016). No pantanal, a espécie tem suas tocas associadas às bromélias caraguatás (*Bromelia balansae*), mais frequentes nas áreas de borda (Camilo et al., 2010), e apresenta atividade crepuscular solitária de forrageio sobre a terra (Ferrando &

Leiner, 2018). Cumpre o nicho ecológico de engenheiro de ecossistema do Cerrado central do Brasil (Lamberto, 2015 citado por Ferrando & Leiner, 2018)

Clyomys bishopi (Fig. 1a) é considerada endêmica da região do Cerrado paulista (Ávila-Pires & Wutke, 1981), gregária, no sentido de agrupamento de indivíduos em uma área (Freitas, El-hani, & Rocha, 2008), mas sem divisão de sistemas subterrâneos (Arantes, 2011; Cantano, 2018), e de hábitos noturnos. Como em *C. laticeps*, foi identificada uma variação sazonal dos nascimentos, concentrados na estação chuvosa (Vieira, 1997). Suas tocas (figura 1b) estão associadas às palmeiras *Attalea gearensis* (palmeira indaiá) e a *Syagrus petrea*, das quais comem os frutos (Bueno, Lapenta, Oliveira, & Motta-Júnior, 2004) e dispersam sementes (Almeida & Galetti, 2007). A partir da observação de suas relações com as dinâmicas do Cerrado em Itirapina, foi considerada uma espécie-chave, uma vez que tem associada à sua ocorrência uma maior riqueza de espécies vegetais (Trovati, 2009), e também se constitui em engenheira de ecossistema, pela capacidade de modificação da paisagem, com seus sistemas subterrâneos (Trovati, 2009).

Figura 1. Fêmea de rato de-espinho-de-cabeça-larga (broad-headed spiny rat), *Clyomys bishopi* (a), e em (b) vista frontal na altura do solo de uma boca de toca em gramínea com fruto de *A. gearensis* comido do lado de fora em Itirapina

Fonte: a autora

O ambiente subterrâneo

Tocas escavadas no solo são usadas por espécies de diversos grupos de mamíferos, dentre os quais se notam três padrões distintos entre escavação direta e apropriação (i.e., adoção de sistemas escavados por outras espécies). Há espécies que escavam as tocas que usam, as escavadoras primárias, e que passam a maior parte da vida abrindo e escavando

túneis; outras espécies, as modificadoras, apenas alteram tocas escavadas por escavadores primários; e há as que ocupam, ou se apropriam, de tocas abandonadas ou desocupadas, mas não escavam (Kinlaw, 1999; Zielinski, 2015), como os gambás (Monticelli & Gasco, 2018). A arquitetura dessas tocas, ou sistemas subterrâneos, têm possibilitado inferências sobre a ecologia e a biologia das espécies, inclusive sobre sua vida social (Begall, Burda, & Schleich, 2007; Butynski & Mattingly, 1979; Ebensperger et al., 2011; Jackson, 2000; Jones, Lawton, & Shachak, 1994; Lacey & Patton, 2000; Nevo, 1979; Reichman & Smith, 1990 - são alguns exemplos). Uma revisão da literatura sobre o comportamento de escavação de tocas será apresentada com mais detalhes no capítulo 4 desta Tese.

Das 2.277 espécies de roedores conhecidas hoje (Wilson & Reeder, 2005), apenas cerca de 250 (11%) tem hábitos escavadores e passam a maior parte da vida dentro de sistemas subterrâneos (Begall et al., 2007; Lacey & Patton, 2000). As espécies consideradas subterrâneas distribuem-se em todas as regiões do globo, exceto na Antártida (Figura 2), segundo Begall, Burda, & Schleich (2007) e são distinguidas, segundo a revisão desses autores, entre fossorial ou subterrânea, em uma escala contínua de variação, por vezes de forma arbitrária. Ainda os autores dizem que são consideradas *fossoriais* aquelas espécies que constroem tocas, mas forrageiam predominantemente sobre a terra; as *subterrâneas* seriam aquelas que, além de construir tocas, forrageiam, acasalam e tem os filhotes sob a terra (Begall et al., 2007; Kinlaw, 1999; Nevo, 1995). Usaremos essa classificação mais abrangente ao nos referirmos à espécie aqui estudada. No entanto, para outros autores a divisão entre as espécies fossoriais apresenta critérios também relacionados com a ecomorfologia separando as espécies ainda entre *semifossoriais*, que cavam tocas para abrigo, mas não forrageiam no subterrâneo (enquadram *Clyomys bishopi*), *fossoriais*, que cavam tocas para abrigo e forrageio e apresentam rica vida subterrânea e as subterrâneas (Hildebrand, 1988; Samuels & Van Valkenburgh, 2008). Em qualquer um dos casos, haveria espécies solitárias e sociais (Reichman & Smith, 1990).

Mais prudente do que caracterizar os hábitos comportamentais das espécies entre solitários ou sociais, Lee (1994) considera um contínuo de socialidade de sete níveis, variando de solitário (nível 1) até uma organização em que as atividades individuais estão incluídas num contexto de associação estável (nível 7). Complementar à visão de Lee (1994), Lukas e Clutton-Brock (2018) estabelecem um nível de complexidade social baseado em aspectos organizacionais (no nível mais alto, haveria divisão de trabalho e reprodução cooperativa, p. ex.) ou relacionais (como relações de dominância bem definidas e reciprocidade no *grooming*)

relacionado com o nível de parentesco entre as fêmeas de um grupo. As espécies eussociais, o mais alto nível de socialidade, se restringem, em Rodentia, aos batergideos africanos (Rodentia: Hystricomorpha), animais de hábitos subterrâneos, como o rato-toupeira-pelado, *Heterocephalus glaber*, e o *Cryptomys damarensis*. Neste tipo de organização, o grupo que compartilha a colônia é grande e há apenas um reprodutor; os indivíduos não reprodutores são seus parentes e há cooperação nas tarefas da colônia (Jarvis, O’Riain, Bennett, & Sherman, 1994).

Figura 2. Distribuição global dos roedores subterrâneos, segundo McKenna e Bell (1997). Cada região zoogeográfica está representada por uma cor diferente. Apenas gêneros selecionados representando diversas famílias e subfamílias de roedores subterrâneos são retratadas: *Geomys* (Geomidae), *Aplodontia* (Aplodontidae), *Arvicola* (Muridae – Arvicolinae), *Rhizomys* e *Tachyoryctes* (Muridae – Rhizomyinae), *Fukomys* (Bathyergidae), *Clyomys* (Echimyidae), *Ctenomys* (Octodontidae), *Geoxus* (Muridae – Sigmodontinae), *Spalacopus* (Octodontidae). As diferenças no tamanho corporal não são consideradas. Classificação adaptada de McKenna e Bell (1997) Desenhos de Marie-Therese Bappert.

Fonte: Imagem retirada de Begall, Burda e Schleich (2007, p. 4).

Dos roedores encontrados no continente americano, nosso grupo de interesse é formado pelos roedores Neotropicais histricognatas (Rodentia: Hystricomorpha: Hystricognathi), mais precisamente a espécie fossorial colonial da região nordeste do Cerrado do estado de São Paulo, *Clyomys bishopi* (Armond, 2016; Avila-Pires & Wutke, 1981; Wilson & Reeder, 2005). Dentre os histricognatas neotropicais há pelo menos seis famílias com espécies de hábitos subterrâneos (Octodontidae, Caviidae, Chinchillidae, Ctenomyidae e Echimyidae), duas (Ctenomyidae e Echimyidae) com espécies de ocorrência conhecida no

Brasil: representado por *Ctenomys flamarioni* (Dentzien-Dias & Figueiredo, 2015; Wilson & Reeder, 2005), na região sul, e o gênero *Clyomys*, restrito ao Cerrado (paulista e central, como dito antes). Os ctenomídeos do gênero *Ctenomys* são roedores fossoriais solitários, exceto por *C. sociabilis*, (Lacey, Braude, & Wieczorek, 1997), e seus sistemas subterrâneos foram descritos (Altuna, 1983; Dentzien-Dias & Figueiredo, 2015). São sistemas contendo túneis, bifurcações e que tem a boca da toca aberta apenas no momento em que serão utilizadas.

Na família Echimyidae, além dos *Clyomys*, há espécies de nível de socialidade mais alto, como *Trinomys yonenagae* (Luchesi, 2010; Manaf & Spinelli Oliveira, 2000; Rocha, 1995), um rato-de-espinho endêmico da Caatinga, de hábitos semifossoriais, e *T. setosus*, um rato-de-espinho cursorial, de mata atlântica (Cantano, 2018; Freitas, El-hani, & Rocha, 2003; Freitas et al., 2008; Freitas, Silva Carvalho, El-Hani, & Rocha, 2010).

O meio subterrâneo tem particularidades que podem conferir vantagem às espécies, dependendo do ambiente. Seu microclima pode apresentar temperaturas mais amenas do que o ambiente externo e maior umidade relativa do ar, e oferece abrigo contra predadores (Begall et al., 2007). Além de ser um local para estoque de alimentos e forrageamento (Kinlaw, 1999; Reichman & Smith, 1990). A escavação, por outro lado, exige alto dispêndio energético, embora ofereça abrigo contra predadores (Begall et al., 2007), evita o estresse fisiológico (como o superaquecimento, desidratação) imposto pelo ambiente (Burns, Flath, & Clark, 1989 citado por Kinlaw, 1999; Holtze et al., 2018). A defesa contra predadores não explica sozinha o benefício da socialidade na vida subterrânea (Ebensperger & Blumstein, 2006). A relação social entre fêmeas parece ser outra força de seleção à fossorialidade social (Smorkatcheva & Lukhtanov, 2014), e a aridez local e os padrões de distribuição de recursos que quando irregular promove a sociabilidade, enquanto recursos agrupados e escassos agem de forma a promover a vida solitária (citados por Ebensperger, 1998; Lovegrove & Wissel, 1988; Slobodchikoff, 1984). De fato, altos níveis de socialidade e a eussocialidade são exceção e não regra dentre os histricomorfos de hábitos fossoriais, como mostrado nestes trabalhos.

Fossorialidade e nível de socialidade em ratos-de-espinho

A família mais diversa dentre os roedores neotropicais, a Echimyidae (120 espécies, 21 gêneros), em termos de adaptações ecomorfológicas (Fabre et al., 2017; Fabre, Galewski, Tilak, & Douzery, 2013; Galewski, Mauffrey, Leite, Patton, & Douzery, 2005; Verzi,

Olivares, & Morgan, 2015), tem diferentes hipóteses propostas sobre suas origens evolutivas. Fabre e colaboradores (2017), propõem uma subdivisão de Echimyidae, separando as espécies originadas no leste do Brasil, em áreas de transição para a Mata Atlântica, de Caatinga e Cerrado (gêneros *Trinomys*, *Clyomys*, dentre outros - nodo B), das que se originaram em temperaturas elevadas e baixo nível de umidade do ar (gêneros *Dactilomys*, *Mesomys*, entre outros - nodo D), em pelo menos metade do ano (Ab'Saber, 1977; Köppen & Geiger, 1948). As relações filogenéticas entre as espécies de ratos-de-espinho que têm sido estudadas em termos de fisiologia, comportamento e biogeografia. A ocupação de ambientes tão variados (como florestas tropicais, savanas e o semiárido) fazem desse táxon um modelo interessante para o estudo da relação entre fossorialidade e processos ecológicos (Fabre et al., 2014, 2017). Além de permitirem testar hipóteses nos histricognatas neotropicais sobre as relações entre hábitos subterrâneos e a socialidade, como proposto no trabalho de Ebensperger (1998).

C. bishopi, em particular, nosso objeto de estudo, foi apontado como uma espécie modelo potencial, para a compreensão dos sistemas sociais incomuns ou inflexíveis da família, comuns às espécies que habitam ambientes mais secos ou de maior altitude (Adler, 2011). Há, no grupo irmão de *Clyomys* (Fabre et al., 2017 Fig. 3 desta tese), a espécie *T. yonenagae* cuja fossorialidade e alto nível de socialidade têm sido consideradas adaptações à vida no ambiente árido (Freitas et al., 2003, 2008, 2010; Rocha, Renous, Abourachid, & Höfling, 2007). Essa espécie foi considerada a de maior índice de afiliação, entre outras três (Freitas et al., 2008), e compartilha com *C. bishopi* a vida fossorial e o ambiente seco. Cantano (2018), observou tolerância baixa entre os indivíduos de *C. bishopi* em laboratório e os considerou gregários de nível 2 de socialidade, usando a definição de Lee, 1994. Nessa definição, formam-se grupos pequenos de animais de uma espécie, constituídos por dupla ou tríades de indivíduos com relação de parentesco desconhecida até o momento. Esses dados podem trazer *insights* interessantes sobre esta relação entre fossorialidade e socialidade que, ao longo desta tese, buscaremos elementos para enriquecer essa discussão.

Figura 3. Hipótese das relações em Echimyidae apresentada por Fabre e colaboradores (2017). Topologia bayesiana obtida pela análise dos nucleotídeos de 13 genes codificadores da proteína e dos 5 genes nucleares. Na imagem os principais clados tem seus nomes científicos, cores, rótulos e letras apresentados ao longo da filogenia, o clado de *Clyomys* é apresentado no espectro azul-rosa. As subfamílias estão identificadas na margem direita da filogenia. Da legenda original: As ilustrações de *Plagiodontia aedium* por Toni Llobet de: Wilson et al.(2016). Ilustrações de Echimyidae por Francois Feer de Emmons e Feer (1997).

Fonte: Retirada de Fabre et al 2017, figura 2

A estrutura das tocas e as pistas sobre a biologia de mamíferos fossoriais

Descrições dos sistemas subterrâneos das espécies têm revelado aspectos sobre sua biologia comportamental. Tocas simples, isto é, com uma ou duas saídas apenas, mais uma área de ninho, tem sido relacionadas à função única de proteção contra predação. É o caso das toupeiras-douradas-da-namíbia (*Erenitalpa granti namibensis*) (Reichman & Smith, 1990) e dos suricatos (Smithers, 1983). Mas, entre os roedores, os sistemas costumam ser mais elaborados, com várias entradas, interconexões e mais de um ninho, características incomuns

nos sistemas subterrâneos de mamíferos (Reichman & Smith, 1990). Os ratos cantores (*Parotomys brantsii*) têm sistemas de tocas com 13 (de Graaff & Nel, 1965; Jackson, 2000) a mais de 500 entradas (Coetzee & Jackson, 1999; Jackson, 2000), em um único complexo de túneis, independente da cobertura vegetal otimizando o acesso a recursos sendo maiores em ambientes mais escassos.

A relação entre características dos sistemas subterrâneos e a dinâmica dos ecossistemas foi notada por Paine (1969) e por Jones e colaboradores (1994). Para Paine, uma “espécie-chave” influencia as relações interespecíficas: uma toca escavada por uma espécie altera a paisagem e cria oportunidades para outras, seja para abrigo ou estoque de alimentos. O estoque de alimentos, por sua vez, pode germinar sementes em outras paisagens, o que Jones e col. (1994) chamaram de “engenharia de ecossistema”. Na revisão de Kinlaw (1999), sobre espécies que são associadas a tocas escavadas em ambientes semiáridos, vê-se a importância dos animais fossoriais para ocorrência de outras espécies naquele ambiente árido. O lagarto *Uma exsul*, por exemplo, ocorre apenas em regiões nas quais há roedores que deixam tocas abertas durante o ano todo (Pough, Morafka, & Hillman, 1978). Trovatti (2009), encontrou uma correlação positiva entre a riqueza local de espécies de pequenos vertebrados terrestres, na área da Estação Ecológica de Itirapina, e a presença de tocas escavadas por *Clyomys bishopi* e tatus. No entanto, a estrutura das tocas e o que elas dizem sobre o comportamento da espécie que a escava ou utiliza ainda permanece desconhecido.

Neste cenário, e diante de uma espécie brasileira, assumimos a tarefa de descrever aspectos da vida social e subterrânea de *Clyomys bishopi*. Iniciaremos esta tese com foco no uso do espaço subterrâneo e do comportamento de escavação, olhando para aspectos proximais: descreveremos os sistemas de tocas (capítulo 1), sua relação com o micro-habitat externo, observando a dinâmica de abertura e fechamento das bocas de tocas ao longo do tempo (capítulo 2). A temperatura das tocas será discutida, comparando-se as estações chuvosa e seca, em paisagens aberta e fechada (capítulo 3). Finalmente, apresentaremos uma revisão abrangente do comportamento de escavação em Rodentia (capítulo 4), buscando padrões específicos nos diversos grupos e incluindo as informações de *Clyomys bishopi*, apresentadas ao longo dos capítulos anteriores. O nível de análise deste último capítulo é o distal, da história evolutiva e de adaptação do comportamento de escavação e vida em tocas subterrâneas.

Em conjunto, esses capítulos apresentam uma discussão sobre a relação de *C. bishopi* de Itirapina com o ambiente subterrâneo e seu microambiente externo, que esperamos servir às ações de conservação da espécie e da área de Cerrado paulista, extremamente reduzida pela ação antrópica.

CONCLUSÕES GERAIS

Ao longo deste trabalho algumas questões proximais e distais dos comportamentos relacionados à vida subterrânea foram investigadas. No aspecto proximal podemos relacionar a arquitetura das tocas com seus usos pelo rato-de-espinho de cabeça larga, *Clyomys bishopi*. Também tivemos pistas de como a espécie usa o espaço subterrâneo e a relação com os eventos fora dela através da abertura e dinâmica no uso das bocas de toca. Conseguimos caracterizar a temperatura no interior dos sistemas subterrâneos e como interagem com o meio externo às tocas. Por último, olhamos para alguns aspectos distais da vida no subterrâneo, as relações com a socialidade dentro da ordem dos roedores e como *C. bishopi* está em relação às outras espécies conhecidas.

Ao escavar sistemas subterrâneos de *C. bishopi* foi possível atestar que possui sistemas tortuosos, complexos, com diversos túneis, em vários níveis de profundidade, com câmaras de ninho e de estocagem. Portanto a espécie usa o subterrâneo como meio de locomoção entre sítios de forrageamento, abrigo de predadores e estoque de alimentos.

Quanto às influências do ambiente em que os sistemas estão inseridos, vimos que diferem em complexidade, sendo mais complexos (maior IC_C) em paisagens abertas. Suportando a hipótese de que usam os túneis para se locomover de forma segura. Os componentes dos sistemas podem variar entre as diferentes estações (chuva ou seca), como a profundidade máxima que podem atingir, que é maior na seca, e também encontramos relação entre a paisagem em que está inserido e o estoque de biomassa, que é maior na paisagem fechada do que na aberta e na estação da chuva do que na seca.

Quanto ao uso do espaço subterrâneo e as relações com a paisagem acima da terra a partir da dinâmica das bocas de tocas, foi possível verificar que as bocas das tocas não são abertas aleatoriamente, sendo preferencialmente abertas na direção em que recebem luz do sol, em pelo menos partes do dia (eixo Leste-Oeste). Além da associação com as palmeiras *A. gearensis* já conhecida, notamos uma possível concentração de bocas de toca ao redor das palmeiras *Syagrus petrea*, quando presentes.

Na relação estação climática e dinâmica das bocas, vimos que há influência da estação (seca/chuva) e da paisagem local em que boca foi aberta, na dinâmica de seu uso. Em metade das colônias observamos mais tocas abertas em locais sem proteção da paisagem na estação seca. Em uma delas (C4) essa chance é 50% maior da boca estar aberta na seca do que na

chuva. Na colônia situada na paisagem mais fechada (C12), sem solo exposto e com todas as bocas protegidas pela vegetação, as tocas estavam sempre abertas e aquelas que foram fechadas durante a seca reabriram na chuva. Levantamos a discussão de que uma boca de toca pouco aberta, que parece abandonada, poder estar sendo reaberta ou fechada de forma ativa pelos indivíduos habitantes dos sistemas.

O possível efeito da predação na dinâmica da colônia C3 pôde ser percebido pelo decaimento do número de bocas abertas ativas ao longo de um ano, logo após o registro de atividade de lobo e de javaporco na área. Suportando a hipótese de que pelo estado das bocas de tocas dos sistemas de *C. bishopi* é possível identificar áreas ativas e abandonadas. Também vimos a possível recolonização da área ao final do período desse trabalho com uma sinalização do aumento no número de bocas de toca em uso.

Sobre a temperatura interna das tocas, vimos que apresenta padrão circadiano (24 ± 4 h) de oscilação com baixa amplitude (< 1 °C), acrofase após o pôr do sol (maior temperatura entre 19 – 20h:05min) e temperatura média dentro da zona de conforto térmico da espécie (18 e 28 °C). Esses padrões não sofreram influência da estação climática quanto ao período ou amplitude térmica, mas sofreram influência da temperatura externa, que é maior dentro das tocas no verão e menor no inverno, como observado também no ambiente externo. Ademais, o pico de temperatura interna (acrofase) acontece 45 min mais cedo na área aberta no verão do que nos sistemas em área fechada ou no inverno em qualquer área.

O interior dos sistemas subterrâneos oferece temperatura mais estável, inclusive durante a noite quando registramos temperaturas mais elevadas do que do lado de fora, de forma significativa no inverno logo antes do amanhecer e, a qualquer horário da noite no verão. Portanto, oferecem microclima ameno com diferenças térmicas menores do que as condições de estresse térmico fora delas.

Após levantamento da literatura em 63 espécies das cinco subordens de Rodentia, vimos que sistemas subterrâneos estão presentes em espécies de hábitos sociais ou solitárias, subterrâneas estritas ou com hábitos fossoriais. Quanto aos padrões destes sistemas e as relações com a complexidade e organização social na ordem, vimos que a organização espacial pode ser simples com sistemas contendo uma boca de toca e túnel sem câmaras, até sistemas mais complexos em diferentes níveis contendo de duas a mais de 500 bocas de toca, vários níveis de túneis (andares), ou arranjos inclinados com diversas profundidades. Sistemas com eixos mais retilíneos ou de padrões circulares com pelo menos uma câmara de ninho

variando no número e presença das câmaras de estocagem e latrinas e ocuparem área de até 2,8 km² também foram observados.

A complexidade parece ser maior em espécies subterrâneas senso estrito, eussociais e nas solitárias de ambiente árido; intermediária em espécies em todas as faixas estudadas de clima: temperado, alpino, tropical, semiárido e árido e; a menor complexidade de sistemas está nas espécies de ambientes mais amenos. A vida subterrânea é anterior à emergência dos roedores e as diferentes estratégias sociais parecem se manter tanto em grupos mais novos como nos antigos, com sinais filogenéticos, ficando ainda hipóteses a serem testadas.

Além das hipóteses já levantadas sobre a relação organização e uso do espaço subterrâneo e a vida social (AFDH, EBH, dureza do solo), parece haver um arranjo de pequenos sistemas subterrâneos concentrados em colônias num balanço entre uso do subterrâneo, as características do ambiente e vantagens à manutenção de algum grau de vida social, que ainda precisa ser testada.

Finalmente, parece que as pressões fisiológicas e ecológicas que o ambiente do cerrado exercem sobre *Clyomys bishopi* podem ter favorecido os hábitos subterrâneos com sistemas complexos que interagem com as diferentes pistas ambientais, como diferenças entre estações e paisagens, num ambiente com conforto térmico e caminho seguro até fontes de recursos. O arranjo em agregações, as colônias de sistemas subterrâneos, que são dinâmicas com uso otimizado das bocas abrindo e fechando de acordo com mudanças ambientais: sazonais, de paisagem local e recursos, podem ter relação com a manutenção da vida social, num *trade off* entre custos de escavação, da vida social e as vantagens conferidas na defesa dos recursos e contra predadores.

Perspectivas futuras

Este trabalho deixa muitas questões a serem respondidas no futuro. Quanto à arquitetura das tocas de *C. bishopi*, acreditamos que um número amostral maior e a quantificação dos recursos possa revelar melhor se há correlação entre os parâmetros de complexidade dos sistemas e os ecológicos. Considerar a distância entre as bocas e a palmeira *A. gearensis* permitiria testar se essa diferença está em acordo com o que foi postulado na revisão crítica de Pyke (1984) e de Vlek (1981) entre disponibilidade de recursos e complexidade dos sistemas. Sendo esta palmeira o principal recurso alimentar deste roedor (Bueno et al., 2004, Vieira, 1997), esperamos que próximo às palmeiras haja mais túneis, num

sistema com padrão geral mais arredondado (maiores IL e IC_C), demonstrando um padrão local de busca pelo recurso.

Conseguir identificar e armadilhar todas as bocas de uma área pode nos dizer quantos indivíduos efetivamente usam um sistema subterrâneo ou um complexo de sistemas, uma colônia. Escavar todas as bocas de uma colônia pode também nos levar a essas conclusões. Além de realizar análises do material genético coletado nos sistemas.

Para verificar variáveis ecológicas que influenciam a abertura das bocas de toca numa colônia, podemos considerar a relação espacial da boca com a vegetação em que está inserida e as palmeiras *Syagrus petrea*; a organização dos sistemas em outras fitofisionomias do cerrado e a relação com a granulação do solo. Assim como avaliar quantitativamente a disponibilidade de recursos presentes, pesando ou a partir da quantidade de cobertura vegetal numa área de colônia e sua relação com a dinâmica de uso das bocas dessas tocas.

Na caracterização do microclima dos sistemas subterrâneos de *C. bishopi* podemos registrar a UR do ar na toca e compará-lo com o meio externo nas diferentes estações do ano. Também a variação da temperatura em diferentes profundidades de um mesmo sistema de tocas e assim, testar a hipótese de que em profundidades superiores a 50 cm a variação da temperatura é insignificante e com UR próxima da saturação.

No panorama do uso de tocas dentro da Ordem Rodentia, é necessário realizar levantamento que preencha as lacunas que ficaram a respeito de outras espécies escavadoras de tocas, das características climáticas e de solo da região em que ocorrem, são passos importantes a serem dados para uma revisão mais completa das condições distais relacionadas ao comportamento de escavação de tocas. Finalmente, uma metanálise permitirá testar a hipótese da vida no ambiente subterrâneo e o arranjo em colônias.

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52, 1–21.
- Adler, G. H. (2011). Spacing patterns and social mating systems of echimyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 31–38.
- Alexander, R. D., Noonan, K. M., & Crespi, B. J. (1991). The evolution of eusociality. In P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander (Eds.), *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton: Princeton University Press.
- Alho, C. J. R. (1981). Small mammal populations of Brazilian Cerrado: The dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia*, 41(1), 223–230.
- Almeida, L. B. de, & Galetti, M. (2007). Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 32(2), 180–187.
- Altuna, C. A. (1983). Sobre la estructura de las construcciones de *Ctenomys pearsoni* lessa y langguth, 1983 (Rodentia, Octodontidae). *Resúmenes y Comunicaciones de Las Jornadas de Ciencias Naturales*, 3, 70.
- Altuna, C. A. (1991). Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis en una poblacion del grupo *Ctenomys pearsoni* del Uruguay (Rodentia, Octodontidae). *Boletín de La Sociedad Zoológica Del Uruguay*, 6, 35–46.
- Andersen, D. C. (1987). *Geomys bursarius* Burrowing Patterns: influence of season and food patch structure. *Ecology*, 68(5), 1306–1318.
- Andersen, D. C. (1988). Tunnel-Construction Methods and Foraging Path of a Fossorial Herbivore , *Geomys bursarius*. *Journal of Mammalogy*, 69(3), 565–582.
- Antinuchi, C. D., & Busch, C. (1992). Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Zeitschrift Fur Saugetierkunde*, 57(3), 163–168.
- Arantes, A. C. R. (2011). *Avaliação do status taxonômico e análise populacional de Clyomys bishopi, um roedor endêmico dos Cerrados do estado de São Paulo*. Universidade

Federal de São Carlos.

- Arieli, R. (1979). The atmospheric environment of the fossorial mole rat (*Spalax ehrenbergi*): Effects of season, soil texture, rain, temperature and activity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 63(4), 569–575.
- Armond, T. (2016, July 15). *Filogeografia e delimitação de espécies do gênero Clyomys (Rodentia : Echymyidae)*. Universidade de Brasília.
- Avila-Pires, F. D. de, & Wutke, M. R. C. (1981). Taxonomia e evolução de *Clyomys* Thomas, 1916 (Rodentia, Echimyidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 41(3), 529–534.
- Barros, R. C. H., Abe, A. S., Cárnio, E. C., & Branco, L. G. S. (2004). Regulation of breathing and body temperature of a burrowing rodent during hypoxic-hypercapnia. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 138(1), 97–104.
- Barros, R. C. H., Spinelli Oliveira, E., Rocha, P. L. B. da, & Branco, L. G. S. (1998). Respiratory and metabolic responses of the spiny rats *Proechimys yonenagae* and *P. iheringi* to CO₂. *Respiration Physiology*, 111(2), 223–231.
- Begall, S., Burda, H., & Schleich, C. E. (2007). *Subterranean Rodents: News from Underground*. (S. Begall, H. Burda, & C. E. Schleich, Eds.), *Subterranean Rodents: News from Underground*. Berlin Heidelberg: Springer.
- Begall, S., & Gallardo, M. H. (2000). *Spalacopus cyanus* (Rodentia : Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology*, 251(December 1997), 53–60.
- Benedix, J. H. (1993). Area-restricted search by the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) in tallgrass prairie habitat. *Behavioral Ecology*, 4(4), 318–324.
- Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Davies, K. C. (1988). Daily and seasonal temperatures in the burrows of African rodent moles. *South African Journal of Zoology*, 23(3), 189–195.
- Best, T. L. (1973). Ecological separation of three genera of pocket gophers (Geomyidae). *Ecology*, 54(6), 1311–1319.
- Bezerra, A. M. R. (2003). Resúmenes de tesis - dissertation abstracts: Variabilidade

- morfológica e status taxonômico das amostras populacionais do gênero *Clyomys* (Rodentia:Echimyidae). *Mastozoología Neotropical*, 10(1), 529–534.
- Bezerra, A. M. R., de Oliveira, J. A., & Bonvicino, C. R. (2016). *Clyomys laticeps* (Rodentia: Echimyidae). *Mammalian Species*, 48(938), 83–90.
- Bezerra, A. M. R., & Oliveira, J. A. de. (2010). Taxonomic implications of cranial morphometric variation in the genus *Clyomys* Thomas, 1916 (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, 91(1), 260–272.
- Bezerra, A. M. R., & Oliveira, J. A. de. (2013). Variação geográfica na morfologia fálica em *Clyomys laticeps* (Thomas , 1909). *Boletim Da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 66(2013), 1–8.
- Bezerra, A. M. R., Pagnozzi, J., Carmignotto, A. P., Yonenaga-Yassuda, Y., & Rodrigues, F. (2012). A new karyotype for the spiny rat *Clyomys laticeps* (Thomas, 1909) (Rodentia, Echimyidae) from Central Brazil. *Comparative Cytogenetics*, 6(2), 153–161.
- Bingham, C., Arbogast, B., Guillaume, G. C., Lee, J. K., & Halberg, F. (1982). Inferential statistical methods for estimating and comparing cosinor parameters. *Chronobiologia*.
- Birkenstock, P. J., & Nel, J. A. J. (1977). Laboratory and field observations on *Zelotomys woosnami*. *Zoologica Africana*, 12(2), 429–443.
- Bolwig, N. (1958). Aspects of animal ecology in the Kalahari. *Koedoe*, 1(1), 115–135.
- Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11(6), 637–650.
- Bovet, J., & Oertli, E. F. (1974). Free-running circadian activity rhythms in free-living beaver. *Journal of Comparative Physiology*, 92(1), 1–10.
- Brandt, J. F. (1855). Beiträge zur nähern Kenntniss der Säaugethiere Russlands. *Meum. Acad. Imp. Sci. St.-Pe'tersbourg, ser:* 6(9), 1–375.
- Brickner-Braun, I., Zucker-Milwerger, D., Braun, A., Turner, J. S., Pinshow, B., & Berliner, P. (2014). Ventilation of multi-entranced rodent burrows by boundary layer eddies. *Journal of Experimental Biology*, 217(23), 4141–4148.

- Bronner, G. N. (1992). Burrow system characteristics of seven small mammal species (Mammalia: Insectivora; Rodentia; Carnivora). *Koedoe - African Protected Area Conservation and Science*.
- Brown, J. L., & Orians, G. H. (1970). Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 239–262.
- Bueno, A. A., Lapenta, M. J., Oliveira, F., & Motta-Júnior, J. C. (2004). Association of the “IUCN vulnerable” spiny rat *Clyomys bishopi* (Rodentia: Echimyidae) with palm trees and armadillo burrows in southeastern Brazil. *Revista Biol. Trop.*, 52(4), 1009–1011.
- Buffenstein, R. (1984). The importance of microhabitat in thermoregulation and thermal conductance in two namib rodents—a crevice dweller, *Aethomys namaquensis*, and a burrow dweller, *Gerbillurus paeba*. *Journal of Thermal Biology*, 9(4), 235–241.
- Burda, H., Šumbera, R., & Begall, S. (2007). Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents — Revisited. In *Subterranean Rodents* (pp. 21–33). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Burger, J. R., Chesh, A. S., Castro, R. A., Tolhuysen, L. O., Torre, I., Ebensperger, L. A., & Hayes, L. D. (2009). The influence of trap type on evaluating population structure of the semifossorial and social rodent *Octodon degus*. *Acta Theriologica*, 54(4), 311–320.
- Burns, J. A. ., Flath, D. L., & Clark, T. W. (1989). On the structure and function of white-tailed prairie dog burrows. *The Great Basin Naturalist*, 49(4), 517–524.
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346.
- Busch, C., Antinuchi, C. D., del Valle, J. C., Kittlein, M., Malizia, A. I., Vassallo, A. I., & Zenuto, R. R. (2000). Population ecology of subterranean rodents. In E. A. Lacey & J. L. Patton (Eds.), *Life underground: The biology of subterranean rodents* (pp. 183–226). University of Chicago Press.
- Butynski, T. M., & Mattingly, R. (1979). Burrow structure and fossorial ecology of the springhare *Pedetes capensis* in Botswana. *African Journal of Ecology*, 17(4), 205–215.
- Cameron, G. N., Spencer, S. R., Eshelman, B. D., Williams, L. R., & Gregory, M. J. (1988). Activity and Burrow Structure of Attwater’s Pocket Gopher (*Geomys attwateri*). *Journal*

- of Mammalogy*, 69(4), 667–677.
- Camilo, A. R., Tomas, W. M., Souza, F. L. De, & Bolzan, A. (2010). Ocupação de Manchas Florestais no Pantanal por duas Espécies de Roedores : *Clyomys laticeps* e *Thrichomys pachyurus*. In 5^o Simpósio sobre recursos naturais e socioeconômicos do Pantanal (pp. 1–6). Corumbá - MS.
- Cantano, L. M. R. (2018). *Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em cativeiro sob a visão das redes sociais*. Universidade de São Paulo.
- Carroll, L. (2010). *Alice no país das maravilhas* (Edição de). Zahar.
- Castilho, C. P. (2005). *Uso de microhabitat segundo fases da lua por pequenos roedores de cerrado na Estação Ecológica de Itirapina, SP: Aplicação do método de Carretel*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Clark, T. W. (1971). Notes on white-tailed prairie dog (*Cynomys leucurus*) burrows. *Great Basin Naturalist*, 31, 115–124.
- Coetzee, C. G., & Jackson, T. P. (1999). The comparative behaviour and ecology of *Parotomys brantsii* and *P. littledalei* (Mammalia, Rodentia, Otomyinae). *Journal-Namibia Scientific Society*, 47, 87–106.
- Çolak, E., & Yiğit, N. (1998). Ecology and biology of *Allactaga elater*; *Allactaga euphratica* and; *Allactaga williamsi* (Rodentia: Dipodidae) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 22(2), 105–118.
- Cornélissen, G. (2014). Cosinor-Based Rhythmometry. *Theoretical Biology and Medical Modeling*, 11.
- Cortés, A., Miranda, E., Rosenmann, M., & Rau, J. R. (2000). Thermal biology of the fossorial rodent *Ctenomys fulvus* from the Atacama desert, northern Chile. *Journal of Thermal Biology*, 25(6), 425–430.
- Cutrer, A. P., Antinuchi, C. D., Mora, M. S., & Vassallo, A. I. (2006). Home-Range and Activity Patterns of the South American Subterranean Rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Mammalogy*, 87(6), 1183–1191.
- Darwin, C. (2014). *A origem das espécies por meio da seleção natural ou a preservação das*

raças favorecidas na luta pela vida. (T. de C. D. e A. Duarte, Ed.) (1st ed.). São Paulo: Martin Claret.

Davies, K. C., & Jarvis, J. U. M. (1986). The burrow system and burrowing dynamics of the mole-rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the fynbos of the south-western Cape, South Africa. *J. Zool. Lond. (A)*, 209, 125–147.

de Graaff, G., & Nel, J. A. J. (1965). On the tunnel system of brants' karroo rat, *Parotomys brantsi* in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe*, 8, 136–139.

Dentzien-Dias, P. C., & Figueiredo, A. E. . Q. (2015). Burrow architecture and burrowing dynamics of *Ctenomys* in foredunes and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 439, 166–175.

Dubyansky, M. A. (1962). Dependence of burrow structure of the great gerbil on the substrate conditions. *Bulletin Of the Moscow Naturalists Society*, 67(Section Biology), 156–157 (em Russo).

Ebensperger, L. A. (1998). Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as study models. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(November 1997), 65–77.

Ebensperger, L. A. (2001). A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica*, 46(2), 115–144.

Ebensperger, L. A., & Blumstein, D. T. (2006). Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology*, 17(3), 410–418.

Ebensperger, L. A., & Bozinovic, F. (2000). Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: A benefit of sociality? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(5), 365–369.

Ebensperger, L. A., Chesh, A. S., Castro, R. A., Tolhuysen, L. O., Quirici, V., Burger, J. R., ... Hayes, L. D. (2011). Burrow limitations and group living in the communally rearing rodent, *Octodon degus*. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 21–30.

Ebensperger, L. A., Villegas, Á., Abades, S., & Hayes, L. D. (2014). Mean ecological conditions modulate the effects of group living and communal rearing on offspring production and survival. *Behavioral Ecology*, 25(4), 862–870.

- Edelman, A. J. (2011). Kangaroo Rats Remodel Burrows in Response to Seasonal Changes in Environmental Conditions. *Ethology*, 117(5), 430–439.
- Egoscue, H. J., & Frank, E. S. (1984). Burrowing and denning habits of a captive colony of the Utah prairie dog. *Great Basin Naturalist*, 44, 495–498.
- Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1999). *Mammals of the neotropics – the central neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ellison, G. T. H. (1993). Group size, burrow structure and hoarding activity of pouched mice (*Saccostomus campestris*: Cricetidae) in southern Africa. *African Journal of Ecology*, 31(2), 135–155.
- Emmons, L. H., & Feer, F. (1997). *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. Chicago: University of Chicago Press.
- Fabio-Braga, A. P., & Klein, W. (2018). Temperature and circadian effects on metabolic rate of South American echimyid rodents, *Trinomys setosus* and *Clyomys bishopi* (Rodentia: Echimyidae). *Zoologia*, 35(e24572).
- Fábio Braga, A. P. C. P. (2015). *Taxa metabólica basal em Rodentia: efeitos da fossorialidade e da temperatura ambiental*. Universidade de São Paulo.
- Fabre, P.-H., Galewski, T., Tilak, M. K., & Douzery, E. J. P. (2013). Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): A multigene phylogenetic approach. *Zoologica Scripta*, 42(2), 117–134.
- Fabre, P.-H., Hautier, L., Dimitrov, D., & Douzery, E. J. P. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 88.
- Fabre, P.-H., Upham, N. S., Emmons, L. H., Justy, F., Leite, Y. L. R., Loss, A. C., ... Douzery, E. J. P. (2017). Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 613–633.
- Fabre, P.-H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Der Sarkissian, C., Willerslev, E., Douzery, E. J. P., & Orlando, L. (2014). Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters*, 10(7), 20140266–20140266.

- Faulkes, C. G., & Bennett, N. C. (2013). Plasticity and constraints on social evolution in African mole-rats : ultimate and proximate factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 368, 20120347.
- Fernandez, F. (1995). Métodos Para Estimativas De Parâmetros Populacionais Por Captura, Marcação E Recaptura. *Oecologia Brasiliensis*.
- Ferrando, C. P. R., & Leiner, N. O. (2018). Above-ground activity patterns of the semi-fossorial spiny rat *Clyomys laticeps*. *Ethology Ecology and Evolution*, 30(4), 1–11.
- Ferreira Silva, C. E., Reis, C. M., Zanchetta, D., da Silva, D. A., Luca, E. F. de, Fernandes, F. de S., ... Sawaya, R. (2006). *Plano de manejo integrado das Unidades de Itirapina - 1ª revisão*. Itirapina: Instituto Florestal de São Paulo.
- Flath, D. L., & Paulick, R. K. (1979). Mound characteristics of white-tailed prairie dog maternity burrows. *American Midland Naturalist*, 102, 395–398.
- Flôres, D. E. F. L., Jannetti, M. G., Valentinuzzi, V. S., & Oda, G. A. (2016). Entrainment of circadian rhythms to irregular light/dark cycles: a subterranean perspective. *Scientific Reports*, 6(October), 34264.
- Foster, B. E. (1923). Provision of prairie-dog to escape drowning when town is submerged. *Journal of Mammalogy*, 5, 266–268.
- Francescoli, G. (2000). Sensory capabilities and communication in subterranean rodents. In E. A. Lacey & J. L. Patton (Eds.), *Life underground: The biology of subterranean rodents* (pp. 111–144). University of Chicago Press.
- Francescoli, G., & Altuna, C. A. (1998). Vibrational communication in subterranean rodents: The possible origin of different strategies. *Evolution of Communication*, 2(2), 217.
- Freitas, J. N. S. de. (2013). *Neuroecologia na ordem Rodentia: aspectos da cognição espacial em ratos-de-espinho e a evolução da encefalização*. Universidade de São Paulo.
- Freitas, J. N. S. de, El-hani, C. N., & Rocha, P. L. B. da. (2003). Affiliation in the Torch Tail Rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a Sand-dwelling rodent from Brazilian Semiarid Caatinga: Evolutionary Implications. *Revista de Etologia*, 5(2), 61–73.

- Freitas, J. N. S. de, El-hani, C. N., & Rocha, P. L. B. da. (2008). Affiliation in four echimyid rodent species based on intrasexual dyadic encounters: Evolutionary implications. *Ethology*, 114(4), 389–397.
- Freitas, J. N. S. de, Silva Carvalho, L. A. da, El-Hani, C. N., & Rocha, P. L. B. da. (2010). Affiliation in the social interactions in captivity of the torch tail rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Ethology*, 28(1), 105–112.
- Galewski, T., Mauffrey, J. F., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., & Douzery, E. J. P. (2005). Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(3), 601–615.
- Ghobrial, L. I., & Nour, T. A. (1975). The physiological adaptations of desert rodents. In I. Prakash & P. K. Ghosh (Eds.), *Rodents in desert environments* (vol. 28, pp. 413–444). Springer, Dordrecht.
- Goyal, S. P., & Ghosh, P. K. (1993). Burrow structure of two gerbil species of Thar desert, India. *Acta Theriologica*, 38(4), 453–456.
- Hanney, P. (1965). The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland). *Journal of Zoology London*, 146, 577–633.
- Hartenberger, J.-L. (1982). A review of the Eocene Rodents of Pakistan. *Contributions From the Museum of Paleontology the University of Michigan*, 26(2), 19–35.
- Hayes, L. D., Chesh, A. S., & Ebersperger, L. A. (2007). Ecological predictors of range areas and use of burrow systems in the diurnal rodent, *Octodon degus*. *Ethology*, 113(2), 155–165.
- Hayward, J. S. (1965). Microclimate temperature and its adaptive significance in six geographic races of *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology*, 43, 341–350.
- Herbst, M., & Bennett, N. C. (2006). Burrow architecture and burrowing dynamics of the endangered Namaqua dune mole rat (*Bathyergus janetta*) (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 270, 420–428.
- Herzig-Straschil, B. (1978). On the biology of *Xerus inauris* (Zimmermann, 1780)(Rodentia, Sciuridae). *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 43, 262–278.

- Heth, G. (1989). Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *Journal of Zoology*, 217(1), 39–56.
- Hickman, G. C. (1977). Burrow System Structure of *Pappogeomys castanops* (Geomyidae) in Lubbock County, Texas. *The American Midland Naturalist*, 99(1), 50–58.
- Higgins, J. P. T., & Green, S. (editors). (2011). Cochrane Handbook for Systematic Reviews of Interventions Version 5.1.0 [updated March 2011]. The Cochrane Collaboration.
- Hildebrand, M. (1988). *Analysis of vertebrate structure* (3rd ed.). John Wiley and Sons.
- Hinze, A., Pillay, N., & Grab, S. (2006). The burrow system of the African ice rat *Otomys sloggetti robertsi*. *Mammalian Biology*, 71(6), 356–365.
- Holtze, S., Braude, S., Lemma, A., Koch, R., Morhart, M., Szafranski, K., ... Hildebrandt, T. B. (2018). The microenvironment of naked mole-rat burrows in East Africa. *African Journal of Ecology*, 56(2), 279–289.
- Honeycutt, R. L. (1992). Naked mole-rats. *American Scientist*, 80(1), 43–53.
- Hopkins, S. S. B., & Davis, E. B. (2009). Quantitative Morphological Proxies for Fossoriality in Small Mammals. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1449–1460.
- Ilyinskaya, V. L. (1967). Hydrothermal conditions of life of fleas of the genus *Xenopsylla* in upper portions of the burrows of the great gerbil (*Rhombomys opimus* Licht.). *Zoologicheskyy Zhurnal*, 46, 902–907.
- Jackson, T. P. (2000). Adaptation to living in an open arid environment: lessons from the burrow structure of the two southern african whistling rats, *Parotomys brantsii* and *P. littledalei*. *Journal of Arid Environments*, 46, 345–355.
- Jarvis, J. U. M., O’Riain, M. J., Bennett, N. C., & Sherman, P. W. (1994). Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(2), 47–51.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem Engineers. *Oikos*, 69(3), 373–386.
- Katandukila, J. V., Chimimba, C. T., Bennett, N. C., Makundi, R. H., Le Comber, S. C., & Faulkes, C. G. (2014). Sweeping the house clean: Burrow architecture and seasonal digging activity in the East African root rat from Tanzania. *Journal of Zoology*, 293(4),

271–280.

- Kinlaw, A. (1999). A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 41(2), 127–145.
- Kolesnikov, I. I. (1936). Material on significance rodents for new crops. *Trudy Instituta Pozoshchite Rastenii*, IV(2), 12–17.
- Köppen, W., & Geiger, R. (1948). *Klimate der Erde*, 1–7.
- Kott, O., Šumbera, R., & Nemec, P. (2010). Ligth percepcion intwo strictly subterranean rodents: life in the dark or blue? *PLoS ONE*, 5(7), e11810.
- Kubiak, B. B., Galiano, D., & de Freitas, T. R. O. (2017). Can the environment influence species home-range size? A case study on *Ctenomys minutus* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Zoology*, 302(3), 171–177.
- Kunitsky, V. N. (1961). On the environmental conditions in the habitats of Meriones fleas in the south-west of the Azerbaijan SSR. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 40(8448–858).
- Lacey, E. A., Braude, S. H., & Wieczorek, J. R. (1997). Burrow sharing by colonial Tucos (*Ctenomys sociabilis*). *Journal of Mammalogy*, 78(2), 556–562.
- Lacey, E. A., & Patton, J. L. (2000). *Life underground: the biology of subterranean rodents* (1st ed.). University of Chicago Press.
- Lamberto, J. M. (2015). *Clyomys laticeps* (Rodentia, Echimyidae) como engenheiro de ecossistema em área de campo sujo no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. Universidade Federal de Uberlândia.
- Laundré, J. W., & Reynolds, T. D. (1993). Effects of soil structure on burrow characteristics of five small mammal species. *The Great Basin Naturalist*, 53(4), 358–366.
- Lee, P. C. (1994). Chapter 9 - Social structure and evolution. In P. J. B. Slater, T. R. Halliday, & P. Barrett (Eds.), *Behaviour and evolution*. (pp. 266–303). New York, NY: Cambridge University Press.
- Leite, M. B., Xavier, R. O., Oliveira, P. T. S., Silva, F. K. G., & Silva Matos, D. M. (2018). Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant and Soil*, 426(1–2).

- Longhurst, W. (1944). Observations on the ecology of the Gunnison prairie dog in Colorado. *Journal of Mammalogy*, 25, 24–36.
- Lovegrove, B. G., & Wissel, C. (1988). Sociality in mole rats. *Oecologia*, 74(4), 600–606.
- Lövy, M., Šklíba, J., Hrouzková, E., Dvůráková, V., Nevo, E., & Šumbera, R. (2015). Habitat and burrow system characteristics of the blind mole rat *Spalax galili* in an area of supposed sympatric speciation. *PLoS ONE*, 10(7), 1–18.
- Luchesi, L. C. (2010). *Maturação sexual, ciclos reprodutivos e da temperatura do roedor rabo-de-facho (Trinomys yonenagae, Echimyidae)*. Universidade de São Paulo.
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. (2018). Social complexity and kinship in animal societies. *Ecology Letters*, 21(8), 1129–1134.
- Luo, Z.-X., Meng, Q.-J., Ji, Q., Liu, D., Zhang, Y.-G., & Neander, A. I. (2015). Evolutionary development in basal mammaliaforms as revealed by a docodontan. *Science*, 347(6223), 760–764.
- Manaf, P., & Spinelli Oliveira, E. (2000). Behavioral repertoire of the spiny rat in captivity. *Revista de Etologia*, 2(1), 3–15.
- Mankin, P. C., & Getz, L. L. (1994). Burrow Morphology as Related to Social Organization of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 75(2), 492–499.
- Mares, M. A., Braun, J. K., & Channell, R. (1997). Ecological Observations on the Octodontid Rodent, *Tympanoctomys barrerae*, in Argentina. *Southwestern Naturalist*, 42(4), 488–493.
- Marques, M. D., & Oda, G. A. (2018). Glossário. *Revista Da Biologia*, 9(3).
- Marques, N., Marques, M. D., Benedito-Silva, A. A., & Menna-Barreto, L. (1991). Os ritmos biológicos e a cronobiologia. *Biotemas*, 4(2), 1–20.
- Marques, N., & Menna-Barreto, L. (2003). *Cronobiologia: Princípios e Aplicações* (3.). São Paulo: EdUSP - Editora da Universidade de São Paulo.
- Mazdzer, E., Capone, M. R., & Drickamer, L. C. (1976). Conspecific odors and trappability of deer mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis*). *Journal of Mammalogy*, 57(3), 607–609.

- Melchor, R. N., Genise, J. F., Umazano, A. M., & Superina, M. (2012). Pink fairy armadillo meniscate burrows and ichnofabrics from Miocene and Holocene interdune deposits of Argentina: Palaeoenvironmental and palaeoecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 350–352, 149–170.
- Mohammadi, S., Kaboli, M., Aliabadian, M., & Mohammadi, V. (2011). Burrow configuration of Persian jird *Meriones persicus* Blanford, 1875 (Rodentia: Muridae, Gerbillinae). *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 76(4), 515–517.
- Mohammadi, S., Kaboli, M., Karami, M., & Naderi, G. (2010). Burrow systemsn of iranian jerboa (*Allactaga firouzi womochel*, 1978). *Acta Zoológica Mexicana*, 26(2), 457–463.
- Monetti, L., Massolo, A., Sforzi, A., & Lovari, S. (2005). Site selection and fidelity by crested porcupines for denning. *Ethology Ecology & Evolution*, 17, 149–159.
- Monticelli, P. F., & Gasco, A. (2018). Nesting behavior of *Didelphis aurita*: twenty days of continuous recording of a female in a coati nest. *Biota Neotropica*, 18(3).
- Motta-Júnior, J. C., & Bueno, A. A. (2004). Trophic Ecology of the Burrowing Owl in Southeast Brazil. In R. D. Chancellor & B. U. Meyburg (Eds.), *Raptors Worldwide* (pp. 763–775). Hungary: World Working Group on Birds of Prey and Owls and MME/BirdLife Hungary.
- Nel, J. A. J. (1967). Burrow Systems of *Desmodillus auricularis* in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe*, 10(1), 118–121.
- Nevo, E. (1979). Adaptive Convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst*, 10, 269–308.
- Nevo, E. (1995). Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriologica, Suppl. 3*, 9–31.
- Nowak, R. M. (1991). *Walker's Mammals of the World* (5th ed.). Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press.
- Ojeda, R. A., Gonnet, J. M., Borghi, C. E., Giannoni, S. M., Campos, C. M., & Díaz, G. B. (1996). Ecological observations of the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* ind desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3(2), 183–191.

- Paine, R. T. (1969). A note on trophic Complexity and Community stability. *The American Naturalist*, 103(929), 91–93.
- Peinke, D. M., & Brown, C. R. (2005). Burrow utilization by springhares (*Pedetes capensis*) in the Eastern Cape, South Africa. *African Zoology*, 40(1), 37–44.
- Pough, F. H., Morafka, D. J., & Hillman, P. E. (1978). The ecology and burrowing behavior of the Chihuahuan fringe-footed lizard, *Uma exsul*. *Copeia*, 81–86.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 15, 523–575.
- Rafuse, D. J., Kaufmann, C. A., Gutiérrez, M. A., González, M. E., Scheifler, N. A., Álvarez, M. C., & Massigoe, A. (2017). Taphonomy of modern communal burrow systems of the Plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Chinchillidae) in the Pampas region of Argentina: implications for the fossil record. *Historical Biology*, 2963, 1–17.
- Redford, K. H., & Fonseca, G. a. B. (1986). The Role of Gallery Forests in th Zoogeography of the Cerrado's Non-volant Mammalian Fauna. *Biotropica*, 18(2), 126–135.
- Reichman, O. J., & Smith, S. C. (1990). Burrows and Burrowing Behaviour by Mammals. *Current Mammalogy*.
- Reichman, O. J., Whitham, T. G., & Ruffner, G. A. (1982). Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology*, 63(3), 687–695.
- Reichman, O. J., Wicklow, D. T., & Rebar, C. (1985). Ecological and Mycological Characteristics of Caches in the Mounds of *Dipodomys spectabilis*. *Journal of Mammalogy*, 66(4), 643–651.
- Reynolds, T. D., & Wakkinen, W. L. (1987). Characteristics of the Burrows of Four Species of Rodents in Undisturbed Soils in Southeastern Idaho. *The American Midland Naturalist*, 118(2), 245–250.
- Rezende, E. L., Cortés, A., Bacigalupe, L. D., Nespolo, R. F., & Bozinovic, F. (2003). Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Journal of Arid Environments*, 55(1), 63–74.
- Roberts, A. (1923). The burrowing habits of some South African mammals. *South African*

- Journal of Natural History*, 4, 187–208.
- Rocha, P. L. B. da. (1991). *Ecologia e morfologia de uma nova espécie de Proechimys (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia*. Universidade de São Paulo.
- Rocha, P. L. B. da. (1995). *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (rodentia : Echimyidae) from fossil sand dunes in the brazilian caatinga. *Mammalia*, 59(4), 537–550.
- Rocha, P. L. B. da, Renous, S., Abourachid, A., & Höfling, E. (2007). Evolution toward asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaptation. *Canadian Journal of Zoology*, 85(6), 709–717.
- Rodrigues, F. H. G., Silveira, L., Jácomo, A. T. A., Carmignotto, A. P., Bezerra, A. M. R., Coelho, D. C., ... Hass, A. (2002). Composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(2), 589–600.
- Romañach, S. S., Reichman, O. J., & Seabloom, E. W. (2005). Seasonal influences on burrowing activity of a subterranean rodent, *Thomomys bottae*. *Journal of Zoology*, 266(3), 319–325.
- Rosi, M. I., Cona, M. I., Videla, F., Puig, S., & Roig, V. G. (2000). Architecture of *Ctenomys* (Rodentia) burrows from two habitats differing in abundance and complexity of vegetation. *Acta Theriologica*, 45(4), 491–505.
- Samuels, J. X., & Van Valkenburgh, B. (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology*, 269(11), 1387–1411.
- Santos, J. W. A. (2004). *Ecologia da socialidade do roedor psamófilo Trinomys yonenagae (Rodentia: Echimyidae) em uma área das dunas do rio São Francisco na Caatinga*. Universidade de São Paulo.
- Santos, J. W. A., & Lacey, E. A. (2011). Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 3–11.
- Scheffer, T. H. (1937). Study of a small prairie dog town. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 40, 391–394.

- Schleich, C. E., & Busch, C. (2004). Functional morphology of the middle ear of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *J. Mammal.*, 85(2), 290.
- Schmid-Holmes, S., Drickamer, L. C., Robinson, A. S., & Gillie, L. L. (2001). Burrows and Burrow-Cleaning Behavior of House Mice (*Mus musculus domesticus*). *American Midland Naturalist*, 146(1), 53.
- Senzota, R. B. M. (1984). The Habitat Abundance and Burrowing Habits of the Gerbil *Tatera robusta* in the Serengeti National Park Tanzania. *Mammalia*, 48(2), 185–196.
- Sfair, J. C. (2014). Estatística Circular Principais análises utilizando o R Índice: Tutorial, (February), 1–23.
- Sheets, R. G., Linder, R. L., & Dahlgren, R. B. (1971). Burrow Systems of Prairie Dogs in South Dakota. *Journal of Mammalogy*, 52(2), 451–453.
- Shenbrot, G., Krasnov, B., Khokhlova, I., Demidova, T., & Fielden, L. (2002). Habitat-dependent differences in architecture and microclimate of the burrows of Sundevall's jird (*Meriones crassus*) (Rodentia: Gerbillinae) in the Negev Desert, Israel. *Journal of Arid Environments*, 51(2), 265–279.
- Sichilima, A. M., Bennett, N. C., Faulkes, C. G., & Le Comber, S. C. (2008). Evolution of African mole-rat sociality: Burrow architecture, rainfall and foraging in colonies of the cooperatively breeding *Fukomys mechowii*. *Journal of Zoology*, 275(3), 276–282.
- Šklíba, J., Mazoch, V., Lövy, M., & Šumbera, R. (2012). A maze-lover's dream: Burrow architecture, natural history and habitat characteristics of Ansell's mole-rat (*Fukomys anselli*). *Mammalian Biology*, 77(6), 420–427.
- Slobodchikoff, C. N. (1984). Resources and the evolution of social behavior. In P. W. Price, C. N. Slobodchikoff, & W. S. Gaud (Eds.), *A new ecology: novel approaches to interactive systems* (pp. 227–251). New York, New York: John Wiley & Sons.
- Smith, J. L. (1982). *Hibernation in the Zuni prairie dog, Cynomys gunnisoni zuniensis*. Northern Arizona University, Flagstaff.
- Smithers, R. H. (1983). *The mammals of the southern African subregion*. Pretoria: University of Pretoria.

- Smorkatcheva, A. V., & Lukhtanov, V. A. (2014). Evolutionary association between subterranean lifestyle and female sociality in rodents. *Mammalian Biology*, 79(2), 101–109.
- Spinks, A. C., Bennett, N. C., & Jarvis, J. U. M. (2000). A comparison of the ecology of two populations of the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus*: the effect of aridity on food, foraging and body mass. *Oecologia*, 125(3), 341–349.
- Spinks, A. C., Branch, T. A., Croeser, S., Bennett, N. C., & Jarvis, J. U. M. (1999). Foraging in wild and captive colonies of the common mole-rat *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 249(2), 143–152.
- Stark, H. E. (1963). Nesting habits of the California vole, *Microtus californicus*, and microclimatic factors affecting its nests. *Ecology*, 44(4), 663–669.
- Stein, B. R. (2000). Morphology o Subterranean rodents. In E. A. Lacey, J. L. Patton, & G. N. Cameron (Eds.), *Life underground: The biology of subterranean rodents*. Chicago e Londres: The University of Chicago Press.
- Stenseth, N. C., & Lidicker, W. Z. J. (1992). *Animal Dispersal*. (N. C. Stenseth & W. Z. Lidicker, Eds.), *Animal dispersal: small mammals as a model*. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Striplin, R. (2004). Preferential burrow entrance placement in the Dulzura kangaroo rat, *Dipodomys simulans*. *Bulletim of Southern California Academy of Sciences*, 103(3), 131–136.
- Šumbera, R., Burda, H., Chitaukali, W. N., & Kubová, J. (2003). Silvery mole-rats (*Heliophobius argenteocinereus*, Bathyergidae) change their burrow architecture seasonally. *Naturwissenschaften*, 90(8), 370–373.
- Šumbera, R., Chitaukali, W. N., Elichová, M., Kubová, J., & Burda, H. (2004). Microclimatic stability in burrows of an Afrotropical solitary bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Zoology*, 263(4), 409–416.
- Šumbera, R., Mazoch, V., Patzenhauerová, H., Lövy, M., Šklíba, J., Bryja, J., & Burda, H. (2012). Burrow architecture, family composition and habitat characteristics of the largest social African mole-rat: The giant mole-rat constructs really giant burrow systems. *Acta*

Theriologica, 57(2), 121–130.

Šumbera, R., Šklíba, J., Elichová, M., Chitaukali, W. N., & Burda, H. (2008). Natural history and burrow system architecture of the silvery mole-rat from *Brachystegia* woodland. *Journal of Zoology*, 274, 77–84.

Svendsen, G. E. (1976). Structure and Location of Burrows of Yellow-Bellied Marmot. *The Southwestern Naturalist*, 20(4), 487.

Taraborelli, P., Borruel, N., Sandobal, A. J., & Giannoni, S. M. (2009). Influence of biotic and abiotic factors on the structure of burrows of the cavy *Microcavia australis*. *Mastozoología Neotropical*, 16(2), 411–421.

Thomas, H. G., Bateman, P. W., Le Comber, S. C., Bennett, N. C., Elwood, R. W., & Scantlebury, M. (2009). Burrow architecture and digging activity in the Cape dune mole rat. *Journal of Zoology*, 279(3), 277–284.

Thomas, H. G., Bateman, P. W., Scantlebury, D. M., & Bennett, N. C. (2012a). Seasonal effects on digging activity and burrow architecture in the Cape dune mole-rat, *Bathyergus suillus* (Rodentia: Bathyergidae). *African Zoology*, 47(2), 332–340.

Thomas, H. G., Bateman, P. W., Scantlebury, M., & Bennett, N. C. (2012b). Season but not sex influences burrow length and complexity in the non-sexually dimorphic solitary Cape mole-rat (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, 288, 214–221.

Thomas, H. G., Swanepoel, D., & Bennett, N. C. (2016). Burrow architecture of the Damaraland mole-rat (*Fukomys damarensis*) from South Africa. *African Zoology*, 51(1), 29–36.

Torres, M. R., Borghi, C. E., Giannoni, S. M., & Pattini, A. (2003). Portal Orientation and Architecture of Burrows in *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 84(2), 541–546.

Trovati, R. G. (2009). *Mamíferos escavadores (Dasypodidae e Echimyidae) do cerrado da região de Itirapina e seu papel em comunidades de vertebrados terrestres*. Universidade de São Paulo.

Trovati, R. G. (2015). Differentiation and characterization of burrows of two species of armadillos in the Brazilian Cerrado. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88.

- Tullberg, T. (1899). Ueber das system der nagetiere: ein phylogenetische studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientarium Upsaliensis*, 18, 1–514.
- Van Wambeke, A. (1992). *Soils of the tropics—properties and appraisal*. (A. Van Wambeke, Ed.). New York: McGraw-Hill.
- Verdolin, J. L., Lewis, K., & Slobodchikoff, C. N. (2008). Morphology of Burrow Systems: A Comparison of Gunnison's (*Cynomys gunnisoni*), White-Tailed (*C. leucurus*), Black-Tailed (*C. ludovicianus*), and Utah (*C. parvidens*) Prairie Dogs. *The Southwestern Naturalist*, 53(2), 201–207.
- Verne, J. (2018). *Viagem ao centro da terra*. Zahar.
- Verzi, D. H., Olivares, A. I., & Morgan, C. C. (2015). Phylogeny and evolutionary patterns of South American octodontoid rodents. *Acta Paleontologica Polonica*, 59(4), 757–769.
- Vieira, M. V. (1997). Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*.
- Vleck, D. (1981). Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. *Oecologia*, 49(3), 391–396.
- Vucetich, M. G., Verzi, D. H., & Tonni, E. P. (1997). Paleoclimatic implications of the presence of Clyomys (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128(1–4), 207–214.
- White, C. R. (2005). The allometry of burrow geometry. *Journal of Zoology London*, 265(4), 395–403.
- White, J. A. (2009). Summer burrows of Ord's Kangaroo rats (*Dipodomys ordii*) in Western Nebraska: Food content and structure. *Western North American Naturalist*, 69(4), 469–474.
- White, J. A., & Geluso, K. (2012). Seasonal link between food hoarding and burrow use in a nonhibernating rodent. *Journal of Mammalogy*, 93(1), 149–160.
- Wilcomb, M. J. (1954). *A study of prairie dog burrow systems and the ecology of their arthropod inhabitants in central Oklahoma*. University of Oklahoma, Norman.
- Wilson, D. E., Lacher Jr., T. E., & Mittermeier, R. A. (2016). *Handbook of the Mammals of*

the World. Vol. 6 Lagomorphs and Rodents I. Barcelona: Lynx Edicions.

Wilson, D. E., Lacher Jr., T. E., & Mittermeier, R. A. (2017). *Handbook of the Mammals of the World - Vol 7 - Rodents II.* Lynx Edicions.

Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.* (D. E. Wilson & D. M. Reeder, Eds.) (3 rd). Johns Hopkins University Press.

Wood, A. E. (1955). A Revised Classification of the Rodents. *Journal of Mammalogy*, 36(2), 165–187.

Wood, A. E. (1958). Are There Rodent Suborders ? *Systematic Zoology*, 7(4), 169–173.

Wu, S., Wu, W., Zhang, F., Ye, J., Ni, X., Sun, J., ... Organ, C. L. (2012). Molecular and Paleontological Evidence for a Post-Cretaceous Origin of Rodents. *PLoS ONE*, 7(10), e46445.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis* (4th ed.). New Jersey: Prentice-Hall.

Zielinski, W. J. (2015). When prey provide more than food: mammalian predators appropriating the refugia of their prey. *Mammal Research*, 60(4), 285–292.

Zumpt, I. (1970). The ground squirrel. *African Wildl*, 24(115–121).