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

**O comportamento de autolimpeza e seu papel na biologia de
ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae)**

FLÁVIA REGINA BUENO

Tese apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da Universidade de São Paulo,
como parte das exigências para 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

**O comportamento de autolimpeza e seu papel na biologia de
ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae)**

FLÁVIA REGINA BUENO

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

Orientador: Prof. Dr. Wilfried Klein

Ribeirão Preto - SP
2019

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.

Bueno, Flávia Regina

O papel do comportamento de autolimpeza na biologia de ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae). Ribeirão Preto, 2019.
155 p.: il. ; 30 cm

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

Orientador: Klein, Wilfried.

1. Ecofisiologia. 2. Etograma. 3. Balanço Hídrico. 4. Pelos aristiformes. 5. Ratos-de-espinho. 6. Tegumento. 7. Morfologia.

BUENO, F. R. **O comportamento de autolimpeza e seu papel na biologia de ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae).** 2019. 155 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

Aprovado 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: _____

Dedico esta tese aos meus pais e à Lola.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador, Prof. Wilfried Klein, por ter me acolhido em seu laboratório. Obrigada por toda as discussões, por ter confiado em meu trabalho e por ser um exemplo de profissional para mim.

À nossa querida colaboradora Profa. Elisabeth Spinelli (Beti). Obrigada por ter aberto as portas do LECO para mim, me apresentado aos *Trinomys*, e por todo o apoio, confiança e ensinamentos sobre os nossos queridos roedores.

À minha querida ‘amiga-irmã’ Thalita Riul Prado. Não tenho palavras para descrever tudo o que você fez por mim. Obrigada pela amizade, pelas risadas, e por ser quem você é, exemplo de dignidade e inteligência.

À queridíssima amiga Adriana Colsera, por todo o carinho, apoio e amizade.

Aos colegas de laboratório Tábata Cordeiro, Vanessa Bonfim, Vitor Rios, Diego Venturelli, Paulo Custódio, Carla Manzato, Barbara Champini e Ray de Souza. Obrigada pela amizade e pelas valiosas contribuições para a execução deste trabalho.

À querida Susie Keiko pela amizade e pelo auxílio prestado a todos nós.

À minha querida amiga Lívia Bachetti, uma das primeiras pessoas que conheci em Ribeirão Preto. Obrigada pela grande amizade e carinho.

Às minhas grandes amigas Mariana Umino e Yara Arlindo, meninas sensacionais, divertidas e exemplos de superação.

À minha querida amiga Marli Resende, minha companheira anual do EAE (rs). Agradeço por todo o apoio, amizade, e por ser essa pessoa tão gentil e alegre.

À minha amiga e colega de graduação Cristina Sousa. Obrigada pela amizade, por toda a ajuda, e por ser um exemplo de dedicação.

Aos meus queridos amigos lá da Itália, Danilo Carrozzo, Pasquale Masiello e Eleonora Ciri. Muito obrigada pelo carinho, incentivo e momentos alegres.

À todos os integrantes da Casa da Ciência de Ribeirão Preto, especialmente à Profa. Marisa Barbieri, exemplo de dedicação e perseverança.

À minha família, especialmente aos meus pais, Lourdes Bueno e Jurandir Bueno, por todo o apoio e amor incondicional.

À Renata Vicentini Del Moro, secretária do PPG-Psicobiologia, pela dedicação e auxílio dados a todos os alunos.

À Capes por fomentar a presente pesquisa e também outros trabalhos num momento tão difícil para a Ciência em nosso país.

Seremos resistência!

"Pouco conhecimento faz com que as pessoas se sintam orgulhosas.

Muito conhecimento, que se sintam humildes. É assim que as espigas sem grãos erguem desdenhosamente a cabeça para o Céu, enquanto que as cheias as baixam para a terra, sua mãe."

Leonardo da Vinci (1452-1519)

"Eu penso que poderia retornar e viver com animais, tão plácidos e autocontidos; eu paro e me ponho a observá-los longamente. Eles não se exaurem e gemem sobre a sua condição; eles não se deitam despertos no escuro e choram pelos seus pecados; eles não me deixam nauseado discutindo o seu dever perante Deus. Nenhum deles é insatisfeito, nenhum enlouquecido pela mania de possuir coisas; nenhum se ajoelha para o outro, nem para os que viveram há milhares de anos; nenhum deles é respeitável ou infeliz em todo o mundo."

Walt Whitman (1819-1892)

Resumo

BUENO, F. R. **O comportamento de autolimpeza e seu papel na biologia de ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae).** 2019. 155 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

A autolimpeza apresenta um padrão comportamental evolutivamente conservado. É realizado regularmente e pode ser empregado para diversos fins, sendo que o animal espalha saliva nos pelos, ocasionando perda de água. Na fauna silvestre brasileira há os animais conhecidos como ratos-de-espinho tais como *Trinomys yonenagae*, habitante do paleodeserto de dunas fixas da Caatinga, e *Trinomys setosus*, encontrado em ambientes méxicos de Mata Atlântica. Apesar da espécie *T. yonenagae* viver no semiárido, há a hipótese de que tenha um ancestral de ambiente florestado úmido, o que é refletido em aspectos fisiológicos, como balanço hídrico, que em muitos aspectos é semelhante às espécies de mata. Diante disso, objetivou-se estudar o papel da autolimpeza, sobretudo o efeito de estresse hídrico e de sujeira na pele sobre esse comportamento nesses dois equimídeos sul-americanos. Além disso, pelo fato dos animais usarem ações de autolimpeza para remover detritos superficiais, bem como defenderem o tegumento contra fatores biológicos, realizamos uma análise descritiva da pele e dos pelos modificados, aristiformes, presentes nesses animais. Os principais resultados alcançados por este estudo evidenciam que a arquitetura tegumentar básica encontrada em outras espécies de roedores, como o rato Wistar, também está presente nos ratos-de-espinho. Encontramos diferenças consideráveis quanto ao padrão de distribuição dos folículos pilosos, porém, os resultados referentes à espessura tegumentar dos animais mostram-se inconclusivos. Os resultados comportamentais, além de sugerirem uma possível estratégia de economia de água por *T. yonenagae*, evidenciam mudanças nos padrões de autolimpeza e atividade em *T. setosus* durante períodos de restrição hídrica. *T. setosus* também apresentou maior taxa de autolimpeza, incluindo uma categoria comportamental não relacionada à perda hídrica no tratamento utilizado para sujar os animais. As informações geradas em nosso trabalho evidenciam que a autolimpeza corporal pode ser uma importante ferramenta para o estudo das adaptações morfológicas e comportamentais dos roedores.

Palavras-chave: Ecofisiologia. Etograma. Balanço hídrico. Pelos aristiformes. Ratos-de-espinho. Tegumento. Morfologia.

Abstract

BUENO, F. R. **Grooming behavior and its role in the biology of spiny rats (Rodentia: Echimyidae).** 2019. 155 p. Thesis (PhD in Science) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

Grooming behavior represent an evolutionarily conserved behavioral pattern. It is performed regularly by species and can be used for various purposes with the animal spreading saliva on the hair, resulting in water loss. Among the many species that exist in Brazilian wildlife, there are animals known as spiny rats. Among them, *Trinomys yonenagae*, inhabitant of the sand dunes of the Caatinga, and *Trinomys setosus*, a forest dwelling species, face different selective pressures regarding water balance. Although *T. yonenagae* lives in the semi-arid region, it has been hypothesized that it possesses a humid forested ancestor, which is reflected in its physiological aspects such as water balance, being similar to forest species. Therefore, the objective of this thesis was to study the role of grooming behavior, especially the effect of water stress and dirt on the fur on this behavior in these two South American equimids. In addition, because the animals use grooming actions to remove surface debris, as well as defend their integument against biological factors, we performed a descriptive analysis of their skin and modified hairs, called aristiforms, which are present in these animals. The main results obtained by this study show that the basic integumentary architecture found in other rodent species, such as the Wistar rat, is also present in the spiny rats. We found considerable differences in the pattern of distribution of hair follicles, but the results regarding the cutaneous thickness of the animals are inconclusive. The behavioral results, besides suggesting a possible water saving strategy by *T. yonenagae*, show changes in grooming and activity patterns in *T. setosus* during periods of water restriction. *T. setosus* also showed a greater grooming rate, including a behavioral category unrelated to water loss in the treatment used to dirty the animals. The information generated in our study evidence that grooming behavior can be an important tool for studying the morphological and behavioral adaptations of rodents.

Keywords: Ecophysiology. Ethogram. Water balance. Aristiform hairs. Spiny rats. Integument. Morphology.

Lista de Figuras

Introdução Geral

Figura 1: Hipóteses sobre a origem e as rotas migratórias dos Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi).....	17
Figura 2: Indivíduo de <i>Trimomys yonenagae</i> em cativeiro.....	19

Capítulo 1

Figura 1: Comportamento de autolimpeza em canídeo e ave.....	26
Figura 2: Descrição dos movimentos de limpeza corporal de <i>Hyla sp.</i>	29
Figura 3: Representação da cadeia sintática da autolimpeza em roedores.....	40
Figura 4: Regiões cerebrais envolvidas na regulação da autolimpeza em roedores.....	43
Figura 5: Modos de limpeza corporal exibidas pelos bisões.....	48

Capítulo 2

Figura 1: Representação esquemática de uma secção transversal da pele humana.....	60
Figura 2: Representação esquemática de um corte longitudinal de um folículo piloso de cão.....	62
Figura 3: Indivíduos de <i>Trinomys setosus</i> e <i>Trinomys yonenagae</i>	66
Figura 4: Retirada da pele da região dorsal de <i>Rattus norvegicus</i>	68
Figura 5: Retirada da pele da região ventral de <i>T. yonenagae</i>	69
Figura 6: Cortes histológicos da pele da região ventral de <i>R. norvegicus</i>	70
Figura 7: Cortes histológicos da pele das regiões dorsal e ventral de <i>R. norvegicus</i>	71
Figura 8: Cortes histológicos da pele das regiões dorsal e ventral de <i>T. setosus</i>	72
Figura 9: Cortes histológicos da pele das regiões lateral ventral de <i>T. setosus</i>	73
Figura 10: Cortes histológicos da pele da região dorsal ventral de <i>T. yonenagae</i>	74
Figura 11: Cortes histológicos da pele das regiões lateral e ventral de <i>T. yonenagae</i>	75
Figura 12: Padrão de distribuição da pelagem em <i>R. norvegicus</i>	76
Figura 13: Padrão de distribuição da pelagem em <i>T. setosus</i>	76
Figura 14: Padrão de distribuição da pelagem em <i>T. yonenagae</i>	76
Figura 15: Pelos-guarda de <i>R. norvegicus</i>	77
Figura 16: Pelos-guarda de <i>T. setosus</i>	77
Figura 17: Pelos-guarda de <i>T. yonenagae</i>	78

Capítulo 3

Figura 1: Família de <i>T. setosus</i> ocupando uma das baias do biotério.....	89
Figura 2: Aquário de vidro com tampas gradeadas para filmagens.....	90
Figura 3: Porcentagem da categoria comportamental ‘Atividade’ em <i>T. setosus</i> , <i>T. yonenagae</i> e <i>R. norvegicus</i> , todos os tratamentos.....	97
Figura 4: Porcentagem da categoria comportamental ‘Repouso’ em <i>T. setosus</i> , <i>T. yonenagae</i> e <i>R. norvegicus</i> , todos os tratamentos.....	98
Figura 5: Porcentagem da categoria comportamental ‘Lavar’ em <i>T. setosus</i> , <i>T. yonenagae</i> e <i>R. norvegicus</i> , todos os tratamentos.....	98
Figura 6: Porcentagem da categoria comportamental ‘Outros’ em <i>T. setosus</i> , <i>T. yonenagae</i> e <i>R. norvegicus</i> , todos os tratamentos.....	99

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1: Áreas anatômicas envolvidas na limpeza corporal do gato doméstico.....	44
---	----

Capítulo 2

Tabela 1: Quantificação morfométrica de folículos pilosos e glândulas sebáceas em <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i> , região dorsal, aumento de 10x.....	78
Tabela 2: Quantificação morfométrica de folículos pilosos e glândulas sebáceas em <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i> , região lateral, aumento de 10x.....	79
Tabela 3: Quantificação morfométrica de folículos pilosos e glândulas sebáceas em <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i> , região ventral, aumentos de 10x 20x.....	79
Tabela 4: Medidas das espessuras da pele das regiões dorsal, ventral e lateral de <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i>	79
Tabela 5: Medidas das espessuras dos folículos pilosos, corte transversal, das regiões dorsal, ventral e lateral de <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i>	80

Capítulo 3

Tabela 1: Definição das categorias comportamentais analisadas no presente trabalho para <i>R. norvegicus</i>	92
Tabela 2: Definição das categorias comportamentais analisadas no presente trabalho para <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i>	94
Tabela 3: Médias dos valores do peso corporal (g) de em <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i> (Grupo RH).....	96
Tabela 4: Médias dos valores do peso corporal (g) de em <i>R. norvegicus</i> , <i>T. setosus</i> e <i>T. yonenagae</i> (Grupo RH +S).....	96

SUMÁRIO

Introdução Geral	14
1. Comportamento de limpeza corporal	15
1.2. Autolimpeza e roedores	16
2. A Ordem Rodentia: Infraordem Caviomorpha	16
2.1. A Família Echimyidae.....	18
2.2. A espécie <i>Trinomys yonenagae</i> (Hystricognathi, Echimyidae)	18
2.3. Ancestralidade de <i>T. yonenagae</i> : Aspectos fisiológicos e comportamentais.....	19
2.4. Balanço Hídrico em <i>T. yonenagae</i> : Estratégias fisiológicas e comportamentais para a economia de água corporal.....	20
2.5. Comportamento de autolimpeza em <i>T. yonenagae</i>	21
3. Motivações e objetivos gerais do presente estudo.....	22
Capítulo 1	24
1. Autolimpeza: Uma revisão	25
1.1. Aspectos evolutivos.....	25
1.2. Funções da autolimpeza.....	33
2. Autolimpeza em roedores: aspectos descritivos	38
2.1. Neurobiologia da autolimpeza em roedores.....	40
3. Autolimpeza em felinos	43
4. Autolimpeza em bovídeos	46
5. Limpeza corporal em primatas não-humanos	51
5.1. Implicações da limpeza social e da autolimpeza.....	51
5.2. Comportamento de catação.....	54
Capítulo 2	58
1. Caracterização morfológica e histológica do tegumento de <i>Rattus norvegicus</i> , <i>Trinomys yonenagae</i> e <i>Trinomys setosus</i>	59
1.1. Estrutura da pele	59
1.2. Pele de roedores	62
1.3. Estrutura do pelo	63
1.4. Pelos modificados: espinhos e pelos aristiformes	64
2. Objetivos específicos.....	66
3. Material e Métodos	66
3.1. Animais	66
3.2. Condições de cativeiro	67
3.3. Procedimentos cirúrgicos e processamentos histológicos	67
4. Resultados.....	69

4.1. Análises histológicas	69
4.2. Análises dos pelos	76
<i>Distribuição macroscópica dos pelos</i>	76
<i>Morfologia dos pelos</i>	77
4.3. Análises quantitativas	78
5. Discussão.....	80
Capítulo 3.....	86
1. Efeito da restrição hídrica sobre o comportamento de autolimpeza de duas espécies de <i>Trinomys</i> (Rodentia: Echimyidae)	87
2. Objetivos	87
2.1. Objetivos Gerais.....	87
2.2. Objetivos Específicos	87
3. Material e Métodos	88
3.1 Sujeitos experimentais.....	88
3.2 Condições de cativeiro	88
3.3. Registros comportamentais.....	89
3.4. Procedimentos experimentais	90
3.4.1. Condições controle (C)	90
3.4.2. Condições de restrição hídrica (RH)	90
3.4.3. Condições sujeira (S).....	90
3.4.4. Condições de restrição hídrica + sujeira (RH + S).....	91
4. Análises de dados.....	91
4.1. Análise quantitativa.....	91
4.2. Análise Estatística	91
5. Resultados	92
5.1. Etogramas	92
5.2. Massa corporal.....	95
5.2.1. Grupos restrição hídrica (RH).....	95
5.2.2. Grupos restrição hídrica + sujeira (RH + S)	96
5.3. Duração dos comportamentos.....	96
6. Discussão.....	99
Discussão Geral.....	106
Referências.....	110
Apêndices.....	129

Introdução Geral

1. Comportamento de limpeza corporal

A limpeza corporal é um padrão comportamental realizado regularmente por uma variedade de animais (HART et al., 1992) e ocupa uma parte importante no repertório de muitas espécies (SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992). Ao envolver inúmeras funções, tanto biológicas quanto sociais (MOORING et al., 2004), a limpeza corporal é considerada como uma atividade de importância primária para a sobrevivência de um animal (McFRALAND, 1987). Há notoriamente uma distinção entre o cuidado dispensado pelo animal ao seu próprio corpo, que é a autolimpeza, (*self/autogrooming*), e aqueles comportamentos decorrentes da manipulação do pelo ou pele de um indivíduo por um co-específico, que se referem à limpeza social (*allogrooming*) (IMMELMANN; BEER, 1989).

O *allogrooming* é uma forma comum de comportamento social (VAL-LAILLET et al., 2008) já observado em vários níveis de frequência em mamíferos como primatas (BARTON, 1985; DI BITETTI, 1997; MACHANDA; GILBY; WRANGHAM, 2014; ONISHI; YAMADA; NAKAMICHI, 2013; SCHINO; ALESSANDRINI, 2018), ratos (GEYER; KORNET, 1982; LAMERS, et al., 1988), felinos (SCHNEIRLA, 1963; FOX, 1975; GRAHN et al., 2013), canídeos (FOX, 1972; VAN HOOFF; WENSING, 1987), antílopes (HART; HART, 1988; 1992; HART et al., 1992), bovídeos (SNOWBALL, 1956; BENNET, 1969; HALL, 1989; SATO et al., 1993; HART, 2000; ŠÁROVÁ et al., 2016) e equídeos (CLUTTON-BROCK, 1976; CROWELL-DAVIS, 1987). Como resultado, uma variedade de funções sociais tem sido propostas para esse comportamento em animais não-humanos, incluindo: construção e manutenção de laços sociais e coesão do grupo, redução de tensão e restauração de relações após possíveis encontros agressivos (LINDBURG, 1973; MARLER, 1965; SADE, 1965; TERRY, 1970; KUTSUKAKE; CLUTTON-BROCK, 2006), bem como nepotismo (KIMURA, 1998) e formação de alianças hierárquicas de dominância (SINGH et al., 2006).

Em referência à autolimpeza, mais especificamente entre os mamíferos, estima-se que as regras de organização desse comportamento apareceram na evolução dessa linhagem entre 60 a 100 milhões de anos atrás (COLONNESE et al., 1996). Considera-se, inclusive, que suas unidades de organização podem ser compartilhadas entre os tetrápodes (SACHS, 1988), possibilitando sua origem a um ponto evolutivo ainda mais profundo. Diversos estudos evidenciam mecanismos fisiológicos envolvidos na mediação da autolimpeza. Também indicam que esse comportamento é, em parte, controlado pelo sistema nervoso central e sofre modulação hormonal (COLBERN; GISPEN, 1988;

SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992), bem como sendo uma resposta estimulante à irritação cutânea (WILLADSEN, 1980).

1.2. Autolimpeza e roedores

Diversos estudos observaram que, em algumas espécies de roedores, a limpeza corporal era executada numa ordem rígida de ações. Isso levou a autolimpeza a ser considerada como um fenótipo comportamental estereotipado (BERRIDGE et al., 1987; BERRIDGE, 1990). Em roedores, também aceita-se 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). Além do mais, existem evidências que apontam para uma função profilática desse comportamento, permitindo a remoção de possíveis ectoparasitas hematófagos (HAWLENA et al., 2007).

Nesses animais, a autolimpeza também pode ser empregada para fins de termorregulação (THIESSEN, 1988; YANASE et al., 1991; SHANAS; TERKEL, 1996), espalhando saliva nos pelos, cuja evaporação ajuda resfriar o corpo do animal, conforme demonstrado por Hainsworth (1967), em que ratos impedidos de salivar sofreram hipertermia quando expostos a temperaturas elevadas. Dados de Ritter e Epstein (1974) mostram que, na ausência de estresse térmico, 1/3 da perda de água evaporativa de linhagens albinas do rato (*Rattus norvegicus*) ocorre pela salivação, durante a autolimpeza.

2. A Ordem Rodentia: Infraordem Caviomorpha

Entre as ordens de mamíferos, Rodentia representa 2552 espécies, sendo que o número expressivo deste táxon representa cerca de 40% das espécies conhecidas de mamíferos vivos (BURGIN et al., 2018).

A ordem está dividida em subordens segundo critérios anatômicos. Considerando as diferenças no arco zigomático e no músculo masseter (WILSON; REEDER, 2005) ela é dividida em três subordens: Sciuromorpha, Myomorpha e Hystricomorpha. Neste contexto esquilos e marmotas são classificados como sciurómorfos; ratos, hamsters e camundongos como miómorfos; e os roedores sul-americanos (como cobaias, cotias, capivaras, preás, chinchilas, pacas e ratos-de-espinho) são histricómorfos. Seguindo o critério da mandíbula (angulação mandibular), Tullberg em 1899 (*apud* FRABOTTA, 2005) propôs o reconhecimento de apenas duas ordens: Sciurognathi e Hystricognathi e

mais recentemente outras denominações têm sido propostas (CARLETON; MUSSER, 2005).

Os histicognatas encontrados na América do Sul são denominados Caviomorpha (WOOD, 1985). Este é um grupo caracterizado por grande diversidade ecológica e possui representantes de tamanhos variados, desde 7 até 150 cm de comprimento cabeça-corpo (MACDONALD, 1984). Esse também é considerado o grupo de roedores mais antigos a colonizar a América do Sul, quando esse continente ainda estava isolado das Américas Central e do Norte, o que poderia explicar a presença de espécies de caviomorfos nos mais diversos ambientes sul americanos. A colonização é considerada um evento controverso há mais de 100 anos, portanto, existem várias teorias a respeito da origem dos caviomorfos neste continente (WYS, 1993; LUCKETT; HARTEMBERGUER, 1985; NOWAK, 1999) (Fig. 1):

Fig. 1. Hipóteses sobre a origem e as rotas migratórias dos Caviomorpha (Rodentia, Hystricognathi) na América do Sul, durante o Eoceno. Considera-se que os caviomorfos sejam os primeiros roedores a colonizar o continente sul-americano. A hipótese atualmente mais aceita é a origem africana dos Caviomorpha, através da rota 1. O emprego de dados moleculares sugere uma origem asiática do grupo, com posterior migração para a América do Sul via África (rotas 1 e 3). A rota 2 sugere que os caviomorfos originaram-se na Ásia e migraram pela América do Norte. A rota 4 sugere que os Caviomorpha originaram-se na Ásia e migraram para a América do Sul através da Austrália e da Antártica. Retirado de Huchon e Douzery, 2001.

Posteriormente, a diversificação do clado ocorreu durante o Mioceno (VUCETICH et al., 1993; SALLAM et al., 2009; FABRE et al., 2013), cerca de 15 milhões de anos antes da chegada das outras duas grandes linhagens de roedores, os ratos (Cricetidae) e esquilos (Sciuridae), que vieram da América do Norte em função da

consolidação do istmo do Panamá (PATTERSON; VELAZCO, 2008; LEITE et al., 2014).

2.1. A Família Echimyidae

Os Echimyidae, ou ratos-de-espinho da América do Sul, representam a maior radiação atual dos roedores Caviomorpha, com aproximadamente 23 gêneros e 90 espécies viventes. Os Echimyidae representam um excelente exemplo de evolução e radiação adaptativa, por ocupar uma variedade de nichos ecológicos, podendo ser identificados gêneros com hábito semi-fossorial (*Euryzygomatomys*, *Clyomys*), terrestre (*Trinomys*, *Proechimys*), arborícola (*Phyllomys*, *Callistomys*, *Echimys*) e semi-aquático (*Myocastor*) distribuídos ao longo de diferentes regiões neotropicais, desde áreas florestadas úmidas, como Mata Atlântica, Amazônia e Andes, até abertas e secas, como o Cerrado e a Caatinga (FABRE et al., 2016).

Entretanto, apesar da grande diversidade, pouco se sabe sobre a distribuição geográfica, história natural e evolução de vários grupos de roedores equimídeos. O histórico taxonômico da família, assim como de vários gêneros, é confuso e apesar de várias revisões importantes de grupos específicos (EMMONS; VUCETICH, 1998; LARA; PATTON, 2000; LEITE, 2003; EMMONS, 2005), ainda existem grandes lacunas de estudos sistemáticos e muitos aspectos da evolução dos equimídeos estão atualmente sob revisão (EMMONS et al., 2015).

2.2. A espécie *Trinomys yonenagae* (Hystricognathi, Echimyidae)

Na fauna silvestre brasileira há diversas espécies de ratos-de-espinho habitando ambientes xéricos, como, por exemplo, a espécie endêmica do bioma Caatinga *Trinomys yonenagae* (ROCHA, 1995) (Fig. 2). Popularmente conhecido como rabo-de-facho, é o único representante de mamíferos de pequeno porte nos campos de dunas fixas localizadas à margem oeste do rio São Francisco, BA (ROCHA, 1992; 1995).

T. yonenagae apresenta o menor porte dentre as espécies do gênero e vive em colônias (ROCHA, 1992; 1995). Pelo fato dos indivíduos viverem em um ambiente de regime de precipitação imprevisível, com secas prolongadas, sem acesso à água livre e com temperaturas ambientais elevadas (REIS, 1976; ROCHA, 1992; 1995), o estabelecimento de colônias estaria relacionado a uma diminuição de gastos com manutenção corporal (ROCHA, 1995).

Fig. 2. Indivíduo de *T. yonenagae* (rabo-de-facho) em cativeiro.
Fonte: a autora.

As dunas do rio São Francisco, onde habita *T. yonenagae*, são compostas por uma fisionomia de Caatinga seca e agrupada, com acentuado xerofitismo (abundância de cactáceas e bromeliáceas) decorrente da baixa pluviosidade. *T. yonenagae*, por sua vez, apresenta características morfofisiológicas e comportamentais convergentes com as de outros roedores de ambiente árido, como hábito fossorial, locomoção saltatorial ao invés de exclusivamente quadrupedal, coloração críptica, tamanho corpóreo pequeno e arredondado, patas posteriores longas, bula timpânica lisa e inflada e, entre outras características, uma cauda longa com um tufo de pelos na ponta, o que lhe confere seu nome popular (ROCHA, 1992, 1995; 2007; MARCOMINI, 2004). Essa última característica é importante na estabilização da locomoção bípede no substrato arenoso (ROCHA, 1992; 1995; ROCHA et al., 2007).

2.3. Ancestralidade de *T. yonenagae*: Aspectos fisiológicos e comportamentais

Hipóteses sobre a história evolutiva da Caatinga (VIVO, 1997) indicam que a espécie *T. yonenagae*, apesar de viver no semiárido, provavelmente tem um ancestral silvícola e de ampla distribuição em ambientes florestados úmidos (EMMONS, 1997; GALEWSKI et al., 2005). Esse fato se reflete em sua fisiologia, que em muitos aspectos é semelhante às espécies de mata, diferente do que seria esperado para espécies de ambientes secos (SCHMIDT-NIELSEN, 1964; SPINELLI OLIVEIRA et al., 1995).

Estudos de balanço ingestivo, alimentar e hídrico (SPINELLI OLIVEIRA et al., 1995), e de parâmetros respiratórios e metabólicos (BARROS et al., 1998) indicam que *T. yonenagae* não se diferencia marcadamente de outras espécies de *Trinomys* que habitam florestas úmidas. Tanto a espécie do semiárido como as da Mata Atlântica (*T.*

iheringi e *T. setosus*) apresentam, por exemplo, taxa de metabolismo basal mais baixa do que ratos de linhagem Wistar (BARROS et al., 1998; FABIO-BRAGA; KLEIN, 2018). Entretanto, *T. yonenagae* apresenta baixos valores de temperatura corporal, inferiores a de Wistar e *T. iheringi* (BARROS et al., 1998). A baixa taxa de metabolismo e valores baixos de temperatura corporal são considerados como adaptações importantes para a sobrevivência do rabo-de-facho na Caatinga. Além disso, para roedores habitantes de zonas áridas, a perda de água precisa ser minimizada para que haja manutenção de um balanço hídrico positivo (URISON; BUFFENSTEIN, 1994).

2.4. Balanço hídrico em *T. yonenagae*: Estratégias fisiológicas e comportamentais para a economia de água corporal

Mamíferos que habitam regiões desérticas, onde a água livre se encontra disponível apenas em raras ocasiões de chuva, enfrentam o desafio da aquisição e conservação de água (WALSBERG, 2000). Entretanto, apesar do grande estresse ecológico em zonas áridas, incluindo largas flutuações diárias e anuais de temperatura, escassez de água e imprevisibilidade de recursos alimentares, muitas espécies de roedores habitam com sucesso essas zonas (DEGEN, 1997). Para tal, esses animais devem contar com mecanismos tanto morfofisiológicos quanto comportamentais para conservar a água de forma eficiente (RIBEIRO et al., 2004).

A perda de água corporal é a soma da evaporação pulmo-cutânea, perdas fecais e urinárias de água (SCHMIDT-NIELSEN, 1964). Com relação à urina, esta é reponsável pela perda de aproximadamente um quarto de água disponível utilizada em sua formação. Em termos de quantidade, o produto da excreção mais importante é a uréia, e quanto mais concentrada a urina, menos água é utilizada (SCHMIDT-NIELSEN, 2002). Sendo assim, um dos principais caminhos para a perda de água é através da produção de urina, que pode ser minimizada por muitos roedores adaptados a ambientes áridos através da habilidade de concentrar urina ao máximo.

Com relação a essa capacidade, *T. yonenagae* não apresenta convergência com outros roedores de deserto (SPINELLI OLIVEIRA et al., 1995). Estudos de balanço alimentar mostraram que o rabo-de-facho parece ser tolerante a aumentos de concentração osmótica do sangue, já que mantém a ingestão de alimento em regime de restrição hídrica e diminui o volume de excreção de urina, evitando a perda de água (MENDES et al., 2004). Isso sugere que o fator filogenético foi mais significativo do que o ecológico na

seleção de estratégias hídricas durante a evolução de *T. yonenagae* (FAVARETTO, 2015).

Alguns roedores também podem adotar a utilização de hábitos noturnos e o uso de tocas subterrâneas durante o dia para evitar a perda de água através da pele e vias respiratórias, pois esses ambientes possuem alta umidade relativa (FREAN et al., 1998). Reconhecido como altamente social (FREITAS et al., 2003; SANTOS; LACEY, 2011), *T. yonenagae* é um roedor terrestre noturno, como a maioria dos roedores, e possui hábito fossorial, construindo e mantendo galerias relativamente profundas e extensas nas dunas, onde permanecem durante o dia (ROCHA, 1992). Outras adaptações comportamentais podem estar relacionadas à economia de água pelo rabo-de-facho. O comportamento de autolimpeza, em que o animal utiliza saliva para realizar manutenção corporal, também deve ser considerado.

2.5. Comportamento de autolimpeza em *T. yonenagae*

O comportamento de autolimpeza foi descrito para *T. yonenagae* em termos de subunidades comportamentais e latência de surgimento, que é de uma semana (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000). Além disso, um estudo da evolução do comportamento de autolimpeza em Rodentia foi feito por Malange e colaboradores, em 2013, onde se constatou que *T. yonenagae* demanda mais tempo executando a autolimpeza em regiões da face.

Também, tanto nesse estudo como em estudos comportamentais na arena e no labirinto em cruz elevado (LCE) (MANAF et al., 2003), a frequência e duração de autolimpeza em *T. yonenagae*, quando comparadas às de ratos da linhagem Wistar, mostraram-se baixas (o tempo médio de autolimpeza foi de 1,1 segundos). Valores baixos de frequência de autolimpeza também foram obtidos por Mendes (2014), em estudos preliminares do efeito desse comportamento sobre a fisiologia comportamental do animal.

Duas explicações não excludentes podem ser aventadas: 1) a baixa frequência de autolimpeza poderia ser parte das características de um animal cujo ancestral é de mata e que vive em ambientes xéricos, como uma estratégia que diminuiria a perda de água através da autolimpeza, ou 2) seria uma característica da Família, que apresenta pelos com características próprias (a pelagem é áspera devido à presença de pelos-guarda aristiformes) (REIS et al., 2006) o que possivelmente dificulta a fixação de ectoparasitas.

Atualmente *T. yonenagae* é uma das espécies mais conhecidas entre os equimídeos (ROCHA, 1992; 1995; MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000; 2009; MANAF, 2005; FREITAS et al., 2010; MIZUKAMI, 2010), e é adequada a estudos comparativos com outras espécies filogeneticamente próximas e de hábitat distinto (BARROS et al., 1998; FONSECA, 1998; MENDES, 1998; MARCONATO, 2003; MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2006; ROCHA et al., 2007; SALDANHA FILHO, 2007).

3. Motivações e objetivos gerais do presente estudo

Pelo fato da ecologia do rabo-de-facho ser muito diferente das outras espécies de *Trinomys*, considera-se importante um estudo comparativo envolvendo o comportamento de autolimpeza e a fisiologia de diferentes espécies de ratos-de-espinho para que se possa analisar e compreender padrões evolutivos e comportamentais existentes entre espécies endêmicas de roedores silvestres. Alguns comportamentos e aspectos fisiológicos já são conhecidos de *T. yonenagae*, mas ainda há muitas lacunas a serem preenchidas.

O comportamento de autolimpeza ainda não tinha sido estudado em situações de manipulação experimental do animal, e nem relacionada a aspectos de perda hídrica. Esses dados também não estavam disponíveis na literatura para a espécie-irmã de ambiente méxico, *Trinomys setosus*.

A caracterização detalhada desses aspectos relacionados à autolimpeza, comportamento relacionado à perda de água através da saliva, em duas espécies aparentadas poderá elucidar a evolução desse comportamento em ratos-de-espinho e o motivo pelo qual na espécie de *T. yonenagae* esse comportamento é muito menos frequente do que em outros roedores, como por exemplo, na linhagem Wistar.

Diante do que foi exposto, neste estudo, tivemos o objetivo de analisar o papel do comportamento de autolimpeza na biologia de *T. yonenagae* (ROCHA, 1995) e *T. setosus* (DESMAREST, 1817). Realizamos uma análise comparativa com outra espécie de roedor, *Rattus norvegicus* (BERKENHOUT, 1769). Embora o roedor da linhagem Wistar seja filogeneticamente distante das espécies silvestres, sua inclusão na pesquisa se dá pelo fato da espécie albina ser utilizada como controle, pois o comportamento de autolimpeza nesse roedor encontra-se bem descrito na literatura e o embasamento nos auxiliou como referência.

O desenvolvimento do trabalho será apresentado em capítulos distintos. No capítulo 1, será apresentada uma revisão de literatura sobre o comportamento de

autolimpeza. Objetivou-se, com essa pesquisa, reunir trabalhos científicos relevantes realizados nos últimos anos acerca da autolimpeza corporal compreendendo uma gama de grupos taxonômicos distintos (tanto vertebrados quanto invertebrados). Serão abordados determinados temas relacionados a aspectos evolutivos e funcionais desse comportamento e, especificamente, uma análise descritiva da autolimpeza foi abordada em grupos de mamíferos separadamente: roedores, felinos, bovídeos e primatas. Devido à funcionalidade e relevância da limpeza social (*allogrooming*) entre as espécies de primatas, decidimos por incluir trabalhos relacionados a esse tipo de comportamento para esse grupo.

No capítulo 2, realizamos análises histológicas de tecido epitelial das três espécies presentes no estudo. Ao isolar três regiões distintas dos animais (região dorsal, lateral e ventral), investigamos possíveis padrões de distribuição das glândulas sebáceas e realizamos contagem estereológica de estruturas de interesse. A análise morfológica da pelagem dos indivíduos (coletada das três regiões corporais já citadas) também foi realizada, bem como as medidas da espessura dos folículos e das camadas epidérmicas e dérmicas.

No capítulo 3, realizamos uma análise detalhada do etograma de *T. yonenagae* e *T. setosus* e investigamos o efeito da restrição hídrica e da sujeira sobre o comportamento de autolimpeza nessas duas espécies de roedores silvestres. Também realizamos a determinação da perda evaporativa de água associada à restrição hídrica.

Ainda, reunimos nos apêndices, a autorização da Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA-FFCLRP) para a execução da presente pesquisa, bem como uma série de gráficos referentes à limpeza corporal, ao longo dos períodos de filmagens, para cada indivíduo do estudo (todos os tratamentos).

Capítulo 1

1. Autolimpeza: Uma revisão

1.1. Aspectos evolutivos

A autolimpeza é bem descrita (EISENBERG, 1963; ROTH; ROSENBLATT, 1966; 1967) e definida como uma série de comportamentos que ocupam uma função evolutiva prioritária de cuidados dirigidos ao corpo do próprio animal, apresentando padrões estereotipados e relativamente frequentes (BERRIDGE, 1990; SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992; JAPYASSÚ et al., 2006). Berridge et al. (2005) referem-se à autolimpeza como sendo um comportamento espontâneo ocorrendo como uma transição entre fases de atividade e repouso. Presente em praticamente todos os grupos de animais (Fig. 1) (LORENZ, 1958; BOLLES, 1960; TERRY, 1970; FENTRESS, 1988; SACHS, 1988; GREER; CAPECCI, 2003), a autolimpeza parece ter um padrão comportamental antigo e evolutivamente conservado (BERRIDGE, 1990; COLONNESE et al., 1996).

Em muitas espécies de aves e mamíferos, a autolimpeza se caracteriza pelo ato de movimentar as extremidades sobre o corpo (as aves podem utilizar o bico para alisarem as penas, em um comportamento conhecido como *preening*) e também morder e lambear diversas regiões corporais, embora banhos de areia, por exemplo, também sejam outras formas comuns de autolimpeza apresentadas por esses animais (GRISWOLD; BORCHELT, 1977; SACHS, 1988; WAITE et al., 2012).

Artrópodes também empregam estratégias generalizadas na autolimpeza, sendo que para muitas espécies de insetos, este comportamento se define como o conjunto de atos estereotipados que envolvem o esfregar de pernas entre si e com outras partes corporais (CROMBERG, 1995; BASIBUYUK; QUICKE, 1999). Crustáceos, por sua vez, realizam a *raspagem* e *escovação* de sua superfície corporal a partir dos maxilípedes, apêndices torácicos compostos por cerdas ultra-estruturalmente complexas (BAUER, 1989). Em aracnídeos, autolimpeza de algumas aranhas caranguejeiras foi descrita como o ato de elevar as pernas até as quelíceras e aguilhões e, enquanto estas estruturas as seguram, ocorre a fricção destes segmentos. Ocorre também a movimentação dos palpos para cima e para baixo, alternadamente. Esses animais também podem, assim como os insetos, esfregar o tarso ou metatarso em diversas regiões corporais, como o cefalotórax ou abdome (HUFFENBAECHER, 2009).

Fig. 1. O comportamento de autolimpeza está presente em diversos grupos dentro de Amniota. A figura representa uma das subunidades estereotipadas deste comportamento: ‘coçar’ corresponde ao padrão conhecido na literatura por *scratch* e é expresso de forma semelhante, por exemplo, em canídeos e aves. Retirado de Lorenz, 1958.

Enquanto a autolimpeza tem sido extensivamente estudada em primatas, roedores, aves e insetos, outros táxons, como répteis, anfíbios, peixes e artrópodes (não-insetos) têm recebido menor atenção (SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992).

O negligenciamento pode estar envolvido com diversas razões. Os répteis, por exemplo, podem não ter desenvolvido o comportamento de autolimpeza tão elaborado quanto aquele encontrado em aves e mamíferos devido a diferenças na própria pele. Pelos e penas podem exigir maior manutenção quando comparados às escamas dos répteis (CUNNINGHAM; BURGHARDT, 1999) e, além disso, Russel e Rosenberg (1981) sugeriram que a pele dos répteis viventes é geralmente menos propensa a se sujar do que os elementos tegumentares típicos encontrados nos endotérmicos.

Há outros fatores que potencialmente contribuem para que haja um número menor de relatos de autolimpeza em répteis, o que inclui restrições metabólicas sobre a frequência geral de traços comportamentais (BURGHARDT, 1988). Também, particularmente em serpentes, a falta de membros e a especialização sensorial da língua para quimiorrecepção pode limitar a conspicuidade da autolimpeza por observadores. Duas formas de comportamento dirigidas às superfícies corporais foram descritas em serpentes, “polimento” (*polishing*) e “fricção da cabeça” (*head rubbing*), sendo que a primeira se refere a um comportamento peculiar de dois gêneros de colubrídeos africanos (*Psammophis* e *Malpolon*), que aplicam secreções das glândulas nasais em sua superfície ventral (DUNSON et al., 1978; STEEHOUDER, 1984). Dunson e seus colaboradores (1978) examinaram a composição química da secreção da glândula nasal desses animais

e os resultados foram capazes de fornecer uma descrição minuciosa relacionada ao comportamento. Pelo fato das secreções conterem ácidos graxos de cadeia longa, a função proposta do comportamento de polimento foi a de reduzir a perda de água dérmica. Esse fato levou Cunningham e Burghardt (1999) a indagarem sobre o fato de que esse comportamento poderia ser considerado autolimpeza segundo seus critérios, pois, embora o polimento seja dirigido à superfície corporal, envolve a aplicação e não a remoção de substâncias. A outra categoria comportamental descrita, fricção, é considerada importante e multifuncional em serpentes, já que o uso da cabeça como um apêndice no lugar dos membros e do uso “típico” da língua parece ser bem difundido nesses répteis. De fato, o emprego da cabeça é uma das poucas opções disponíveis a essas criaturas para a realização de atividades que vão desde o forrageamento à remoção de substâncias problemáticas (CUNNINGHAM; BURGHARDT, 1999).

Em outros representantes da Ordem Squamata, como os lagartos, também encontramos poucos estudos detalhando a autolimpeza. Em suas observações, Greer (1985) relatou que lagartos pertencentes ao gênero *Xantusia*, os quais não possuem, assim como as serpentes, pálpebras móveis, frequentemente passam a língua sobre seus olhos ou escamas labiais. Sendo um comportamento taxonomicamente limitado e derivado em lagartos, presumivelmente funciona para impedir a obstrução da visão. Mecanismos alternativos de manutenção do próprio corpo também são encontrados em lagartixas. Os apêndices desse animal não são capazes de alcançar todos os locais de seu corpo e, portanto, a limpeza por meios mecânicos pode não ser totalmente eficaz (WATSON et al., 2015). As patas desses animais sempre atraíram a atenção de pesquisadores devido às suas notáveis propriedades adesivas, entretanto, pouca atenção tem sido dedicada ao estudo de outras regiões do corpo desses pequenos lagartos (WATSON et al., 2015). Esse cenário começou a mudar quando, despretensiosamente, pesquisadores não descobriram algum mecanismo de autolimpeza em si (autolimpeza ativa), mas, ao invés disso, perceberam que a lagartixa *Lucasium sp.* tem uma pele autolimpante. Mesmo que a pele do animal seja relativamente fina, uma das funções mais importantes é a ação da barreira protetora contra uma variedade de contaminantes ambientais (WATSON et al., 2015). Conforme verificado por Watson et al. (2015), a pele dos animais é coberta por pequenas escamas em forma de cúpula, sendo que pelos microscópicos existentes no topo retém partículas de água. As gotículas se juntam e eventualmente “rolam” pelo corpo do animal quando, ao longo do caminho, captam sujeira e poeira. Posteriormente, quando as gotículas ficam grandes o suficiente, a água suja se desprende.

Outros organismos, como insetos, também possuem matrizes de pelos em sua cutícula, porém em uma ordem de grandeza menor que a encontrada nas lagartixas. Nesse caso, uma das principais funções dos pelos dos insetos é a resistência a molhar ao contrário da autolimpeza de contaminantes sólidos e líquidos (GAO; JIANG, 2004; WATSON et al., 2010). Além das propriedades hidrofóbicas e a arquitetura da pele das lagartixas limitarem o contato com os sólidos e facilitarem sua remoção, outro aspecto importante a ser considerado é a ação antibacteriana provocada a partir dessas interações, já que uma pele livre de água em sua superfície é capaz de inibir o crescimento de muitos micro-organismos (WATSON et al., 2015).

Enquanto alguns répteis contam com mecanismos relacionados à autolimpeza passiva, os anfíbios podem utilizar a autolimpeza corporal como parte de suas estratégias comportamentais especializadas em reduzir a desidratação (BARBEAU; LILLYWHITE, 2005). Uma dessas estratégias é a que confere resistência à perda de água evaporativa através de secreções lipídicas de glândulas cutâneas (TOLEDO; JARED, 1993). Diversas espécies de pererecas do gênero *Phyllomedusa* (habitantes das Américas do Sul e Central) ou rãs do gênero *Hyla*, por exemplo, secretam lipídios e os espalham pelo corpo através de complexos e estereotipados movimentos de autolimpeza¹ (BARBEAU; LILLYWHITE, 2005). Foi observado que os animais exibem o comportamento após serem manipulados e todos os membros estão envolvidos na limpeza metódica de todo o corpo (Fig.2). A barreira lipídica formada e a consequente impermeabilidade são eficazes contra a perda de água (BLAYLOCK et al., 1976; CHRISTIAN et al., 1988) e, após esse comportamento, a superfície da pele permanece hidrofóbica até ser novamente perturbada (BARBEAU; LILLYWHITE, 2005).

Outro anuro, o sapo de árvore indiano *Polypedates maculatus*, apresenta movimentos de autolimpeza que também envolvem secreções lipídicas. Essas secreções, no entanto, promovem uma menor redução da perda de água evaporativa que aquela de *Phyllomedusa* ou de outras espécies. Isso sugere que os comportamentos de autolimpeza podem ter evoluído na ausência de tais secreções e que possivelmente serviram para outras funções, como a remoção de detritos e termorregulação (LILLYWHITE, 1971; LILLYWHITE; LICHT, 1974; BARBEAU; LILLYWHITE, 2005). Além do mais, padrões desse comportamento são mais difundidos, com pequenas variações, entre as

¹ Embora os mecanismos envolvam depósito de substâncias lipídicas, os autores consideram o comportamento descrito como autolimpeza.

espécies arbóreas ou xerofílicas. Embora muitos anfíbios ocuparem ambientes mésicos, habitam microambientes sujeitos a mudanças sazonais ou aridez (BLAYLOCK et al., 1976; LILLYWHITE et al., 1997; LILLYWHITE; MITTAL, 1999).

Fig. 2. Descrição dos movimentos de limpeza corporal de *Hyla* sp. (rãs da Flórida). (A) Início da limpeza da cabeça pelos membros anteriores. (B) Fim da limpeza da cabeça progredindo sobre a órbita do olho (os olhos se fecham momentaneamente). (C) Limpeza da região dorsal pelos membros posteriores. (D) Após se limparem, a maioria dos anuros exibem uma postura de conservação de água. As setas indicam a direção do movimento de limpeza. Retirado de Barbeau e Lillywhite, 2005.

Os peixes, que não possuem membros adaptados para realizar autolimpeza tampouco flexibilidade suficiente para realizar movimentos com a boca sobre a superfície corpórea, podem mover o corpo sobre rochas, galhos ou areia, realizando muitas das mesmas funções do banho de areia em aves e mamíferos. Seguramente, outros grupos apresentam outros padrões que servem à função de limpeza, mas podem não ser prontamente reconhecidas como tal (SACHS, 1988).

Há muitos indícios de que a autolimpeza representa um tipo de comportamento não aprendido nem alterado por aprendizagem (KONORSKI, 1967; SHETTLEWORTH, 1972; ANNABLE; WEARDEN, 1979) e estudos realizados por Fentress (1973) indicam

o caráter herdado deste comportamento. Camundongos recém-nascidos tiveram uma ou duas de suas patas dianteiras amputadas e mesmo já adultos, os animais apresentavam os mesmos movimentos característicos de autolimpeza observados em camundongos normais, agindo como se ainda tivessem todos os seus membros anteriores. Além disso, tanto os animais controle quanto os operados mostraram um aumento progressivo da autolimpeza durante a terceira semana após o nascimento. Esse estudo mostrou que o desenvolvimento pós-natal da limpeza facial não depende do contato normal entre patas, face e língua e a integração dos movimentos é semelhante tanto nos animais intactos quanto nos mutilados, que fazem a limpeza no "vazio" (BUSSAB, 1995). Ainda, segundo Bussab (1995), isso sugere predominância de controle endógeno (ou central) sobre o periférico, sendo que apenas duas diferenças sugeriram alguma interação com mecanismos periféricos. A primeira se refere à sequência de limpeza observada entre os animais amputados. Estes animais, privados do contato normal entre as patas dianteiras e a língua durante a limpeza da face, costumavam introduzir, interromper ou concluir as sequências comportamentais com períodos em que lambiam o chão e os lados da gaiola ou até mesmo outro indivíduo. Este comportamento representa, então, uma forma de ajuste como consequência das lesões (FENTRESS, 1973). A segunda diferença diz respeito ao dobramento exagerado dos ombros exibido pelos animais amputados durante a limpeza no vazio. Esta postura exagerada foi vista como se os animais estivessem tentando alcançar a face com os tocos dos membros. Além disso, os camundongos amputados ocasionalmente apresentavam uma postura mais horizontal ao lambem os membros superiores quando comparados aos animais normais (FENTRESS, 1973).

O caráter estereotipado da autolimpeza também é demonstrado por outros grupos, como insetos (WILSON, 1962; THELEN; FARISH, 1977; TURILLAZZI; ZAPPONI, 1982), e comportamentos semelhantes aos descritos acima foram encontrados equitativamente nesses animais. Coleópteros, dípteros, grilos e mantídeos, que também tiveram pernas amputadas, realizavam movimentos característicos de autolimpeza da mesma maneira que animais que possuíam todos os membros (VALENTINE, 1973; ZACK, 1978; BUSSAB, 1980; HONEGER et al., 1979 *apud* BASIBUYUK; QUICKE, 1999). Em um trabalho desenvolvido por Bussab (1980), moscas recém-nascidas que tiveram uma das patas anteriores amputadas também fazem, com a pata contralateral restante, uma limpeza no vazio, embora não seja uma reprodução rígida do correspondente realizado pelo animal intacto. De qualquer modo, o animal manifesta uma estratégia de limpeza corporal que independe de experiência específica e ocorre, aos

poucos, substituição progressiva da limpeza no vazio por um outro padrão que produz resultados semelhantes ao daquele agora impedido pela mutilação. Foram verificadas alterações dos padrões de moscas intactas em condições variadas e, no caso do impedimento de algumas limpezas por mutilação, registradas categorias substitutivas não encontradas, por exemplo, nos camundongos do estudo de Fentress (1973). Designam-se como substitutivos aqueles padrões que, de algum modo, produzem consequências semelhantes às do padrão impedido pela alteração. Nestes casos, as limpezas corporais podem contar com a participação de apêndices de limpeza que não são normalmente utilizados em outras circunstâncias ou podem ser constituídas por alterações de padrões que já têm correspondentes no repertório do animal intacto (BUSSAB, 1980; 1995).

Estudos de Ribeiro e Fernandes (1976) e Bussab (1980) verificaram que moscas sem uma pata anterior apresentam, com o tempo, uma diminuição específica das limpezas da pata anterior restante no vazio e um aumento das categorias substitutivas pela mediana correspondente, sendo que esta substituição se instaura gradativamente. Na falta de uma pata posterior não há substituição tão completa, embora ocorram mudanças com as mesmas tendências. Resultados semelhantes aos descritos foram encontrados em algumas espécies de grilos que, ao terem as pernas dianteiras amputadas, ocasionalmente usam as pernas do meio ou as posteriores para limpar a cabeça, que é normalmente uma função da perna anterior (HONEGGER et al., 1979).

O fato de tanto vertebrados quanto invertebrados exibirem a autolimpeza revela a importância deste comportamento (QUADROS, 2008) e, apesar do conservadorismo evolutivo, as unidades de limpeza e sua organização sequencial são bastante fixas e mostram variabilidade interespecífica suficiente para ser potencialmente informativas e utilizadas em estudos filogenéticos (DAWKINS; DAWKINS, 1976; BERRIDGE, 1990; BUSSAB, 1992; BURSTEN et al., 2000; JAPYASSÚ et al., 2006). Um dos primeiros trabalhos que permitiu a inferência sobre o uso da autolimpeza para reconstrução filogenética, embora não muito aprofundada, foi o de Farish (1972). Seu estudo é particularmente interessante, pois, apesar de não tratar sobre sequências de autolimpeza em si, foi o que justamente ele procurou. Ao propor que a autolimpeza de insetos (Insecta: Hymenoptera) fosse usada para reconstrução filogenética do grupo, elaborou 17 categorias comportamentais baseadas em áreas do corpo dos animais que eram focadas durante os surtos de limpeza. Posteriormente, tanto Lipps (1973) quanto Dawkins e Dawkins (1976) e Bussab (1982) estudaram a autolimpeza de espécies de *Drosophila* por uma perspectiva sequencial. Ambos confirmaram o padrão básico da estereotípia, a qual

apresenta variações na presença ou ausência de determinados movimentos. Os estudos também abordam que a autolimpeza corporal pode ajudar na localização filogenética de algumas espécies problemáticas do gênero. Em espécies próximas, as diferenças nos padrões de autolimpeza são consideradas mínimas (Bussab, 1982) e, além disso, o trabalho de Dawkins e Dawkins (1976) propõe inclusive que as sequências comportamentais de autolimpeza podem ser previstas em termos de probabilidade de ocorrência, o que consequentemente demonstra sua relevância como estruturas fixas.

Anos mais tarde, Basibuyuk e Quicke (1999) utilizaram caracteres baseados na autolimpeza para estudar a evolução deste comportamento em himenópteros e encontraram sinal filogenético que poderia ser utilizado como fontes de informações para determinar a história evolutiva também dentro desse grupo.

Similarmente, a ideia geral da autolimpeza ser uma boa ferramenta para a estimativa de relações de parentesco também foi corroborada em outro trabalho de reconstrução filogenética, desta vez com aranhas da família Araneidae. Coddington e Scharff (1997) constataram, inclusive, que os caracteres comportamentais apresentaram maior consistência do que os morfológicos, evidenciando que o comportamento pode ser qualitativamente superior a outras bases de dados. Constatações similares foram apresentadas por Huffenbaeher (2009) em seu trabalho com autolimpeza de aranhas (Mygalomorphae). A manutenção das categorias apresentadas em Famílias que divergiram há milhões de anos pode indicar um alto valor adaptativo das mesmas e, a partir dos resultados obtidos, a autolimpeza foi sugerida como uma boa fonte de dados para análises filogenéticas.

Do mesmo modo que os estudos já citados, a autolimpeza foi utilizada para propor uma filogenia de grupos de aves e mamíferos. Alberts (1996) realizou uma construção filogenética baseada na autolimpeza de felinos, mais precisamente, na autolimpeza facial desses animais. Utilizando rotas comportamentais, que foram obtidas usando o algoritmo DITREE (SATO, 1984), obteve-se um único cladograma e não foi encontrada nenhuma politomia entre os sete táxons utilizados. O resultado demonstra forte homologia e estabilidade dos caracteres, o que indica que o comportamento de autolimpeza facial evoluiu de uma maneira tão harmoniosa quanto as características morfológicas e moleculares neste grupo.

Sequências de autolimpeza também foram usadas para análises filogenéticas de grupos mais conflitantes, e, apesar dos problemas relativos aos táxons pouco esclarecedores dentro dos falconiformes, Quadros (2002; 2008) obteve um cladograma

que apresentou bons escores no teste *bootstrap*. Os resultados corroboraram, inclusive, outros estudos elaborados a partir de outras fontes de caracteres (QUADROS, 2008).

Outros trabalhos (YOUNG et al., 1991; BRESSERS et al., 1995; LUQUE-LARENA et al., 2002; WOLFF et al., 2002; FERKIN et al., 2007) demonstraram a importância da autolimpeza e padrões de exibição muito próximos em roedores de diversas espécies. Portanto, este é um comportamento que também pode ser utilizado para reconstrução filogenética nesses animais. Malange et al. (2013), ao estudarem as relações filogenéticas complexas de Rodentia sob uma perspectiva comportamental, confirmaram a monofilia do grupo, a qual já havia sido apoiada por estudos morfológicos e moleculares anteriores (MARTIGNETTI; BROSIUS, 1993; REYES et al., 2000; 2004; LIN et al., 2002; ROWE; HONEYCUTT, 2002; CARLETON; MUSSER, 2005; POUX et al., 2006; FABRE et al., 2012). Outro estudo envolvendo relações de parentesco entre mamíferos foi o de Bueno (2014), cujo objetivo foi construir uma filogenia das principais famílias de carnívoros caniformes usando o comportamento de autolimpeza como caráter. Embora uma grande politomia tenha sido encontrada para os terminais utilizados, excetuando-se os representantes dos grupos externos, relações com grande sustentação em verificações de *bootstrap* e *jackknife* foram apresentadas pelo grupo. Os resultados obtidos indicam que o grupo dos Caniformia é realmente problemático. De fato, as inúmeras tentativas de se estabelecer o exato relacionamento entre as espécies de carnívoros com base numa variedade de estudos, mesmo moleculares, têm sido desafiadoras. Sendo assim, devemos considerar que o comportamento apresenta, assim como outras fontes biológicas, limitações (BUENO, 2014).

Como relatado por Malange et al. (2013), o fato que foi confirmado no presente trabalho, e que se estende aos demais, é a complexidade de se estudar sequências comportamentais, sendo que o maior desafio está no ato de extraí-las. Pesquisas com animais envolvem tempo longo para que haja a construção e interpretação do catálogo de comportamentos. Além disso, a morfologia muito variada de grupos de estudo pode ocasionar situações em que nem todo o grupo partilhe das mesmas categorias comportamentais (BUENO, 2014).

1.2. Funções da autolimpeza

Conforme já exemplificado, a autolimpeza está presente em uma variedade de táxons e seguramente exerce funções adaptativas (MALANGE et al., 2013). Provavelmente uma de suas principais funções é, de fato, a limpeza corporal; porém,

estudos indicam que mesmo um animal estando completamente limpo não há uma diminuição na taxa de exibição deste comportamento; se o animal estiver sujo, há apenas um pequeno aumento nesta taxa (GEYER; KORNET, 1982).

Em insetos, a autolimpeza pode apresentar diversas outras funções. Connolly (1968) sugere que em *Drosophila* ela pode favorecer o aumento da distância entre indivíduos em aglomerações, diminuindo os riscos de um contato acidental nestas situações; Cunha (1980) sugere que em *Nylanderia fulva*, uma espécie de formiga originária da América do Sul (popularmente conhecida como “formiga louca” devido aos seus movimentos rápidos e imprevisíveis), a autolimpeza teria função de manutenção dos órgãos sensoriais (antenas) para reconhecimento de um ambiente não-familiar. Pflumm (1970, *apud* CROMBERG, 1995) percebeu o aparecimento deste comportamento como reação a situações de conflito em *Apis mellifera*; em moscas domésticas, Golenda e Forgash (1986, *apud* CROMBERG, 1995) e Sustare (1978) sugerem que este comportamento desempenha apenas função de manutenção corporal.

Em Famílias de caranguejeiras da Subordem Mygalomorphae, são sugeridas algumas funções para a autolimpeza, como limpeza de estruturas sensoriais e/ou proteção contra parasitas. A constatação de que a autolimpeza é direcionada para segmentos ricos em órgãos sensoriais pode indicar a importante função deste comportamento, pois a aranha o realiza quando se encontra em um lugar desconhecido. Isso é responsável por aumentar a percepção do meio, contribuindo para que o animal aumente sua percepção em relação a possíveis presas ou predadores ou a parceiros sexuais, aumentando, desta forma, sua capacidade de sobrevivência (HUFFENBAECKER, 2009).

Em aves, o *preening* constitui a primeira linha de defesa contra ectoparasitas (CLAYTON et al., 2010). Como auxílio, a maioria das aves possui a glândula uropigial, que secreta um óleo rico em ceras, ácidos graxos e água. Os animais espalham esse óleo por toda a plumagem enquanto apresentam esse comportamento e, além da função de deter os ectoparasitas, essa substância é responsável por manter a flexibilidade da plumagem (JACOB; ZISWILER, 1982; POULSEN, 1994; CLAYTON et al., 2010). É considerada uma atividade energeticamente cara (GOLDSTEIN, 1988; CROLL; McLAREN, 1993) e, além disso, o tempo e a energia dedicados a ela podem interferir (prejudicar) outros comportamentos, como os relacionados à alimentação e vigilância (REDPATH, 1988). Waite et al. (2012) observaram que pombos cativos, infestados de moscas, gastam mais do que duas vezes mais tempo realizando autolimpeza (23,5%) do que pombos não infestados (11,2%). Portanto, a fim de ser eficaz contra ectoparasitas (os

quais incluem uma extensa variedade, como ácaros, carrapatos e pulgas) enquanto limita seu custo energético, o *preening* deve ser, sem dúvidas, uma defesa imbatível (TOLLRIAN; HARVELL, 1999; ATKINSON et al., 2008). Estudos comparativos sugerem, inclusive, que algumas espécies de aves inspecionam visualmente sua plumagem enquanto removem ectoparasitas que são visualmente coloridos a elas, potencializando a eficiência desse tipo de limpeza corporal (BUSH et al., 2010).

Outra função do *preening* nesses animais é a de limpar e endireitar suas penas para que mantenham sua forma e elasticidade, além de conectar as bárbulas das penas de voo (BUSH; CLAYTON, 2018). A importância desse comportamento é ilustrado por trabalhos recentes, os quais demonstram que a morfologia do bico pode ter evoluído especificamente para aumentar sua eficácia no controle de parasitas que os recursos (CLAYTON; WALTHER, 2001; CLAYTON et al., 2005). Animais que possuem longos bicos, como os tucanos, parecem desempenhar essa categoria de autolimpeza de uma forma menos eficiente do que aves com bicos mais curtos, porém, compensam essa situação ao apresentarem o *scratch* em maior intensidade (CLAYTON; COTGREAVE, 1994). Aliás, as aves comumente apresentam esse comportamento para alcançar regiões que não podem ser afetadas pelo *preening*, como a cabeça (BUSH; CLAYTON, 2018).

Nos mamíferos, a autolimpeza está relacionada a funções óbvias como remoção de ectoparasitas ou sujeira (GEYER; KORNET, 1982; HART, 1990; ECKSTEIN; HART, 2000; KAKUMA et al., 2003; HAWLENA et al., 2007) e controle bacteriano pela saliva na cicatrização de feridas (SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992; FERKIN et al., 1996; KOHARI et al., 2009), mas também a funções presumivelmente derivadas, como termorregulação (SHANAS; TERKEL, 1996) e até comunicação social (FERKIN et al., 1996; 2001; WOLFF et al., 2002) ou a defesa ritualizada de território (BURSTEN et al., 2000).

As observações que levaram a autolimpeza corporal, executada numa ordem rígida de ações, a ser considerada como um fenótipo comportamental estereotipado provém de estudos com algumas espécies de roedores (BERRIDGE et al., 1987; BERRIDGE, 1990). Nesses animais, a autolimpeza pode ser empregada para espalhar feromônios na pelagem (HAINSWORTH; STRICKER, 1970; MORRISON; LUDVIGSON, 1970; ROBERTS et al., 1974; MELCER; TIMBERLAKE, 1985; BATSELL et al., 1990) e também para fins (essenciais) de termorregulação (THIESSEN, 1988; YANASE et al., 1991; SHANAS; TERKEL, 1996), espalhando água da saliva nos pelos, cuja evaporação ajuda resfriar o corpo do animal.

Em um estudo realizado com esquilos-da-Mongólia (*Meriones unguiculatus*), verificou-se que, ao lambem o pelo durante o ato de autolimpeza, a língua do animal mistura saliva a pigmentos de lipídeos secretados pela glândula de Harder. Nos dias de baixa temperatura, essa mistura isola a umidade e escurece o pelame, aumentando a radiação e tornando-se eficaz no aumento da temperatura corporal. Em épocas de temperaturas mais altas, a mesma glândula é reprimida, reduzindo o lipídeo da pelagem e a saliva resfria o corpo do animal ao produzir um arrefecimento evaporativo (THIESSEN et al., 1977). Também, dados de Ritter e Epstein (1974) mostram que, na ausência de estresse térmico, 30% da perda de água evaporativa de linhagens albinas do rato (*Rattus norvegicus*) ocorre pela salivação, durante a autolimpeza e, conforme demonstrado por Hainsworth (1967), ratos impedidos de salivar sofreram hipertermia quando expostos a temperaturas elevadas.

Outra função relevante exercida pela autolimpeza em roedores é a da remoção de ectoparasitas. É bem conhecido que esses organismos exercem um efeito mais forte em mamíferos menores, uma condição conhecida como “princípio do tamanho corporal” (HART et al., 1992; MOORING et al., 2000). A razão por trás deste princípio é que mamíferos menores são mais afetados por ectoparasitas devido a sua maior relação superfície/volume, uma condição que deve ter sido selecionada para uma maior eficácia na remoção desses animais indesejados (MOORING et al., 2004). Essa condição também os protege, certamente, de sustentar uma maior perda de volume sanguíneo (MOORING; HART, 1997). Consequentemente, a carga parasitária aumentada, devido ao tamanho reduzido dos roedores, também pode selecionar padrões de limpeza mais eficientes. Outras espécies, como gatos domésticos (*Felis silvestris catus*) e coelhos (*Oryctolagus cuniculus*), por exemplo, realizam a autolimpeza corporal em surtos comportamentais separados, enquanto os roedores fazem sequências completas de higiene, envolvendo tanto a cabeça como o restante do corpo (MALANGE et al., 2013). Isso quer dizer que gatos e coelhos realizam autolimpeza alternando as partes corporais, frequentemente mostrando longas pausas entre as sequências, enquanto que, em roedores observamos sequências completas e ininterruptas (MALANGE et al., 2013). As sessões comportamentais de autolimpeza dos roedores (começando na cabeça e terminando no tronco) podem ser de fato mais eficazes, pois são capazes de reduzir as chances de infestações cruzadas (HART et al., 1992; MOORING et al., 2004), onde, logo após a limpeza na cabeça, parasitas do tronco poderiam, por exemplo, reinfectá-la. Essa condição seria então particularmente comum em mamíferos menores, pois, conforme

discutido por Malange et al. (2013), ectoparasitas (como carrapatos) poderiam encontrar um caminho para áreas não infectadas, recentemente limpas. Desta maneira, encontramos pressões seletivas para que a autolimpeza seja realizada de uma maneira contínua nos pequenos animais, além de um aprimoramento evolutivo responsável por uma maior frequência de autolimpeza nos mamíferos de menor porte, visando aumentar a eficiência de se livrarem dos parasitas (HART et al., 1992; MOORING et al., 2004; MALANGE et al., 2013).

A autolimpeza também pode funcionar como uma reação a estímulos inesperados geradores de estresse ou ansiedade em roedores (JOLLES et al., 1979; KAMETANI, 1988), embora alguns dados indiquem, no entanto, que estresse ou ansiedade em animais não se traduz necessariamente em aumento da atividade de limpeza corporal (KALUEFF; TUOHIMAA, 2005; BOCCALON et al., 2006; BOUWKNECHT et al., 2007). Contudo, há muito tempo sabe-se que a autolimpeza nos roedores pode, geralmente, apresentar sua taxa aumentada em duas situações opostas: de baixa e alta tensão (KATZ; ROTH, 1979; KALUEFF, 2002), representando, segundo alguns autores, um típico caso de comportamento deslocado² (*displacement behavior*) (FILE et al., 1988; KALUEFF; TUOHIMAA, 2005; LEPPANEN et al., 2006). Estresse leve, como exposição a novos ambientes, tem sido conhecido por induzir autolimpeza em ratos (MOODY et al., 1988; VAN ERP et al., 1994; EGUIBAR; MOYAHU, 1997; ESCORIHUELA et al., 1999), sendo que o comportamento ocorre de uma forma espontânea e relaxada envolvendo lambidas das patas, cauda e genitais. Correntemente, contudo, a autolimpeza induzida por condições de alto estresse é etologicamente diferente e ocorre de uma forma rígida e estereotipada, com movimentos rápidos e sequência usualmente demarcada (FENTRESS, 1977; MOYAHU; VALENCIA, 2002; KALUEFF; TUOHIMAA, 2004). Além disso, várias manipulações (incluindo lesões cerebrais, drogas psicotrópicas e mutações genéticas) são capazes de alterar a microestrutura da autolimpeza (KALUEFF et al., 2007), muitas vezes sem afetar a quantidade cumulativa de limpeza do comportamento (KALUEFF; TUOHIMAA, 2005).

Conjuntamente, entre a multiplicidade de funções da autolimpeza, seu papel como resposta à irritação dolorosa é de particular importância às pesquisas experimentais da dor (VOS et al., 1988). Estudos etológicos descreveram que os padrões de autolimpeza

² O *comportamento deslocado* é definido por como um padrão comportamental sem relevância para a circunstância em que o animal se encontra (McFarland, 1966; Wilson, 1975)

apresentados durante irritação localizada ou estimulação dolorosa apresentam diferente organização daquela relacionada com a manutenção da pelagem, termorregulação, sinalização social ou redução da excitação (VOS et al., 1988). A limpeza corporal realizada pelo rato-canguru (*Dipodomys merriami*), quando não está relacionada a qualquer irritação dolorosa, consiste em episódios prolongados de atenção e cuidado para com a pelagem (Griswold et al., 1977). O comportamento apresenta um padrão altamente organizado e completo: há uma progressão rostrocaudal da autolimpeza com sequências estereotipadas e simétricas, sendo que as mesmas observações foram descritas em estudos posteriores com roedores (RICHMOND; SACHS, 1980; GIPSEN; ISAACSON, 1981; BERRIDGE; FENTRESS, 1987).

Contrastando com a autolimpeza prolongada e completa observada em situações “normais”, a irritação moderada a intensa de uma região específica do corpo (por exemplo, esfregando alguma substância, como óleo, na pele), a irritação causada por fatores biológicos (por exemplo, ectoparasitas) e a irritação causada por objetos que danificam a pele (por exemplo, lascas) provocam episódios curtos de autolimpeza, sempre direcionada à área do corpo irritada ou dolorida (GRISWOLD et al., 1977; COHEN; PRICE, 1979). Nestes casos, as ações de autolimpeza parecem ter como objetivo remover a causa da dor. Outros cuidados direcionados, como lambe, mordiscar ou acariciar a região afetada também foram observadas após estimulação térmica da superfície plantar das patas (HARGREAVES et al., 1988) ou inflamações induzidas nas patas (DUBUISSON & DENNIS, 1977) ou na face (CLAVELOU et al., 1989).

2. Autolimpeza em roedores: aspectos descritivos

Muitos estudos têm mostrado que as unidades de autolimpeza estão presentes em diferentes espécies de roedores (STEINER, 1973; BORCHELT et al., 1976; LACHER JR., 1981; RANDALL, 1981; GEYER; KORNET, 1982; CHOU et al., 1985; MESSIAS, 1995; SHANAS; TERKEL, 1996; BURSTEN et al., 2000; MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000; SABATINI; COSTA, 2001; STOPKA; GRACIASOVÁ, 2001), e parece que já eram presentes há mais de 50 milhões de anos, antes da separação entre roedores altriciais e precociais (COLONNESE et al., 1996). As subunidades desse comportamento, descritas para *Rattus norvegicus* (linhagem Wistar), são antigas. Segundo a terminologia de Grant, Mackintosh e Draper (*apud* Silverman, 1978), encontramos: (1) lavar (*wash*); definido como a alternância entre lambe as patas

dianteiras e passá-las sobre a parte lateral da cabeça, (2) pentear (*groom*); definido como lambar e pentear os pelos dos flancos, patas posteriores, abdômen e cauda com os dentes incisivos, (3) coçar (*scratch*); definido como os atos de pentear os flancos e região dorsal com as garras das patas traseiras e (4) lambar a região urogenital (*lick penis/urinay papila*) acompanha o comportamento de ‘montar’ e frequentemente indica ejaculação.

A autolimpeza representa uma das atividades comportamentais mais frequentes nos roedores (KALUEFF et al., 2016). Constituindo cerca de 15 a 50% do seu tempo de vigília, tanto em espécies selvagens quanto de laboratório, a autolimpeza pode ser desencadeada por novidade, dor, exposição a predadores ou comportamento sexual (KALUEFF; TUOHIMAA, 2004; KALUEFF et al., 2007), sendo que os fatores genéticos desempenham um papel importante em sua regulação (RUPNIAK et al., 2001; KALUEFF et al., 2005; HILL et al., 2007; HYMAN, 2007). A limpeza corporal desses animais, além de complexa e padronizada, geralmente prossegue em uma direção cefalocaudal (GISPEN; ISAACSON, 1981; FENTRESS, 1988; BERRIDGE, 1988; ALDRIDGE et al., 2004; BERRIDGE et al., 2005). Nos primeiros dias após o nascimento, a autolimpeza visa a face e consiste temporalmente em cuidados isolados com as patas dianteiras e a limpeza apresenta amplitude e simetria variáveis. Durante as semanas seguintes, o comportamento desenvolve uma postura mais regular e amadurece para exibir movimentos com traços igualmente mais simétricos (KALUEFF et al., 2016). Em roedores adultos, a autolimpeza consiste de padrões altamente estereotipados de movimentos sequenciais, conhecidos como cadeia sintática³, ocorrendo durante a transição entre cuidados faciais e corporais (BERRIDGE; FENTRESS, 1987; BERRIDGE et al., 2005; KALUEFF et al., 2016).

Cadeias sintáticas de autolimpeza têm características semelhantes aos de outros comportamentos, como sexuais ou de agressão, na medida em que são altamente estereotipados em sua ordem e, uma vez iniciados, procedem até a sua conclusão sem requerer *feedback* sensorial. Esses padrões representam cerca de 10 a 15% de todos os comportamentos de autolimpeza em roedores, e o restante segue regras de padronização

³ As cadeias de autolimpeza consideradas sintaticamente perfeitas são aquelas em que a Fase 1 é seguida consecutivamente pelas Fases 2, depois 3 e depois 4. Nenhum outro movimento pode ser inserido e nenhuma omissão das fases da autolimpeza pode ocorrer (Taylor et al., 2010). Esses movimentos geralmente são executados em um arranjo bastante flexível, porém, em ocasiões normais, ratos executam uma série de movimentos de limpeza em ordem altamente previsível (13.000 vezes maior do que o acaso) (Berridge e Fentress, 1987). Em roedores, a dopamina é um neurotransmissor crucial para a implementação do padrão sequencial de autolimpeza (Berridge, 1989).

sequencial menos previsíveis (KALUEFF et al., 2016). A sequência comportamental da autolimpeza em roedores (Fig. 3) geralmente começa com a lambida das patas, seguida de lavar o nariz e face, cabeça, corpo, pernas e, finalmente, cauda e região genital (FENTRESS, 1988; ALDRIDGE et al., 2004; BERRIDGE et al., 2005). A limpeza relacionada à cauda, incluindo ‘coçar’, é frequentemente observada em roedores, porém sem apresentar o padrão geral de limpeza cefalocaudal (não formando, portanto, uma cadeia sintática) (KALUEFF et al., 2016).

Fig. 3. O comportamento de autolimpeza em roedores tem uma estrutura sequenciada complexa que consiste de movimentos estereotipados e repetidos conhecidos como cadeia sintática. A fase 1 (Elliptical stroke) consiste em uma série de movimentos elípticos feitos ao redor do nariz; a fase 2 (Unilateral stroke) consiste em uma série de traços unilaterais (cada um feito por uma pata) que alcança as vibrissas até a região abaixo dos olhos (limpeza da face); a fase 3 (Bilateral stroke) compreende uma série de movimentos bilaterais, para trás e para cima, realizados por ambas as patas simultaneamente e geralmente subindo o suficiente para passar pelas orelhas (limpeza da cabeça); a fase 4 (Body licking) envolve a lambedura do corpo, que é precedida por transição postural cefalocaudal da limpeza das patas/cabeça para o corpo (limpeza do corpo). A duração dos comportamentos (em s) está representada. Retirado de Kalueff et al., 2016.

2.1. Neurobiologia da autolimpeza em roedores

A regulação da autolimpeza é mediada por múltiplas regiões cerebrais (Fig. 4), especialmente núcleos da base e hipotálamo (KRUK et al., 1998; ALDRIDGE et al., 2004; BERRIDGE et al., 2005), bem como por vários agentes endógenos, como

neuromediadores (SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992; BARROS et al., 1994; BERRIDGE et al., 2005), hormônios (DUNN et al., 1987; BERTOLINI et al., 1988; UKAI et al., 1989; SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992) e drogas psicotrópicas (RUPNIAK et al., 2001; AUDET et al., 2006; CHOLERIS et al., 2001; ENGINAR et al., 2008). 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; BERRIDGE, 1996). Foram identificados circuitos neurais relacionados à cadeia sintática desse comportamento. Estudos com ratos que passaram por descerebração mesencefálica, em diferentes níveis, mostram que há degradação gradual do padrão sequencial da autolimpeza em animais que tiveram a região mais caudal (metencéfalo e mielencéfalo) afetada, sugerindo que o circuito do tronco cerebral é necessário para a execução completa das sequências comportamentais (BERNTSON, 1988; BERRIDGE, 1989). Dentro do prosencéfalo, circuitos que incorporam os núcleos da base, incluindo o globo pálido, núcleo accumbens, substância nigra, núcleo subtalâmico e corpo estriado, foram fortemente implicados no controle motor hierárquico e complexos padrões sequenciais de autolimpeza e outros tipos de comportamento em ratos e camundongos (ALDRIDGE; BERRIDGE, 2004; KALUEFF et al., 2007; WELCH et al., 2007; GRAYBIEL, 2008; SHMELKOV et al., 2010; BURGUIERE et al., 2013; FRIEND; KRAVITZ, 2014; GRAYBIEL; GRAFTON, 2015).

Neurônios do corpo estriado, especificamente, compreendem a principal região de entrada dos núcleos da base (KALUEFF et al., 2016). O extenso trabalho envolvendo lesões em sua estrutura mostram que sua região dorsolateral é a responsável pelo comportamento normal da autolimpeza. Danos nesta região resultam em um déficit permanente na habilidade de completar as cadeias sintáticas do comportamento, mas não a capacidade de iniciar (CROMWELL; BERRIDGE, 1996). Ratos com tais lesões estriatais completam apenas cerca de 50% das cadeias sintáticas, uma taxa de conclusão semelhante a de ratos que apresentam descerebração mesencefálica completa (isto, é, transecção acima do mesencéfalo), enquanto ratos controle completaram cerca de 90% das cadeias (CROMWELL; BERRIDGE, 1996). Por contraste, lesões que afetam outros núcleos da base, incluindo o globo pálido, interrompem os movimentos necessários para a autolimpeza, e não a cadeia sintática. Estes estudos sugerem, então, que diferentes vias estriatais podem regular a atividade de autolimpeza e sua padronização e sequenciamento (CROMWELL; BERRIDGE, 1996).

A amígdala possui conexões com o corpo estriado – principalmente seu núcleo basolateral – e se projeta para o córtex pré-frontal, que, juntamente com outras regiões corticais, também se projetam para o estriado. Embora se saiba que as conexões corticoestritais também podem modular o comportamento de autolimpeza (OBESO; LANCIEGO, 2011), as potenciais funções destas redes indiretas continuam a ser investigadas (KALUEFF et al., 2016). De qualquer forma, a conectividade entre o estriado e a amígdala aumenta a possibilidade de uma distinção entre o controle locomotor e o de sequenciamento da autolimpeza (que está ligado aos circuitos dos núcleos da base) *versus* a autolimpeza relacionada a estados afetivos (que são modulados pelos circuitos límbicos da amígdala) (KALUEFF et al., 2016). Também, sabe-se que os núcleos central e lateral da amígdala estão implicados com a autolimpeza e parecem agir juntos (HONG et al., 2014). A estimulação de neurônios glutamatérgicos na região dorsal posterior de seu núcleo medial induz repetitiva autolimpeza em camundongos, além da supressão de interação social. Em contraposição, a estimulação de neurônios GABAérgicos nesta região inibe o comportamento de autolimpeza e promove a interação social (HONG et al., 2014).

Lesões feitas no neocórtex ou no cerebelo produzem anormalidades nos movimentos da autolimpeza, porém sem afetar seu padrão sequencial (BERRIDGE; WHISHAW, 1992). Outras manipulações no cerebelo também afetam a comportamento de limpeza. Sua estimulação elétrica, por exemplo, induz baixa taxa de autolimpeza em ratos (HOMBERG et al., 2002). O hipotálamo, uma região prosencefálica que coordena a regulação neural endócrina das funções cerebrais e comportamento, é outra região límbica que tem sido implicada na regulação da autolimpeza em roedores (MAKARCHUK, 1998). Estimulação elétrica local ou a ação de uma ampla gama de drogas no hipotálamo induzem autolimpeza exacerbada em ratos, sugerindo que o núcleo paraventricular e o hipotálamo dorsal podem ser parte de uma região específica responsável pelo controle da autolimpeza (ROELING et al., 1993). Finalmente, evidências indicam que o hipotálamo compreende uma região cerebral importante na regulação neural e endócrina da autolimpeza (SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992; KRUK et al., 1998). Vários hormônios hipotalâmicos e hipofisários, incluindo o liberador de corticotrofina (CRH) e o adrenocorticotrófico (ACTH), são responsáveis pela modulação e indução da autolimpeza (DUNN et al., 1979; DUNN; BERRIDGE, 1987; ROSEBERRY et al., 2015), sendo que os efeitos desses hormônios no comportamento

são parcialmente dependentes do sistema dopaminérgico mesolímbico (MIYAMOTO; NAGAWA, 1977; CARGIULO, 1996; SANCHEZ et al., 2001).

Fig. 4. Regiões cerebrais envolvidas na regulação da autolimpeza em roedores. Os núcleos da base, especialmente o corpo estriado, controlam os padrões motores e sequenciais da autolimpeza em roedores. O neocórtex está envolvido na modulação geral dos movimentos de autolimpeza, enviando projeções excitatórias para o estriado e recebendo projeções excitatórias do tálamo e da amígdala. O cerebelo (incluindo suas múltiplas projeções para diversas áreas: núcleos da base, córtex, amígdala, hipotálamo, tronco cerebral e medula espinhal) está envolvido no controle motor, coordenação e ajuste fino nos movimentos da autolimpeza. A amígdala, que possui diversas conexões neurais, está envolvida na modulação contexto-específica da autolimpeza (envolvendo estresse ou interações sociais). O hipotálamo participa da regulação neuroendócrina da autolimpeza e o sistema hipotalâmico-hipofisário também modula cuidados corporais através da ação de hormônios como o CRH e o ACTH. Finalmente, o tronco cerebral é crucial para iniciar os movimentos realizados durante a autolimpeza e para gerar padrões sequenciais, como os encontrados numa cadeia sintática. Retirado de Kalueff et al., 2016.

3. Autolimpeza em felinos

Embora o grupo dos pequenos felinos, incluindo gatos domésticos (*F. silvestris catus*), seja conhecido pela frequente autolimpeza, pouca atenção tem sido dada a eles em relação ao comportamento de cuidado corporal, principalmente quando comparamos a outros táxons, como roedores, bovídeos e primatas⁴ (ECKSTEIN; HART, 2000a). Encontramos pouca informação descritiva sobre os padrões comportamentais da autolimpeza em gatos domésticos (ECKSTEIN; HART, 2000a) (Tab. 1), porém, sabe-se que esse comportamento é considerado uma das principais atividades realizadas pelos

⁴ Em primatas, comumente encontram-se trabalhos relacionados ao *allogrooming*, especificamente.

felinos. Além de representar limpeza corporal, também pode estar relacionado a estados de ansiedade, estresse, ou outros problemas comportamentais (SCHOLTEN, 2017).

Tab. 1. Áreas anatômicas envolvidas na limpeza corporal do gato doméstico. As regiões atingidas pela autolimpeza oral são: cabeça (lavagem da face; *face washing*), pescoço e tórax, laterais e costas, patas traseiras, região anogenital e cauda. O comportamento de coçar (*scratch*) abrange as seguintes regiões: queixo (se estendendo até as orelhas) e pescoço. Retirado de Eckstein e Hart, 2000.

Anatomical areas of grooming		
Zone	Region	Anatomical details
<i>Oral grooming</i>		
1	Face (Wash)	Front paws and legs; head
1	Neck/Chest	The frontal plane including the chest and shoulders
2	Sides/Back	The sides and back, caudal to the shoulders and cranial to the tail, groomed by lateral neck flexion
2	Abdomen	The ventral area caudal to the shoulders and cranial to the tail, groomed by ventral neck flexion
3	Hindleg	Hindlegs and feet
3	Anogenital	The genital, anal and perianal areas and proximal third of the ventral tail
4	Tail	Distal 2/3 of the tail
<i>Scratch grooming</i>		
	Chin	The head rostral to the ears, including the chin
	Ear	The head caudal to and including the ears
	Neck	Caudal to the head and cranial to the shoulders

Estudos indicam que os gatos gastam cerca de 8% do seu tempo de vigília com a autolimpeza (ECKSTEIN; HART, 2000a), realizada por meio da língua (coberta por espinhos ásperos ao toque e cornificados) e dos dentes, recebendo auxílio dos membros. O comportamento pode ser observado em situações de pré-repouso, após as refeições e após períodos de sono. Os animais podem, inclusive, apresentar a autolimpeza como forma de evitar possíveis brigas com outros gatos (ECKSTEIN; HART, 2000b; LITTLE, 2012). Entre os gatos, a autolimpeza facial foi observada em indivíduos com poucas horas após o nascimento ainda com os olhos fechados, ou seja, isolados visualmente (ALBERTS, 1996). Nos primeiros dias de vida, ainda sem possuir habilidades motoras desenvolvidas, os gatinhos são higienizados por suas mães (SCHOLTEN, 2017). Segundo Faraco et al. (2013), a limpeza das excretas dos filhotes foi uma forma encontrada pelos felinos de evitar que odores advindos dos mesmos atraíssem possíveis predadores. Desta maneira, por meio da prática de higiene oral, a gata-mãe realiza a manutenção da saúde de seus filhotes através da remoção de sujidades, pelos soltos e ectoparasitas, permitindo o desenvolvimento do sentido do tato, por exemplo, e principalmente proporcionando a estimulação da micção, defecação e do comportamento

eliminatório (FARACO et al., 2013). A partir de duas semanas de vida, os filhotes iniciam as práticas de autolimpeza oral e o ato de coçar. Posteriormente, com aproximadamente um mês de idade e conforme desenvolvem maiores habilidades motoras, começam a limpar os membros anteriores e o resto do corpo (PETERSON; KUTZLER, 2011). Os gatinhos então tendem a utilizar os membros anteriores na limpeza da cabeça e pescoço, um padrão comportamental que, provavelmente, irá acompanhá-los por toda a vida. O membro é umedecido com a língua e levado da extremidade do nariz até as orelhas, com movimentos repetidos. Esse comportamento de higiene é comumente observado após as refeições e, quando já adultos, os felinos gastam cerca de 30 a 50% de seu tempo com a prática da autolimpeza facial (BEAVER, 2003).

Devido às propriedades de sua língua, a autolimpeza dos gatos desempenha um importante papel na remoção de ectoparasitas (ECKSTEIN; HART, 2000b). Juntamente com o comportamento de coçar (*scratch*), as lambidas realizadas na pele e pelos são extremamente úteis para desalojar, por exemplo, pulgas (que parecem ser os ectoparasitas mais comuns de gatos) encontradas em diversas regiões do corpo. Aparentemente, uma vez que esses parasitas vivem apenas um ou dois dias fora do hospedeiro (RUST, 1994), o comportamento eficiente de limpeza corporal deve reduzir sua prevalência no ambiente (ECKSTEIN; HART, 2000b). De fato, um estudo relata que 50% das pulgas colocadas deliberadamente em gatos foram posteriormente recuperadas nas fezes, evidenciando que os ectoparasitas foram removidos por autolimpeza e recuperados nas fezes (WADE; GEORGI, 1988). Também, a proibição temporária para a realização da autolimpeza (com o uso de colar elizabetano) em gatos domésticos, vivendo em um ambiente infestado de pulgas, permitiu que o número de ectoparasitas adultos aumentasse pelo menos duas vezes o nível que seria encontrado em gatos que se limpam livremente. Também, nas 12 horas imediatamente após a remoção dos colares, foi verificado que a autolimpeza oral aumentou em 67% (ECKSTEIN; HART, 2000b).

A autolimpeza apresenta também um papel importante no bem-estar felino. Após episódios de estresse agudo ou de situações de conflito, os felinos tendem a dar início ao processo de autolimpeza como forma de se tranquilizarem, já que o ato de lamber-se proporciona uma grande produção de endorfinas, neurotransmissores responsáveis pela sensação de bem-estar (LANDSBERG; MARY LEY, 2016). Horwitz e Neilson (2007) confirmam tal conduta, visto que muitos problemas comportamentais, como transtorno compulsivo ou simplesmente a busca por atenção, são expressos por meio do ato de lamber-se excessivamente. Este fato implicaria em futuros problemas de alopecia e lesões

cutâneas (WILLEMSE et al., 1993; LANDSBERG et al., 2003), porém, quando expostos a quadros de estresse crônico, o comportamento de autolimpeza pode diminuir significativamente. Isso também pode ocorrer em situações de idade avançada, ou quando os felinos apresentam problemas clínicos, como problemas dentários ou quando sofrem de alguma doença sistêmica (SCHOLTEN, 2017).

4. Autolimpeza em bovídeos

A maioria das espécies de bovídeos selvagens vive em ambientes que, frequentemente, estão repletos de ectoparasitas. No entanto, esses animais sobrevivem e prosperam em tais locais devido, entre outros fatores, às defesas comportamentais que foram moldadas pela seleção natural (HART, 1990). Vários aspectos, como forrageio, comportamento social e cuidados com o corpo podem estar envolvidos para se evitar e/ou remover os parasitas, entre eles, a autolimpeza, que pode ser pensada como a primeira linha de defesa contra esses importunos animais (HART, 1990; HART, 2000). Por certo, a eficácia da autolimpeza na remoção de ectoparasitas já foi demonstrada em diversas espécies de bovídeos, como gado, caprinos e antílopes (SNOWBAL, 1956; LITTLE, 1963; KEMP et al., 1976; SUTHERST et al., 1983; KOCH, 1988; HART, 1990; MOORING et al., 1996). É um comportamento comumente observado nesses animais; sabe-se, por exemplo, que espécies de antílopes das planícies da África Oriental e Meridional realizam cerca de 600 a 2.000 episódios de cuidado corporal em um período de 12 horas/dia (HART et al., 1992).

O importante papel da autolimpeza também foi investigada, mais precisamente na infestação pelo carrapato do inverno (*Dermacentor albipictus*), no bisão-das-planícies (*Bison bison bison*) em um estudo realizado por Mooring e Samuel (1998) no Canadá. Comparativamente a outras espécies, como cervídeos que também habitam a região, esses animais apresentaram um menor número dos ectoparasitas. A eficaz autolimpeza apresentada por esses bovinos foi descrita compreendendo quatro subunidades comportamentais⁵ (Fig. 5). Assim como o gado doméstico, a autolimpeza oral (*oral grooming*) é realizada apenas com a língua, sendo esta direcionada a determinadas áreas corporais, como às posteriores ao pescoço. O comportamento de coçar (*scratch grooming*) envolve coçar regiões da cabeça, pescoço ou ombro utilizando o casco da pata

⁵ Duas das categorias, “*rubbing*” e “*wallowing*” foram classificadas pelos autores como “grooming-like behavior”.

posterior. Já o *rubbing behavior* consiste em esfregar uma parte do corpo contra uma árvore ou qualquer objeto estacionário, enquanto que os animais apresentam o *wallowing behavior* quando se reviram no chão, cobrindo o corpo com poeira, geralmente em locais específicos (MOORING; SAMUEL, 1998). A taxa de autolimpeza nesses animais pode variar dependendo da época do ano. De acordo com o estudo, os bisões apresentaram esse comportamento em um maior nível durante o mês de outubro, quando as larvas de carrapatos atravessavam a superfície corpórea dos bovinos buscando um local de fixação para se alimentarem (MOORING; SAMUEL, 1998). Cabe ressaltar que a fase larval desses ectoparasitas pode ser o único momento em que esses animais são vulneráveis à atividade de limpeza corporal (MOORING; SAMUEL, 1998). Em contrapartida, uma menor taxa de autolimpeza foi apresentada principalmente entre os meses de novembro a abril, período no qual se predominam os estágios de ninfa e adultos dos ectoparasitas (MOORING; SAMUEL, 1998). Os resultados encontrados se mostram interessantes e evidenciaram, conforme anteriormente proposto por Hart et al. (1992), que em bovídeos e em alguns ungulados, a autolimpeza seria uma atividade programada em resposta a um gerador endógeno que corre vagamente. Conclusões semelhantes foram descritas por outros estudos ecológicos e comportamentais com antílopes africanos, alces e cabras (MOORING; HART, 1993; 1998; OLUBAYO et al., 1993; HART et al., 1996; MOORING et al., 1996; 1998).

As vantagens de tal programação de limpeza corporal, portanto, se referem ao fato de que os ectoparasitas são removidos antes de se fixarem e começarem a se alimentar (e mesmo antes de produzir qualquer estimulação cutânea). Além disso, a taxa programada de autolimpeza seria modulada para refletir os custos dos cuidados corporais, como, por exemplo, perda de água através da saliva, distração da vigilância sobre os predadores e atrito causado pelos dentes incisivos durante os surtos de autolimpeza (HART, 2000). Assim, a autolimpeza em resposta à estimulação (irritação) cutânea, portanto, dirigida por estímulo, é sobreposta à ação programada (MOORING; HART, 1997).

Os bisões apresentam uma pelagem extremamente espessa (adaptação morfológica ao frio extremo) e que serve, provavelmente, como uma barreira física à infestação por carrapato: pelo fato das larvas terem de atravessar grande parte da superfície do corpo, tornam-se vulneráveis a serem removidas através das lambidas e de outras atividades relacionadas à autolimpeza (MOORING; SAMUEL, 1998). Como já verificado em estudos envolvendo gado doméstico, larvas que não se alimentam morrem

rapidamente por perderem em média 6,2 μg de peso por evapotranspiração em 12 horas (KEMP et al., 1976), uma vez que o ambiente próximo à pele do bovino favorece sua dessecação (ROBERTS, 1971). Além disso, pode ocorrer estresse adicional nas larvas, principalmente no contexto de fixação na pele quando elas se encontram em animais resistentes de alguma forma (KEMP et al., 1976). Assim, verifica-se, portanto, a relevância da prática constante de autolimpeza por esses animais nas primeiras horas consideradas mais importantes para a fixação das larvas. Em períodos posteriores à fixação, a pelagem densa de algumas espécies (tanto selvagens como domesticadas) pode estabelecer um microclima favorável a carrapatos, contribuindo com a sua permanência e sobrevivência no hospedeiro. Além do mais, o comportamento de autolimpeza seria afetado, pois o alcance da língua não se mostraria tão efetivo para alcançar os ectoparasitas já adultos (FRAGA et al., 2003).

Fig. 5. Modos de limpeza corporal exibidas pelos bisões. (a) autolimpeza oral por meio de lambidas (uso da língua) direcionada à região lateral do corpo; (b) coçar (neste caso, a região da cabeça) com ajuda do casco da pata posterior; (c) esfregar uma parte do corpo contra uma árvore ou outro objeto estacionário; (d) rolar pelo chão, cobrindo o corpo com poeira. Retirado de Mooring e Samuel, 1998.

Em bovídeos, a autolimpeza reduz a perda de sangue causada por carrapatos (NORVAL et al., 1988; 1989), sendo que o custo da infestação foi bem documentado para o gado doméstico (SUTHERST et al., 1983; KAISER et al., 1991). Essa função da

autolimpeza mostra-se indispensável para garantir a vida desses animais, pois, como já analisado, uma carga moderada de infestação em bezerros em crescimento pode causar perda de peso (10 a 44 kg por ano) devido à perda sanguínea e anorexia induzidas pela ação dos ectoparasitas (NORVAL et al., 1988). Acerca disso, as infestações podem gerar grande preocupação no que diz respeito à potencialidade da exploração comercial da produção pecuária. O gado Holandês, especificamente, compreende uma das raças mais criadas para produção leiteira ao redor do mundo (PESSOA, 2014) e é também uma das mais suscetíveis às infestações por carrapatos (UTECH et al., 1978; VERÍSSIMO, 1993).

Como já mencionado, no gado, a autolimpeza (oral) é realizada com a língua. Essa ação se dá através de lambidas aplicadas a uma determinada área, enquanto que em cabras e antílopes, a limpeza corporal envolve a raspagem dos dentes incisivos inferiores pela pelagem (HART et al., 1992; MOORING et al., 1998). A parte da língua utilizada para limpeza corporal é recoberta com papilas filiformes (IWASAKI, 2002), sendo que sua distribuição pode variar entre os animais de uma mesma espécie. D'Agostino (2014), estudando a morfologia dessas estruturas, verificou que novilhas Holandesas com papilas menores e mais estreitas (além das papilas se apresentarem em maior número por área), apresentavam menos carrapatos do que os animais com papilas mais longas, largas, e em menor número. Assim como o estudo já mencionado com gatos domésticos, animais da raça Holandesa, impedidos de se coçar livremente, também apresentaram maiores infestações de carrapatos (*Rhipicephalus microplus*). Neste estudo com bovinos, a autolimpeza dos bovinos foi limitada com o uso de um colar adaptado. Porém, quando o animal conseguia alcançar o local desejado, a limpeza corporal se mostrava mais enfática (maior número de lambidas/evento), e mais prolongada (maior tempo médio despendido em cada evento de autolimpeza) (PESSOA, 2014).

O mesmo efeito da limitação da autolimpeza também foi verificado em antílopes. Impalas adultos (*Aepyceros melampus*), infestados por carrapatos larvais (*Boophilus decoloratus*) e impedidos de se limparem livremente, abrigaram cerca de 20 vezes mais ectoparasitas que os animais controle (MOORING et al., 1996). Em antílopes, a autolimpeza é realizada com considerável regularidade, mas varia sistematicamente de acordo com o tamanho específico da espécie (HART et al., 1992; OLUBAYO et al., 1993), sexo (HART et al., 1992; MOORING; HART, 1995; MOORING et al., 1996), habitat (HART et al., 1996) e nível de exposição a ectoparasitas (HART et al., 1992; MOORING, 1995; MOORING et al., 1996). Em apoio ao “princípio do tamanho corporal” (já mencionado anteriormente), Mooring e Hart (1997) relataram, por exemplo,

que a frequência de autolimpeza da pequena gazela-de-thomson (*Gazela thomsonii*), pesando cerca de 22 Kg, é cerca do dobro da observada em gnus (*Connochaetes gnu*), animais que pesam dez vezes mais. Cabe ressaltar que os estudos foram realizados em diferentes tipos de habitat, nos quais ambas as espécies viviam em ambiente natural (ocupando a mesma área de planície de pastagem), apresentando alta densidade de ectoparasitas, e em ambiente cativo livre de carrapatos. Correspondentemente, em outro estudo, a gazela-de-thomson apresentava menos de um terço do número de carrapatos adultos por unidade de área de superfície corporal quando comparado a gnus (OLUBAYO et al. 1993).

A predição intraespecífica do princípio do tamanho corporal também ocorre e então sugere que, dentro de uma mesma espécie, animais com apenas uma fração do peso corporal de adultos são programados para exibirem a autolimpeza em uma taxa maior que as apresentadas por indivíduos adultos do mesmo grupo (MOORING; HART, 1997). Verdadeiramente, uma baixa densidade de ectoparasitas deve ser especialmente importantes a animais jovens, pois a remoção de proteínas sanguíneas seria a eles mais cara. Conclusivamente, verificou-se que impalas (*Aepyceros melampus*) recém-nascidos (de até 5 semanas de idade) realizavam cerca de três vezes mais limpeza corporal quando comparados a jovens de 6 a 12 semanas. A taxa de autolimpeza de animais mais velhos (com 7 a 8 meses) não se apresentou diferente da de adultos, presumindo que o mecanismo de temporização muda lentamente e reflete os custos da autolimpeza (MOORING; HART, 1997).

Um dos custos da autolimpeza é a distração em períodos de vigilância exercida por machos em seus territórios, nos quais se incluem os impalas. A diminuição da vigilância é um fator seletivo importante que afeta a alocação de tempo não apenas para autolimpeza, mas para uma série de outras atividades demoradas e, portanto, potencialmente pode ter um impacto mais geral sobre determinados aspectos ligados à sobrevivência do animal, incluindo sua forma física (DUKAS; CLARK, 1995). Nesse contexto, é sabido que a taxa de autolimpeza exibida por esses indivíduos é cerca da metade da expressada por fêmeas ou até mesmo por outros machos mais jovens (HART et al., 1992; MOORING; HART, 1995). Também, como previsto, a redução da frequência e eficiência da autolimpeza nos machos territoriais proporcionam a eles a ocorrência de cerca de seis vezes mais carrapatos do que as fêmeas (MOORING; HART, 1995). Além disso, o comportamento de cio pode atuar na diminuição da autolimpeza oral em fêmeas sexualmente ativas, situação que também acarreta na perda momentânea de vigilância.

Ao realizarem movimentos de girar a cabeça para o lado, durante a autolimpeza oral, as fêmeas ocasionalmente ficam mais suscetíveis a serem levadas por machos competidores, por exemplo (HART et al., 1992; MOORING; HART, 1995; MOORING et al., 1996).

Uma das melhores evidências para se comparar a influência do habitat evolutivo nas taxas de autolimpeza vem de um estudo realizado com dois antílopes: o antílope-pigmeu-de-Bates (*Neotragus batesi*) e *Raphicerus campestris* (conhecido como xipene), ambos possuindo tamanhos similares (HART et al., 1996). A primeira espécie reside principalmente em ambientes rochosos expostos a poucos ectoparasitas, enquanto a outra vive nas savanas, sendo tipicamente sujeita a infestações diárias por carrapatos. Quando esta foi observada em um ambiente livre de carrapatos, exibiu, ainda assim, uma taxa de autolimpeza cerca de dez vezes mais alta do que a encontrada em *Neotragus batesi* (HART et al., 1996).

5. Limpeza corporal em primatas não-humanos

5.1. Implicações da limpeza social e da autolimpeza

A limpeza corporal é uma característica proeminente do repertório comportamental de muitas espécies de primatas não-humanos, tanto no ambiente natural quanto em cativeiro (GOOSEN, 1973; 1974). A importância desse comportamento, mais especificamente a limpeza social (*allogrooming*) nas relações sociais de primatas, foi reconhecida muito cedo no estudo do comportamento desses animais (BOCCIA, 1983). Watson (1908) já discutia que a limpeza social era a forma mais fundamental e básica de relação entre os macacos, enquanto que outros pesquisadores frequentemente a correlacionavam com atividade sexual e rotularam-na, inclusive, de comportamento sexual secundário (ZUCKERMAN, 1932; CARPENTER, 1942). Em muitas espécies, esse comportamento muitas vezes precede a cópula, fazendo parte do ritual de acasalamento (WILLIAMS; BERNSTEIN, 1995).

A limpeza social em primatas é um comportamento complexo em que macacos manipulam a superfície corporal de um co-específico (BOCCIA, 1983). Enquanto a função fisiológica desse comportamento parece ser a limpeza da pele e a remoção de ectoparasitas e prevenção de infecções (TANAKA; TAKEFUSHI, 1993), a função social é supostamente o fortalecimento da familiaridade (FURUYA, 1957; BOCCIA, 1983; DUNBAR, 1991). A quantidade de tempo que os primatas dedicam à limpeza corporal varia muito entre as espécies, com alguns primatas gastando até 18% do seu tempo de vigília nessa atividade (LEHMANN et al., 2007; GRUETER et al., 2013). O número e a

duração de episódios de limpeza já foram usados como índices de redes sociais (FURUYA, 1957; SEYFARTH, 1977; NAKAMURA, 2003), e diversos estudos identificaram uma série de parâmetros que influenciam a distribuição das medidas de limpeza entre os membros do grupo, os quais incluem: sexo (BOLWIG, 1959; DRICKAMER, 1976; McKENNA, 1978; ROSENBLUM et al., 1966; SADE, 1972), condição reprodutiva (BERNSTEIN et al., 1977; MICHAEL; HERBERT, 1963; ROWELL, 1968), status de dominância (OKI; MAEDA, 1973; SEYFARTH, 1980), idade (DRICKAMER, 1976; LINDBURG, 1973; Weber, 1973), e níveis de agressão (DRICKAMER, 1976; MARLER, 1965). Portanto, a redução de tensão é considerada outra função importante da limpeza social (TERRY, 1970; SCHINO et al., 1988). Níveis baixos de cortisol no sangue (MARTEL et al., 1995), aumento dos níveis de beta-endorfinas (KEVERNE et al., 1989) e frequência cardíaca reduzida em animais que recebem limpeza apoiam sua contribuição na atenuação do estresse (BOCCIA et al., 1989).

Quanto à função higiênica da limpeza social, muitos estudos, além de tentarem esclarecer seu significado, avaliaram quais seriam os locais preferenciais de limpeza. A respeito disso, diversos autores argumentaram que esse tipo de limpeza corporal seria direcionado com mais frequência para locais inacessíveis à autolimpeza (DIXSON et al., 1975; HUTCHINS; BARASH, 1976; McKENNA, 1978; POIRIER, 1970; BARTON, 1985; BORRIES, 1992). De fato, trabalhos de campo confirmaram essa relação (FORUYA, 1957; SPARKS, 1967) e, além do mais, que frequentemente há maior ocorrência de infecções parasitárias em espécies solitárias em oposição àquelas que vivem socialmente (RUCH, 1959) e também em locais inacessíveis do corpo de primatas solitários (CURTIN, 1975). Contudo, mesmo partes do corpo acessíveis e visíveis podem estar sujeitas a outras restrições físicas durante a autolimpeza. Chimpanzés são capazes de limpar seus braços, pernas e abdômen por si próprios, mas a eles é impossível usar ambas as mãos para limparem seus próprios braços, embora esses membros sejam acessíveis e visíveis durante a autolimpeza (ZAMMA, 2011). Assim, muitas vezes um animal não é capaz de realizar a autolimpeza de uma forma tão eficiente quanto a limpeza social. Os chimpanzés, ao utilizarem as duas mãos durante a limpeza social, otimizam a detecção e remoção de ectoparasitas ou outros pequenos objetos da pelagem (ZAMMA, 2011).

Outra questão relevante é que os sujeitos podem manipular outros animais para que estes realizem a limpeza em determinadas áreas do corpo. Um animal não precisaria

solicitar limpeza ao corpo em regiões em que já limpou ou pode limpar. Ectoparasitas já teriam sido removidos, as feridas já teriam sido limpas, e assim por diante, durante o ato de autolimpeza. Portanto, energia seria melhor investida ao solicitar limpeza para aqueles locais que são inacessíveis ao próprio animal (BOCCIA, 1983). Se o indivíduo que realiza os cuidados corporais se beneficia obtendo um suplemento alimentar de alta proteína na forma de ectoparasitas que são removidos dos parceiros, seria melhor ele se concentrar em áreas em que é mais provável encontrá-los. Em contrapartida, se o outro sujeito se beneficia por ter sanguessugas ou outros parasitas portadores de doenças removidos de sua pele, é realmente vantajoso a ele tentar manipular o companheiro a limpar determinados lugares específicos (BOCCIA, 1983).

Para esclarecer como as restrições físicas afetam a limpeza corporal, é importante quantificar o uso das mãos durante a higiene. Muitas espécies de macacos removem sujeira ou ectoparasitas usando suas mãos ou boca e, portanto, o número de movimentos de remoção pode ser usado como uma medida comportamental (ZAMMA, 2011). Alguns estudos se concentraram nos movimentos de remoção durante a limpeza: Boccia et al. (1989) estudou-os para avaliar a função de redução de tensão e descobriram que os movimentos de catação (que ocorre quando um animal limpa a pelagem de outro indivíduo utilizando as mãos ou a boca) altera a taxa de frequência cardíaca do animal que realiza o comportamento. Outros se concentraram na função higiênica dos movimentos relacionados à remoção de ectoparasitas. Por exemplo, Zamma (2002), em seus estudos com macacos japoneses (*Macaca fuscata*), evidenciou que o número de total diário dos movimentos (relacionados tanto à limpeza pessoal quanto social) foi quase idêntico ao aumento diário de ovos de piolhos. Freeland (1981) comparou os mesmos movimentos e observou que houve maior remoção de ectoparasitas e partículas durante a limpeza social em três espécies de Cercopithecidae⁶.

Em contraste, episódios envolvendo a catação (neste caso, autocatação) foram frequentemente mais observados em macacos-rhesus (*Macaca mulatta*) durante a

⁶ Nesse estudo, ‘coçar’ (*scratching behavior*), outro comportamento comumente relatado em primatas, foi incluído na categoria de limpeza corporal. Em babuínos (*Papio cynocephalus anubis*), sobretudo nos machos, esse comportamento foi observado com grande frequência durante situações de conflito, sugerindo, segundo os autores, se tratar de um comportamento deslocado (Easley et al., 1983). Comumente, primatas não-humanos submetidos a estresse tendem a desenvolver uma série de alterações comportamentais (Cunha et al., 2005), como aumento da autolimpeza (catação, toque e coçar), o qual serve como indicador de estresse e ansiedade (Hohendorff, 2003).

autolimpeza, sugerindo, desta forma, que a higiene pode não ser a principal função da limpeza social nessa espécie (BOCCIA, 1983). É também possível que os dois tipos de limpeza corporal possam ser complementares, ou seja, independentemente do que determina as preferências de locais para autolimpeza, os macacos podem ou não optar por exibirem a autolimpeza ou realizarem limpeza em outros animais (GOOSEN, 1974). Isso é particularmente relevante ao considerarmos que a autolimpeza pode ser bastante rara em algumas espécies de primatas, como nos macacos de Bonnet (*Macaca radiata*), nos quais a autolimpeza correspondeu a apenas 2,8% de todos os comportamentos relacionados a limpeza corporal durante um determinado período de surto comportamental (KOYAMA, 1973). Além disso, a autolimpeza pode ocorrer tanto na presença como na ausência de um co-específico e, conforme já demonstrado sob certas condições ambientais, sua duração pode depender da presença ou não de um outro indivíduo que tende inclusive a permanecer perto do animal que está se limpando. Esses resultados indicam que a autolimpeza também é, de alguma forma, um tipo de comportamento social (GOOSEN, 1974).

5.2. Comportamento de catação

Segundo Izar (1994), a catação é a categoria afiliativa de comportamento mais estudada em primatas e, conforme já mencionado, é um comportamento de limpeza corporal. Durante sua exibição, o animal usa suas mãos para procurar ectoparasitas e sujeira entre os pelos do corpo de outro indivíduo, fazendo movimentos como pentear, raspar e arrancar; no entanto, ao longo da evolução dos primatas, esta atividade transformou-se em uma complexa parte do sistema social, fazendo com que os animais dispensem muito mais tempo com esta atividade do que o necessário (DUBAR, 1991). A catação tem sido relatado em muitos estudos relacionados a interação social em primatas, indicando que este comportamento foi selecionado por muitas espécies, sendo observado em quase todos os primatas, com exceção quase que exclusiva daqueles que apresentam um estilo de vida solitário (BURTON, 1983; STEVENSON; POOLE, 1975; BERNSTEIN, 1995). Vários estudos relatam que a catação ocorre por episódios de duração variável, tendo em média 5 a 150 segundos ininterruptos, podendo haver pausas de até 15 minutos de duração (CARROL, 1980; OMEDES, 1981; STEVENSON; POOLE, 1986). Esse comportamento envolve muitas funções (já citadas), sendo que uma delas, eminentemente higiênica, promove a remoção de ectoparasitas da superfície corporal, contribuindo, portanto, para a saúde e bem estar dos indivíduos envolvidos na

relação (JABLONSKI JR., 1998). Uma das outras funções, sem dúvida, é a que mais tem sido estudada. Barton (1983) e Chalmers (1979) consideram a catação como possuindo uma função social amigável, onde um animal pode exibir uma resposta eliciadora (ou de solicitação) e o parceiro inicia a catação com movimentos coordenados de seus membros superiores sobre o corpo do parceiro que solicitou (comportamentos que compõem a catação enquanto categoria de comportamento mutuamente interativo).

Grupos que vivem em habitats com recursos disponíveis e de boa qualidade energética, ou seja, alimentos que são capazes de sustentar os membros por mais tempo, apresentam menor tempo gasto em locomoção e forrageio e maior tempo em descanso e consequentemente em interações sociais afiliativas, como a catação (IWAMOTO; DUNBAR, 1983; DUNBAR, 1992; BRONIKOWSKI; ALTMANN, 1996). Esse fato foi evidenciado no estudo com macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) realizado por Cutrim (2013). Foram registrados poucos eventos de catação, pois, no período específico das observações, os animais dedicaram mais tempo e esforço na busca de alimentos e, consequentemente, apresentaram menos tempo para descansar e interagir socialmente. Em relação a esses animais, Rose (1998) confirma que macacos-prego utilizam a catação para exercer padrões de dominância e coalizões, o que também é corroborado por Aureli et al. (2011), que afirmam ser ela uma estratégia afiliativa com fins de amenização de eventos agonísticos.

Quanto ao direcionamento de gênero, fêmeas são mais propensas a ter este tipo de comportamento, direcionando primariamente a outras fêmeas e em segundo lugar, ao macho alfa. Izar (1994) identifica os parentes como alvos mais prováveis da catação, reforçando alianças parentais, comportamento comumente observado no gênero *Sapajus*, são bem comuns. A catação também é um mecanismo afiliativo importante em um grupo hierarquicamente definido, sendo observada uma relação entre esta atividade e alianças entre machos e fêmeas dominantes, na qual elas com frequência catam os machos dominantes e os membros subordinados (CHAPPAIS, 1983), o que também pode levar ao acesso a recursos alimentares em ambiente natural (IZAWA, 1980).

Já entre Callitrichidae, em geral os machos tendem a fazer mais catação, e por consequência as fêmeas são mais receptoras. Esta tendência apresentada pelos machos da espécie se estende também aos filhotes, principalmente em saguis-de-tufos-brancos (*Callithrix jacchus*), em que a taxa de catação do pai nos filhotes é maior que a da mãe (YAMAMOTO, 1991). Porém, esse padrão de maior catação por parte do macho tende a

se modificar durante o período que precede o parto dos filhotes, no qual a fêmea tende a inverter o padrão e catar mais do que ser catada (JABLONSKI JR., 1998). Em um outro estudo envolvendo limpeza corporal nessa espécie de sagui, mais especificamente autolimpeza, foi verificada a distribuição diária da taxa de exibição desse comportamento em animais adultos sob condições de cativeiro (LAMPERT et al., 2011). Os resultados mostraram que, em situações de baixa intensidade de luz (10 a 100 lux), os animais tendem a diminuir a frequência de autolimpeza, pois dependem, basicamente, da visão para exibir o comportamento (MENEZES et al., 1994). Verificou-se, também, que os níveis de cortisol fecal tenderam a aumentar nos animais submetidos a tais condições e, embora não tenham sido conclusivos, os resultados abriram um caminho interessante para o estudo do efeito do cativeiro na saúde desses animais (LAMPERT et al., 2011). Os autores sugeriram que os saguis em cativeiro fossem mantidos em ambientes com pelo menos 200 lux de intensidade, permitindo que os animais mantenham a autolimpeza em níveis suficientes para reduzir o desconforto causado pelo cativeiro e possível isolamento (LAMPERT et al., 2011).

Esta revisão nos mostra como o comportamento de autolimpeza tem sido estudado ao longo dos anos e quais são as contribuições dadas a partir dos estudos com essas diferentes espécies. Os ratos Wistar e os insetos, indubitavelmente, nos forneceram dados relevantes a respeito do caráter herdado desse comportamento. Os Wistar, aliás, além de terem servido como modelo animal para diversos estudos científicos no decorrer das décadas, também nos forneceram dados importantes sobre os mecanismos regulatórios da autolimpeza, abrindo caminho para pesquisas na área da farmacologia, por exemplo.

É interessante observarmos que o estudo da autolimpeza apresenta grande abrangência envolvendo espécies de interesse econômico, como os bovídeos. De fato, infestações de ectoparasitas causam grandes prejuízos à saúde dos animais e consequente possível prejuízo financeiro aos criadores. Estudos envolvendo a autolimpeza na remoção de ectoparasitas também são encontrados frequentemente em primatas não-humanos, sobretudo, quando as pesquisas se estendem à limpeza social, comportamento de extrema importância para manter a coesão social dentro de um grupo.

Curiosamente, encontram-se disponíveis não muitos estudos envolvendo autolimpeza em felinos, os quais são animais conhecidos, inclusive popularmente, por exibirem grandes taxas de autolimpeza, principalmente o gato doméstico. Os poucos estudos encontrados de autolimpeza nos pequenos felinos evidenciam, assim como nos

bovídeos, aspectos relacionados à infestações de ectoparasitas e bem-estar animal, fator que ganha cada vez mais relevância em estudos comportamentais em animais domésticos atualmente.

Capítulo 2

1. Caracterização morfológica e histológica do tegumento de *Rattus norvegicus*, *Trinomys yonenagae* e *Trinomys setosus*

1.1. Estrutura da pele

Considerada um dos maiores órgãos do organismo dos vertebrados, a pele se caracteriza por ser uma estrutura muito mais complexa do que aparenta. Esta estrutura apresenta, dentre várias funções, a proteção do organismo das ameaças externas físicas, além de exercer atividades imunológicas, de termorregulação, nervosas e metabólicas (CHUONG; HOMBERGER, 2003; ALBERS; DAVIS, 2007). A arquitetura básica da pele é semelhante em todos os mamíferos (Fig. 1), mas podem existir diferenças entre as espécies, entre indivíduos da mesma espécie, independente do sexo, e entre as diferentes regiões do corpo de um mesmo indivíduo (MAYER, 1952; MONTAGNA, 1967, PEREIRA et al., 1980, BANKS, 1992, AZZI et al., 2005, YABUKI et al., 2007).

A camada mais externa da pele, epiderme, desenvolve-se a partir do ectoderma enquanto que a derme origina-se do mesoderma (KRISTENSEN, 1975). No feto, a epiderme é inicialmente formada por uma camada de células epiteliais cúbicas, mas, à medida que essas células proliferam, ocorre estratificação (BANKS, 1992). Outras células que formam a epiderme como os melanócitos e as células de Langerhans, originam-se da crista neural e da medula óssea, respectivamente (KIERSZENBAUM, 2006). A epiderme é subdividida em estrato basal (estrato germinativo), estrato espinhoso, estrato granuloso, estrato lúcido e estrato córneo (estrato disjunto) (WEBB & CALHOUN, 1954). A espessura, o tipo de camada córnea e a presença ou ausência do estrato lúcido são influenciados pela densidade da pelagem (MONTAGNA, 1967).

Células de Merkel (mediadoras da sensação do tato) e queratinócitos (BACHA; WOOD, 1990; BANKS, 1992; MONTEIRO-RIVIERE et al., 1993) também fazem parte da epiderme. A quantidade de células existentes é variável, mas aproximadamente 85% dos compostos celulares da epiderme são queratinócitos (YAGER; SCOTT, 1993). Esse tipo celular é, portanto, o principal alvo das alterações mediadas pelos diferentes tipos de estresse. Apresenta, como característica principal, uma constituição proteica baseada principalmente na síntese de queratina. De fato, em queratinócitos, o conteúdo de queratina representa mais de 50% da massa proteica total (BRASH; GROSSMAN, 2006). Os queratinócitos migram da camada basal para o epitélio, onde formam uma rede celular muito dinâmica e fisicamente resistente, o que está associado, de maneira íntima, à remodelação do citoesqueleto celular e formação da estrutura supracelular de filamentos interconectados, como hemidesmossomos e desmossomos. Essas estruturas conferem

força e rigidez ao epitélio (DENNING, 2004; GONZALEZ, 2008). Adicionalmente, o processo de migração dos queratinócitos é acompanhado pela gradual diferenciação celular associada à produção crescente de queratina, proteína de extrema importância para função final desse tipo celular. Ao final desse processo, que culmina na diferenciação terminal dos queratinócitos seguida por morte celular e esfoliação, os filamentos de actina permanecem intactos, formando o centro estrutural da camada morta da pele queratinizada, eficaz na proteção contra a abrasão, agressões químicas e físicas, dessecação, penetração de patógenos e proteção geral contra intempéries do ambiente (DENNING, 2004; GONZALEZ, 2008).

Fig. 1. Representação esquemática de uma secção transversal da pele humana. No esquema estão representadas a epiderme (e) e a derme (d), além de folículos pilosos (h), glândulas sudoríparas (g) e glândulas sebáceas (f) constituintes da pele. A epiderme é constituída principalmente de queratinócitos (a) dispostos em camadas, com destaque para o estrato córneo (i), formado por células escamosas superficiais cornificadas (queratinócitos em estágio final de diferenciação), e para as células basais (a), além de outros constituintes como os melanócitos (c) e as células de Langerhans (b). Pequenos vasos (k) e corpúsculo de Pacini (j) são constituintes representativos da derme. Retirado de Silva et al., 2013

A derme, separada da epiderme pela membrana basal (BANKS, 1992; BRAGULLA et al., 2004), desenvolve-se a partir da proliferação de células mesenquimais primitivas. Com o desenvolvimento do feto, esse tecido primitivo sofre maturação para formar a derme do recém-nascido (MONTEIRO-RIVIERE et al., 1993). Derivada do mesoderma, a derme é composta por duas camadas que diferem na

porosidade: a derme papilar e a derme reticular. Sua composição se dá principalmente por colágeno, glicosaminoglicanos e elastina, com uma variedade de outras matrizes proteicas. Ela é ricamente suprida de sangue, através de uma densa rede de capilares, chamada de plexo dérmico. A principal célula que constitui a derme é o fibroblasto, sendo que células do sistema imunológico e células do endotélio vascular também estão presentes em abundância (JAKSIC; BURKE, 1987; SCHULZ; TOMPKINS; BURKE, 2000). O processo de amadurecimento dérmico inclui principalmente o aumento da espessura e do número de fibras colágenas, a substituição gradual do colágeno tipo III pelo colágeno tipo I, a redução da substância fundamental e a diferenciação de células mesenquimais precursoras em fibroblastos (SCOTT et al., 2001).

A proliferação do epitélio cúbico formador da epiderme dá origem a aglomerados de células basofílicas denominados germes epiteliais primários ou germes do pelo e sua invaginação para a derme subjacente, na forma de um cordão celular, resulta nos folículos pilosos e nas glândulas anexas (Figs. 1 e 2), cujas células se mantêm continuas com os estratos da epiderme (BANKS, 1992). O cordão celular forma um canal dérmico que permite que o restante da epiderme se continue para formar a futura bainha radicular externa (MONTEIRO-RIVIERE et al., 1993). Essa bainha dá origem à matriz germinativa na base do folículo piloso que, por sua vez, forma a bainha radicular interna e o pelo (BANKS, 1992). O estímulo para essa migração celular é induzido pela sinalização de moléculas derivadas dos fibroblastos mesodérmicos da futura derme. Logo abaixo do aglomerado inicial de células basais, os fibroblastos dérmicos formam um pequeno nódulo, a papila dérmica. Com o desenvolvimento do folículo piloso, a papila dérmica se projeta para o centro da área de brotamento e torna-se circundada por um aglomerado de células epiteliais, que dão à base do folículo piloso um aspecto dilatado, denominado bulbo folicular (KIERSZENBAUM, 2006).

Além dos fibroblastos, macrófagos e mastócitos são as células predominantes na derme (KRISTENSEN, 1975; HEADINGTON; CERIO, 1990). Outras células esparsamente presentes incluem linfócitos e plasmócitos, que, junto com as células de Langerhans, formam o tecido linfóide associado à pele (HARGIS; GINN 2007). Em algumas regiões do corpo, a derme profunda da pele com pelos possui variável quantidade de adipócitos (MONTEIRO-RIVIERE et al., 1993). Localizada abaixo da derme, a hipoderme é formada por tecido conjuntivo frouxo. A hipoderme exerce função no isolamento térmico e na proteção mecânica contra choques externos e, dependendo da sua localização, possui camada variável de tecido adiposo (JUNQUEIRA; CARNEIRO,

1995; BENY, 2000; HARRIS, 2003). Sendo influenciada por fatores nutricionais e hormonais, esta camada está envolvida com o armazenamento de gordura e lipólise (HERNANDEZ; FRESNEL, 1999; HARRIS, 2003).

Fig. 2. Representação esquemática de um corte longitudinal de um folículo piloso de cão, demonstrando suas diferentes regiões anatômicas. O infundíbulo compreende a porção acima da abertura do ducto da glândula sebácea (porção acima da seta preta). O istmo corresponde à porção entre o ducto de abertura da glândula sebácea e a inserção do músculo eretor do pelo (porção entre as setas preta e cinza). O segmento inferior se estende da papila dérmica do pelo até a inserção do músculo eretor do pelo (porção entre a seta cinza e a cabeça de seta). GS representa uma glândula sebácea. Adaptado de Souza et al., 2009.

1.2. Pele de roedores

Ratos da linhagem Wistar possuem epiderme pouco espessa (23,1 μm em machos e 22 μm em fêmeas), e os estratos da epiderme, com exceção do estrato lúcido, são bem demarcados (HEBEL; STROMBERG, 1976). Em animais jovens, o estrato granuloso pode ser ausente em algumas áreas (BRONAUGH et al., 1982). Outros roedores, como pacas (*Cuniculus paca*), também possuem a epiderme também é bem demarcada, evidenciando um tecido epitelial estratificado pavimentoso queratinizado, o qual é formado, em sua maioria, por quatro a seis camadas de células (ISOLA et al., 2013).

A derme dos ratos Wistar possui um grande conteúdo celular, destacando-se os mastócitos. A camada reticular é espessa e contém fibras de colágeno entrelaçadas e dispostas irregularmente e as fibras elásticas se encontram paralelas à epiderme. O tecido conjuntivo é menos denso no dorso em relação ao ventre e a pele do dorso possui um maior conteúdo de água e menor conteúdo de lipídios quando comparado à porção abdominal do indivíduo (HEBEL; STROMBERG, 1976).

1.3. Estrutura do pelo

A presença de pelagem é característica exclusiva de mamíferos. Apesar da analogia funcional existente com as penas das aves, os pelos possuem processos de formação e desenvolvimento distintos. Os pelos são estruturas essencialmente epidérmicas, sem o componente mesodérmico que ocorre nas penas. Sua origem se deu, muito provavelmente, por meio de estruturas sensoriais dos ancestrais reptilianos, anteriormente à perda das escamas (SHERWOOD; PARSONS, 1984).

Os pelos possuem uma ampla gama de funções, como camuflagem, comunicação e sensorial, sendo o principal papel executado por essas estruturas a proteção contra excessos de calor e o frio. Esta se dá por meio da formação de uma camada de ar entre a pele e a pelagem e ação de músculos eretores, os *erector pili*, estimulados pelos nervos simpáticos e quando ocorrem as sensações térmicas (POUGH; HEISER; JANIS, 2003). Teerink (1991) sugere que a pelagem seja dividida em pelos guarda (*overhairs*) e os subpelos (*underhairs*). Os pelos guarda possuem duas regiões morfológicamente distintas: (1) haste, região proximal localizada logo após o bulbo do pelo, podendo ser ondulada (pelos guarda primários) ou lisa (pelos guarda secundários); e (2) o escudo, região que vai desde a haste até o ápice do pelo, em geral liso, maior e mais largo que a haste. Este grupo de pelos cumpre principalmente as funções mecanorreceptora (por meio dos pelos mais longos, que se sobressaem na pelagem) e de camuflagem no ambiente. Os subpelos, mais curtos, apresentam constrictões e morfologia homogênea, além de serem mais numerosos, pequenos, finos e ondulados (MATHIAK, 1938). Sua função é a proteção contra as variações de temperatura e contra a penetração de água (ANDREW, 1959).

Os pelos são formados por três camadas concêntricas: medula, córtex e cutícula. A medula é a camada mais interna, formada pela deposição de alfa-queratina mole nas células podendo conter bolhas de ar e pigmentos. O córtex é a camada intermediária, formado pela deposição nas células de alfa-queratina dura, podendo ocorrer grânulos de melanina. A camada mais externa é representada pela cutícula, composta por escamas cuticulares formadas a partir da deposição de alfa-queratina dura nas células apresentando pigmentos associados (TEERINK, 1991), com exceção dos quirópteros, que não apresentam nenhum tipo de pigmento, conforme evidenciado por Benedict (1959).

Segundo Teerink (1991), a cutícula, a medula e o córtex dos pelos-guarda dos mamíferos apresentam padrões morfológicos que quando analisados em conjunto possibilitam a obtenção de parâmetros diagnósticos específicos, sendo estruturas

anatômicas de grande valia na identificação das espécies. Inúmeras metodologias de processamento de pelos têm sido propostas desde o início do século XX, sem, entretanto, se chegar a um consenso de qual é a mais indicada (DUARTE, 2013). Contudo, como a queratinização dos pelos confere resistência aos processos digestivos e de putrefação, mantendo-os praticamente intactos (QUADROS; MONTEIRO-FILHO, 1998), a identificação de espécies por meio da análise e reconhecimento de sua estrutura microscópica é uma ferramenta simples, rápida e de baixo custo. As aplicações são inúmeras nos mais distintos campos de estudo, os quais destacamos: arqueologia (DOVE; PERAUCH, 2002); ciência forense e controle de qualidade de alimentos (SILVEIRA et al., 2013); controle do comércio ilegal de peles (CHAKRABORTY; CHAKRABORTY, 1996) e paleontologia (MENG; WISS, 1997).

O que determina a coloração que vemos macroscopicamente é a quantidade de melanina presente nos pelos e o tipo (feomelanina e eumelanina), assim como a presença ou ausência de bolhas de ar na medula. O “Princípio do Metacromismo” proposto por Hershkovitz (1977) explica as múltiplas tonalidades encontradas na pelagem dos mamíferos sejam elas de natureza ontogenética, filogenética, geográfica, sazonal, sexual ou individual.

1.4. Pelos modificados: espinhos e pelos aristiformes

Ao longo da trajetória evolutiva, diversos traços adaptativos são refletidos na considerável variação existente quanto à morfologia dos pelos (CHERNOVA; KUZNETSOV, 2001). Nesse aspecto, além dos pelos guarda e subpelos, existem pelos modificados em espinhos e pelos aristiformes (também denominados semi-espinhos) (HOEY et al., 2004). A modificação de pelos-guarda no tipo espinho *sensu stricto* encontra-se presente em algumas linhagens, como équidnas (Tachiglossidae), insetívoros (Tenrecidae e Erinaceidae) e nos roedores ouriços (Hystricidae e Erethizontidae) (WILSON; REEDER, 2005), enquanto que os pelos aristiformes são típicos de roedores (muitos deles, popularmente conhecidos como ratos-de-espinho) das famílias Muridae, Cricetidae, Heteromyidae, Erethizontidae e Echimyidae (HOEY et al., 2004).

Os espinhos, dado sua robustez e por serem pontiagudos, tem reconhecidamente a função de proteção contra ataques de predadores e tiveram sua estrutura amplamente estudada por Chernova (2002). Por outro lado, os pelos aristiformes, os quais são frequentemente chamados de espinhos, são menos robustos e não têm estrutura ou função biológica conhecida (HOEY et al., 2004). Considera-se que a modificação dos pelos-

guarda em espinhos, com diferentes graus de dureza, evoluiu pelo menos seis vezes independentemente dentro de Rodentia (HOEY et al. 2004). Entretanto, os aspectos estruturais da morfologia envolvidos na convergência deste fenótipo, se existentes, ainda não foram investigados em detalhe (GONÇALVES, 2011). Como exceção, citam-se as inferências com base em descrições ultraestruturais comparativas e dados morfométricos apresentados por Chernova e Kuznetsov (2001), para espécies representativas das principais famílias de roedores contendo espécies espinhentas e, por Hoey et al. (2004), em relação a Muridae e Echimyidae.

Desta maneira, ainda são pouco conhecidos os caminhos evolutivos que conduziram a modificação estrutural do pelo em espinho, e em particular, se existe convergência entre os mecanismos que levaram à evolução da pelagem espinhenta dentre as diferentes famílias de roedores que apresentam esta característica (GONÇALVES, 2011). As bases genéticas responsáveis pela variação morfológica dos pelos também são pouco conhecidas, entretanto, sabe-se que há pelo menos dois caminhos evolutivos que resultam em um fenótipo de pelo espinhoso em roedores silvestres (GONÇALVES, 2018).

Recentemente, aspectos ultraestruturais (como padrão da cutícula e número de escamas) dos pelos aristiformes foram descritos em detalhes para diferentes táxons, em particular equimídeos e murídeos (CHERNOVA; KUZNETSOV, 2001; HOEY et al., 2004; DUARTE; LESSA, 2015), tendo como objetivo principal a identificação de caracteres únicos para diagnóstico taxonômico. Com relação à pele, não encontramos na literatura nenhuma descrição a respeito da organização básica desta estrutura nos roedores *Trinomys setosus* e *Trinomys yonenagae* (Echimyidae) (Fig. 3), equimídeos representantes do nosso estudo. Pelo fato do tegumento ser o órgão alvo da limpeza corporal, além desses animais apresentarem, em grande extensão corporal os pelos aristiformes, objetivamos realizar uma descrição morfo-histológica da pele e pelagem dos ratos-de-espinho a partir das análises de *Rattus norvegicus*, cujo padrão tegumentar está descrito na literatura básica.

Fig. 3. Indivíduos de *T. setosus* (A) e *T. yonenagae* (B). Além da pelagem convencional, os animais possuem pelos aristiformes nas regiões dorsal (que se estendem da região da cabeça até a base da cauda) e lateral do corpo. Como comumente encontrado para esse gênero, as espécies possuem uma diferença marcante na coloração da pelagem entre a região ventral (esbranquiçada) e dorso lateral (marrom-avermelhada) do corpo.

Fonte: A autora

2. Objetivos específicos

O estudo histológico da pele saudável dos indivíduos teve o intuito de avaliar a sua histologia em três regiões anatômicas distintas (dorsal, lateral e ventral). Foi realizada uma comparação das espessuras tegumentares e dos folículos pilosos e também da distribuição de glândulas sebáceas e folículos nas três espécies de roedores (quantificação morfométrica).

Também foi realizada uma análise morfológica dos pelos desses animais, os quais foram retirados das mesmas regiões descritas para a pele.

3. Material e Métodos

Todos os procedimentos elaborados foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA (Registro nº 16.5.576.59.4) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (Apêndice 1).

3.1. Animais

Para esta etapa do estudo, foram utilizados três animais (machos e fêmeas), de cada espécie. Os indivíduos de *T. yonenagae* foram descendentes de animais coletados no paleodeserto de dunas fixas da Vila Ibiraba, Barra, BA (10°48'S, 42°50'W) entre os anos de 1996 e 1998 (licença IBAMA 129/98), enquanto que os indivíduos de *T. setosus* descendem de animais coletados em remanescentes de Mata Atlântica em estágio secundário de regeneração na Fazenda Oitinga, a 1 km do distrito de Jaguaripe (13°00'S,

38°01' L) - Bahia (licença SISBIO 54841-1). Os indivíduos de *R. norvegicus* são provenientes do Biotério Central da USP de Ribeirão Preto.

3.2. Condições de cativeiro

Os animais são provenientes do Biotério de Roedores Silvestres do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento de Roedores Silvestres (LECO), onde são mantidos em salas isoladas de interferências externas e em período de claro-escuro invertido 12/12h, 3-120 Lux, com condições controladas de temperatura ($24\pm 2^{\circ}\text{C}$) e umidade ($82\pm 2\%$). A alimentação e água foram oferecidas *ad libitum* (Nuvilab CR-1 para ratos e camundongos), sendo que a dieta foi complementada com frutas, legumes, sementes variadas e suplemento vitamínico (Clusivol®). Os indivíduos de *R. norvegicus* foram alojados no Biotério de Roedores Silvestres e passaram por um período de aclimação às condições de claro-escuro invertido do local. A alimentação e água também foram oferecidas *ad libitum*.

3.3. Procedimentos cirúrgicos e processamentos histológicos

Para a preparação das lâminas, os animais (um macho e uma fêmea de cada espécie) foram eutanasiados (Uretana 25%; 1,25g/Kg; 5mL/Kg) e em seguida cada região destinada à retirada da pele passou pela remoção dos pelos. Para tal, foi utilizado creme depilatório (Veet®) que foi aplicado na região com ajuda de uma haste flexível com ponta de algodão. Após o produto agir por cerca de 2 minutos, a pelagem era puxada delicadamente com a ajuda de duas gazes. Imediatamente, foram retirados segmentos (de 1,5 cm para o rato Wistar e 1,0 cm para as espécies silvestres) das regiões cutâneas (Figs. 4 e 5). O material foi fixado em solução de formaldeído 10% por 24 horas e em seguida processado para a inclusão em parafina plástica (HISTOSEC®-Merck, Brasil). As preparações histológicas foram obtidas mediante cortes de 6µm de espessura, obtendo-se total de quatro cortes por região para que se procedesse à análise morfométrica do material. Para a inclusão do material foi realizada a rotina histológica convencional (BEHMER et al., 1976) e os cortes foram corados com Hematoxilina-Eosina.

As preparações histológicas foram analisadas em microscópio óptico de pesquisa (Olympus BX60). Foi utilizado também um equipamento de multianálises para a documentação, sendo composto por um microscópio fotográfico Zeiss, AxioPhot acoplado a uma câmera Axio Cam RMC.

Durante os procedimentos executados após a eutanásia, coletarem-se pelos das mesmas regiões destinadas ao processamento histológico para análise morfológica. Posteriormente, utilizou-se o equipamento de estereomicroscópio Leica M205C para a realização de fotografias.

Para a quantificação morfométrica das glândulas sebáceas e folículos, utilizou-se uma grade estereológica, que é uma figura retangular de área conhecida que contém em seu interior um número pré-determinado de pontos e segmentos cicloides. Esta grade foi sobreposta às figuras histológicas e foi realizada a contagem de pontos que caíam sobre a estrutura de interesse.

O volume parcial (V_v) das estruturas foi calculado pela razão entre o número de pontos da grade que caíam sobre o elemento em estudo e o número total de pontos da grade.

Fig. 4. Retirada de pele da região dorsal de *R. norvegicus*. Fonte: Thalita Prado.

Fig. 5. Retirada de pele da região ventral de *T. yonenagae*. Detalhe para a pele extremamente fina do animal.
Fonte: Thalita Prado

Em outro procedimento, com o intuito de se avaliar macroscopicamente o arranjo de distribuição de pelos nas regiões dorsal, lateral e ventral dos animais, indivíduos machos (um de cada espécie; eutanasiados sob as mesmas condições descritas) tiveram segmentos da pelagem cortadas rente à pele e, em seguida, cada porção foi fotografada (Câmera Canon EOS Rebel T6i 18-55mm).

4. Resultados

4.1. Análises histológicas

A seguir, imagens histológicas de cortes da pele de *R. norvegicus* (Wistar) (Figs. 6 a 11):

Fig. 6. Cortes histológicos da pele de *R. norvegicus*, ambos os sexos, região dorsal (A, B, C e D). **A:** Epiderme (E), derme (D) hipoderme (H) e camada muscular (CM). As setas indicam os folículos pilosos associados às glândulas sebáceas, HE, 2,5x. **B:** Epiderme (E), folículo piloso (FP), HE, 10x. **C:** Glândula sebácea (GS) associada ao folículo piloso (FP), HE, 20x. **D:** As setas indicam os queratinócitos (pretas) e célula de Langerhans (vermelha) na epiderme, HE, 20x.

Fig. 7. Cortes histológicos da pele de *R. norvegicus* fêmea, regiões dorsal (A e B) e ventral (C e D). **A:** Epiderme (E), derme (D) e camada muscular (CM). As setas indicam os folículos pilosos associados às glândulas sebáceas, HE, 2,5x. **B:** As setas indicam os queratinócitos na epiderme, HE, 10x. **C:** Epiderme, derme (D) e camada muscular. As setas indicam os folículos pilosos, HE, 2,5x. **D:** Glândulas sebáceas (GS) associadas aos folículos pilosos (FP), HE, 10x.

Fig. 8. Cortes histológicos da pele de *T. setosus* fêmea, regiões dorsal (A, B e C) e ventral (D). **A:** Epiderme (E), derme (D), hipoderme (H) e camada muscular (CM). As setas indicam os bulbos dos folículos pilosos associados às glândulas sebáceas. Observa-se a aglomeração de folículos em determinadas áreas, HE, 2,5x. **B:** Glândulas sebáceas (setas) associadas aos folículos pilosos (FP), HE, 10x. **C:** As setas indicam os queratinócitos na epiderme, HE, 20x. **D:** Epiderme (E), derme (D), hipoderme (H) e camada muscular (CM). As setas indicam os folículos pilosos (com pelos), HE, 2,5x.

Fig. 9. Cortes histológicos da pele de *T. setosus* fêmea, regiões lateral (A, B) e ventral (C e D). **A:** Glândulas sebáceas (setas) associadas aos folículos pilosos (FP) fundidos, HE, 10x. **B:** As setas indicam a epiderme com os núcleos de células, em sua maioria, queratinócitos, HE, 20x. **C:** Epiderme (E), derme (D), hipoderme (H) e camada muscular (CM). As setas indicam os bulbos dos folículos pilosos, HE, 2,5x. **D:** Glândulas sebáceas (setas) associadas aos folículos pilosos (FP) fundidos, HE, 10x.

Fig. 10. Cortes histológicos da pele de *T. yonenagae* macho, região dorsal (A, B, C e D). **A:** Epiderme (E), derme (D), hipoderme (H) e camada muscular (CM). As setas indicam os bulbos dos folículos pilosos. Observa-se a aglomeração de folículos em determinadas áreas, HE, 2,5x **B:** Glândulas sebáceas (GS) associadas aos folículos pilosos (FP), HE, 20x. **C:** Glândulas sebáceas (setas) associadas aos folículos pilosos (FP) fundidos, HE, 10x. **D:** Glândulas sebáceas (GS) associadas aos folículos pilosos (FP), HE, 20x.

Fig. 11. Cortes histológicos da pele de *T. yonenagae*, ambos os sexos, regiões lateral (A, B e C) e ventral (D). **A:** Epiderme (E), derme (D) e camada muscular (CM). As setas indicam os folículos pilosos, HE, 2,5x. **B:** Glândulas sebáceas (GS) associadas aos folículos pilosos (FP) fundidos, HE, 10x. **C:** Glândulas sebáceas (GS) associadas aos folículos pilosos (FP). As setas indicam os queratinócitos na epiderme, HE, 20x. **D:** Epiderme (E), derme (D) e camada muscular (CM). As setas indicam os folículos pilosos HE, 2,5x.

4.2. Análises dos pelos

Distribuição macroscópica dos pelos

A seguir, fotos da distribuição da pelagem em diferentes regiões corporais de *R. norvegicus*, *T. setosus* e *T. yonenagae* (Figs. 12 a 14):

Fig. 12. Padrão de distribuição dos pelos em *R. norvegicus*, regiões dorsal e lateral (A) e região ventral (B). Por se tratar de um animal idoso, este apresenta manchas na pele. Fonte: A autora

Fig. 13. Padrão de distribuição dos pelos em *T. setosus*, regiões dorsal e lateral (A) e região ventral (B). A espécie apresenta pelos aristiformes tanto na região dorsal (maior número) quanto na região lateral do corpo. Fonte: A autora

Fig. 14. Padrão de distribuição dos pelos em *T. yonenagae*, regiões dorsal e lateral (A) e região ventral (B). A espécie apresenta pelos aristiformes tanto na região dorsal (maior número) quanto na região lateral do corpo. Durante o corte da pelagem na região ventral, a pele fina se esticou e rasgou em determinados lugares (setas). Fonte: A autora

Morfologia dos pelos

A seguir, fotos dos pelos de diferentes regiões corporais de *R. norvegicus* (Fig. 15):

Fig. 15. Pelos guarda das regiões dorsal (A), lateral (B) e ventral (C) de *R. norvegicus*.

A seguir, fotos dos pelos de diferentes regiões corporais de *R. norvegicus*, *T. setosus* e *T. yonenagae* (Figs. 16 e 17):

Fig. 16. Pelos guarda das regiões dorsal (A e B), lateral (C e D) e ventral (E) de *T. setosus*. Observa-se a diferença morfológica dos pelos aristiformes comparados aos demais (A e C).

Fig. 17. Pelos guarda das regiões dorsal (A e B), lateral (C e D) e ventral (E) de *T. yonenagae*. Observa-se a diferença morfológica dos pelos aristiformes comparados aos demais (A e C).

4.3. Análises quantitativas

Através do aumento de 10x, verificarem-se os volumes parciais (Vv) de glândulas sebáceas e folículos pilosos das regiões dorsal e lateral das três espécies do estudo (Tab. 1 e 2):

Tab. 1. Quantificação morfométrica (percentual % $\pm$ desvio padrão) de folículos pilosos (FP) e glândulas sebáceas (GS) em *R. norvegicus*, *T. setosus* e *T. yonenagae*, ambos os sexos, região dorsal, aumento de 10x

Espécie	FP	GS
<i>R. norvegicus</i>	9,1 $\pm$ 13,6	2,0 $\pm$ 3,9
<i>T. setosus</i>	20,7 $\pm$ 5,3	1,7 $\pm$ 2,4
<i>T. yonenagae</i>	13,8 $\pm$ 13,0	1,2 $\pm$ 1,4

Tab. 2. Quantificação morfométrica (percentual % $\pm$ desvio padrão) de folículos pilosos (FP) e glândulas sebáceas (GS) em *R. norvegicus*, *T. setosus* e *T. yonenagae*, ambos os sexos, região lateral, aumento de 10x

Espécie	FP	GS
<i>R. norvegicus</i>	11,7 $\pm$ 20,5	3,4 $\pm$ 0,7
<i>T. setosus</i>	9,5 $\pm$ 6,2	2,6 $\pm$ 1,7
<i>T. yonenagae</i>	13,3*	3,1*

*Até o momento, apenas uma imagem estava disponível para análise

Através do aumento de 10x e 20x, verificou-se os volumes parciais (Vv) de glândulas sebáceas e folículos pilosos das regiões ventrais das três espécies do estudo (Tab. 3):

Tab. 3. Quantificação morfométrica (percentual % $\pm$ desvio padrão) de folículos pilosos (FP) e glândulas sebáceas (GS) em *R. norvegicus*, *T. setosus* e *T. yonenagae*, ambos os sexos, região ventral, aumentos de 10x e 20x

Espécie	FP	GS
<i>R. norvegicus</i>	8,3 $\pm$ 0,01	1,4 $\pm$ 0,01
<i>T. setosus</i>	12,2 $\pm$ 10,5	2,2 $\pm$ 3,0
<i>T. yonenagae</i>	5,2 $\pm$ 11,5	0,2 $\pm$ 0,6

As medidas da espessura do tegumento (epiderme + derme) das regiões dorsal, lateral e ventral das três espécies do estudo encontram-se a seguir (Tab. 4):

Tab. 4. Medidas das espessuras da pele (mm) das regiões dorsal (D), lateral (L) e ventral (V) de *R. norvegicus*, *T. setosus*, e *T. yonenagae*, fêmeas*

Espécie	D	L	V
<i>R. norvegicus</i>	0,22	-----	-----
<i>T. setosus</i>	0,47	0,40	0,87
<i>T. yonenagae</i>	0,22	0,23	0,50

* Pelo fato de haver descolamento/dobramento de camadas em determinadas lâminas (dificultando realizar medidas precisas do tegumento no aumento de 2,5x, optamos, até o momento, em apresentar as medidas tegumentares apenas dos indivíduos fêmeas

Foram realizadas medidas das espessuras dos folículos (corte transversal) das regiões dorsal e lateral das espécies silvestres. Os resultados encontram-se a seguir (Tab. 5):

Tab. 5. Medidas das espessuras do corte transversal dos folículos pilosos (μm) das regiões dorsal (D) e lateral (L) e ventral (V) de *T. setosus* e *T. yonenagae*, machos e fêmeas

Espécie	D	L	V
<i>T. setosus</i>	89,7 $\pm$ 2,0	54,7 $\pm$ 3,7	157,2 $\pm$ 77,2
<i>T. yonenagae</i>	39,7 $\pm$ 26,1	151,6 $\pm$ 73,2	-----

5. Discussão

De modo geral, o tegumento dos animais do estudo se estrutura em duas camadas principais, epiderme (com a presença predominante de queratinócitos) e derme, conforme descrições para mamíferos encontradas na literatura especializada (BANKS, 1992; HIB, 2003, Junqueira; Carneiro, 2008). Embora a localização da hipoderme tenha sido identificada em alguns cortes apresentados, não encontramos uma clara delimitação desta estrutura.

Também não observamos um limite definido para as camadas da derme. De fato, essa é uma característica que difere da pele humana, pois, em roedores, o limiar entre as camadas dérmicas (sobretudo a derme papilar e a derme reticular) é muito tênue ou praticamente inexistente (BANKS, 1992; SANTOS et al., 2006).

Com relação às medidas tegumentares apresentadas pelos animais, observamos que *T. yonenagae* possui valores menores que os apresentados por *T. setosus*. Camadas tegumentares mais espessas seriam esperadas para *R. norvegicus*, pois, conforme a literatura, em ratos da linhagem Wistar a pele possui cerca de 2 mm de espessura (HEBEL; STROMBERG, 1976). De qualquer forma, devemos considerar que um número maior de indivíduos seria necessário para obtermos maior robustez dos dados. Esses resultados, portanto, nos mostram surpreendentes, pois, através do convívio diário com os animais no biotério, observávamos que a espessura de sua pele é muito fina. Quando ocorria algum episódio de briga, por exemplo, notávamos a facilidade com que o tegumento se rasgava. O mesmo fato foi comprovado durante os procedimentos cirúrgicos para a retirada da pele. Enquanto não encontramos maiores dificuldades para

cortar a pele dos indivíduos da linhagem Wistar, enfrentamos complicações para se isolar a pele dos ratos-de-espinho, principalmente a da região ventral.

Embora encontramos, nessa região, valores um pouco maiores na espessura, acreditamos que a posição na qual tivemos que posicionar os animais para a retirada do tegumento pode ter influenciado no procedimento, pois a pele se encontrava mais esticada. As dificuldades encontradas para a fixação do tecido nas espécies silvestres podem, também, ter influenciado na qualidade dos cortes histológicos produzidos.

Não encontramos, à princípio, evidências sobre possíveis diferenças na espessura tegumentar entre machos e fêmeas. Pelo fato do objetivo de nosso trabalho ser predominantemente descritivo, utilizamos, até o momento, um número pequeno de animais para análises. Contudo, há na literatura indicativos sobre diferenças morfométricas existentes entre machos e fêmeas de uma mesma espécie. Em pacas, os machos apresentam espessura da camada córnea e da derme, assim como também a espessura da epiderme das regiões cervical e torácica, significativamente maiores do que as fêmeas (ISOLA et al., 2013).

Glândulas sebáceas foram encontradas em todas as regiões analisadas (tendência de uma distribuição homogênea), sendo que, na maioria das vezes, estavam localizadas próximo a um folículo piloso ou ao seu bulbo, à semelhança do que foi descrito para o tegumento de outros mamíferos (HIB, 2003; REIS et al., 2008; SOUZA et al., 2009; ISOLA et al., 2013). As glândulas sebáceas são, da forma que os pelos e as glândulas mamárias, estruturas celulares próprias dos mamíferos (MONTAGNA, 1967). As glândulas sebáceas são alveolares, simples e holócrinas (KRISTENSEN, 1975). O termo holócrino denota o tipo de secreção glandular no qual toda a célula secretora, junto com os produtos secretórios acumulados, forma o material secretado (DORLAND, 1999). Esses anexos epidérmicos estão distribuídos por toda a pele com pelos (WEBB; CALHOUM, 1954), mas são maiores e mais numerosas em determinadas regiões, como nos espaços interdigitais ou na face dorsal do pescoço (AFFOLTER; MOORE, 1994; SCOTT et al., 2001).

Os lóbulos sebáceos são constituídos por um grupo de alvéolos sebáceos contornados pela membrana basal e por uma única camada de células basais, denominadas células-reserva ou células-fonte (BANKS, 1992; GROSS et al., 2005). Essas células periféricas são precursoras dos sebócitos maduros, que amadurecem e morrem por apoptose à medida que migram da periferia da glândula em direção ao ducto excretor, um processo denominado holocitose (KÜHNEL, 2005). Durante esse processo,

os sebócitos acumulam lipídios em seu citoplasma (BACHA; WOOD, 1990; BANKS 1992; MONTEIRO-RIVIERE et al., 1993). Análises quantitativas específicas, no que se refere à área glandular ou à composição química, seriam necessárias para se determinar a produção de sebo produzida pelas glândulas, o que ocasionaria em uma discussão mais detalhada a respeito da lubrificação corpórea dos ratos-de-espinho do estudo. Entretanto, sabe-se que a presença de progesterona estimula a secreção sebácea em ratas (SHUSTER et al., 1977).

Não foram encontradas glândulas sudoríparas em nenhuma região corporal das três espécies, sendo que esses resultados estão de acordo com o que já foi descrito para roedores. A ausência desse anexo cutâneo também foi verificada por Isola et al. (2013) em seu trabalho sobre morfologia e morfometria do tegumento de pacas. Segundo Pereira et al. (1980), as capivaras são os únicos roedores a apresentarem glândulas sudoríparas na região da pele coberta por pelos e, de acordo com Lekagul e McNeely (1977), talvez a pelagem característica de certos roedores seja a causa da ausência de glândulas sudoríparas em seu tegumento. O mesmo não ocorre em outros mamíferos. Em seres humanos e cavalos, por exemplo, há um número considerável de glândulas sudoríparas sobre a maior parte da superfície do corpo, sendo que esses animais usam grande quantidade de água na regulação da temperatura corporal (SCHMIDT-NIELSEN; SCHMIDT-NIELSEN, 1949). Em contrapartida, em cães e gatos, as glândulas sudoríparas desempenham uma importante função na integridade da pele, mas não são fundamentais na termorregulação (AFFOLTER; MOORE, 1994). Determinados tipos de glândulas sebáceas, denominadas écrinas, são pequenas e localizadas na derme profunda dos coxins desses animais (BANKS, 1992; SCOTT et al., 2001), sendo constituídas de uma única camada de células epiteliais cuboides ou cilíndricas (SCOTT et al., 2001). Consequentemente, a perda de água através da pele é muito menor nesses animais. Os cães, mais precisamente, apresentam uma alta evaporação resultante do trato respiratório, além de regularem a temperatura pela hiperventilação que apresentam em determinadas situações (SCHMIDT-NIELSEN; SCHMIDT-NIELSEN, 1949).

Muitos roedores, como o rato-canguru (*Dipodomys sp*) (Rodentia: Heteromyidae), praticamente não apresentam evaporação através da pele. Habitando ambientes desérticos, esses animais não precisam de água para regular a temperatura corporal simplesmente porque ficam longe do calor (SCHMIDT-NIELSEN; SCHMIDT-NIELSEN, 1949). O hábito noturno, somado ao comportamento exibido por esses indivíduos, os quais vivem em tocas subterrâneas, são sustentados pela economia de água.

O mesmo ocorre, provavelmente, em *T. yonenagae*. Habitantes dos campos de dunas fixas localizadas à margem esquerda do rio São Francisco, BA (ROCHA, 1992; 1995), esses roedores de pequeno porte, assim como os ratos-cangurus, também apresentam hábito fossorial, e vivem (em grupos) em tocas subterrâneas úmidas e se escondem das temperaturas tórridas apresentadas durante o dia (SANTOS; LACEY, 2011).

Também, assim como os heteromídeos, *T. yonenagae* apresenta outras características comportamentais e também morfofisiológicas convergentes com as de outros roedores que habitam ambientes áridos, como locomoção saltatorial, coloração críptica, tamanho corpóreo pequeno e arredondado, patas posteriores longas e bula timpânica lisa e inflada (ROCHA, 1992, 1995; 2007; MARCOMINI, 2004).

Contrariamente, *T. setosus* habita áreas florestadas da Mata Atlântica e áreas de transição com o Cerrado e com a Caatinga (LARA et al., 2002). Sua coloração, semelhante à apresentada por sua espécie-irmã, *T. yonenagae*, provavelmente confere-lhe, como em outros roedores, proteção críptica contra predadores. Como discutido por Summer (1934) e Dice (1947) em trabalhos com *Chaetodipus intermedius* (rock pocket mice), a similaridade da coloração dorsal destes roedores com o substrato é adaptativa.

Acredita-se que os pelos, anexos epidérmicos queratinizados exclusivos dos mamíferos, eram escassos em espécies primitivas, possuindo uma função essencialmente tátil. Com a diversificação, irradiação e especialização desses animais, a pelagem passou a cobrir praticamente todo o corpo e a adquirir também as funções de termorregulação e proteção mecânica (HERSHKOVITZ, 1977; POUGH et al., 2003).

Normalmente, os pelos oriundos de diferentes partes do corpo de um mesmo indivíduo não variam de padrão (QUADROS; BRAGA, 1998). À exceção a esta regra estão os pelos de extremidades como orelhas, patas e cauda, os quais apresentam padrões diferentes do estante do corpo dos animais (RYGOOT; WYATT, 1980). Também não foram descritas na literatura diferenças evidentes entre machos e fêmeas quanto às características microestruturais dos pelos, com exceção de Rygoot e Wyatt (1980), que descreveram diferenças na pelagem da cabeça de ratos de laboratório. De fato, não observamos, nos animais do nosso estudo, diferenças evidentes, tanto relacionadas ao comprimento quanto à espessura, na pelagem convencional das três regiões analisadas.

Os pelos modificados aristiformes são, em geral, maiores e mais robustos que os pelos guarda convencionais, achatados dorsoventralmente e apresentam formato arqueado. Possuem também um sulco longitudinal em sua região mediana desde a base até o ápice da fibra (DUARTE, 2013). Essas características da pelagem aristiforme são

as mesmas apresentadas pelos equimídeos analisados, sendo que estes pelos possuem comprimento equivalente ao relatado na literatura. Para uma outra espécie de rato-de-espinho (*Trinomys mirapitanga*), os pelos aristiformes dorsais medem cerca de 24,9 mm, enquanto os laterais, 19,5 mm. Não observamos (análise macroscópica), nos animais do nosso estudo, diferenças evidentes relacionadas ao comprimento da pelagem convencional das três regiões analisadas.

Relatos obtidos a partir de observações pessoais realizadas em nosso biotério indicam um possível papel das propriedades dos pelos aristiformes em “dificultar” a fixação de ectoparasitas, visto que não era observado, em animais recém capturados, uma quantidade excessiva de ectoparasitas em seu tegumento, fato esperado (e já relatado) para outras espécies silvestres encaminhadas ao cativeiro.

Quanto aos folículos pilosos, estes estão distribuídos por quase toda a pele, menos nos coxins e no plano nasal. Entretanto, conforme também verificado em nossos animais, sua quantidade e tamanho podem ser variáveis (YAGER; WILCOCK, 1994). O estudo dos folículos da pele de mamíferos, especialmente em ovelhas, tem provocado interesse desde o século passado, sendo que pesquisadores veem encontrando mudanças em várias fases de crescimento dessas estruturas e relacionando-as em programas de seleção com o intuito de aumentar a produção de lã por animal (CARTER; CLARKE, 1957). Nossas análises mostram um padrão arredondado no diâmetro de folículos, porém, ao examinarmos estas estruturas presentes nas regiões ventrais dos animais silvestres, as vemos um pouco mais estiradas.

Em nosso estudo, observamos uma distribuição de volume de folículos pilosos que tende a ser homogênea nas três regiões corporais analisadas. Entretanto, verificamos uma aglomeração de folículos em determinadas áreas de *T. setosus* e *T. yonenagae*, muitos deles apresentando as bainhas radiculares externas fundidas. A princípio, supúnhamos que poderia haver um padrão peculiar de distribuição da pelagem nesses animais, porém, macroscopicamente, não observamos indícios aparentes dessa relação. Tanto análises de um número maior de cortes quanto o uso de outras ferramentas microscópicas se mostram necessários para se investigar esse padrão de distribuição de estruturas foliculares apresentados pelos equimídeos.

O tegumento de um animal, por estar em contato direto com o seu ambiente, proporciona proteção mecânica dos tecidos moles e também atua como uma barreira contra estresses fisiológicos encontrados em seu habitat (HILDEBRAND, 1988). Seu estudo pode refletir o modo de vida de cada espécie, pois a pele está em contato direto

com o meio ambiente e as propriedades deste órgão podem variar em relação ao local em que cada animal vive (KLAUER et al., 1997) e, além do mais, a morfologia do tegumento pode ser um indicador mais confiável sobre o habitat e o modo de vida dos animais do que a sua própria filogenia (DALY; BUFFENSTEIN, 1998).

As análises morfológicas do tegumento dos equimídeos evidenciam o mesmo padrão anteriormente descrito para roedores, sendo que a consequência da ausência de glândulas sudoríparas pode nos levar a uma rica discussão a respeito dos aspectos comportamentais exibidos por esses animais. Os pelos, elementos importantes no auxílio da manutenção da temperatura, além de favorecerem a proteção e a percepção com relação ao meio (LARA-RUIZ; CHIARELLO, 2005), têm sido utilizados, no decorrer dos anos, em estudos destinados à classificação e identificação de mamíferos. Nesse aspecto, análises envolvendo a pelagem aristiforme também de mostra promissora, ainda mais em um cenário crescente de estudos e programas de conservação envolvendo roedores silvestres. Contudo, a função específica desses pelos modificados ainda não está descrita. A princípio, podemos observar, em nossos resultados, um padrão semelhante de pelagem aristiforme exibida por *T. setosus* e *T. yonenagae*, entretanto, o padrão de distribuição dos folículos pilosos se mostrou intrigante e não estamos confiáveis, até o presente momento, em tentar propor um possível esclarecimento a respeito dessas observações.

A quantificação estereológica, que se constituiu em um instrumento valioso em análises quantitativas histológicas, mostra-se promissora em nosso estudo, ainda que tenhamos utilizado um número pequeno de indivíduos e amostras teciduais. À vista disso, conforme já mencionado, análises futuras seriam necessárias para se quantificar o conteúdo lipídico das glândulas sebáceas dos roedores e o que isso influenciaria nas características da pelagem.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Prof. Dr. André Luis Cruz (UFBA) pelo valioso apoio durante os procedimentos histológicos e estereológicos, à técnica Vani Maria Alves Corrêa (FMRP-USP) pela ajuda no processamento do material histológico, e ao Prof. Dr. Eduardo Andrade de Almeida (FFCLRP-USP) pela ajuda com o uso da lupa para fotografar os pelos. Este trabalho recebeu subsídios da CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e PROEX (Programa de Excelência Acadêmica da Capes).

Capítulo 3

1. Efeito da restrição hídrica sobre o comportamento de autolimpeza de duas espécies de *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae)

A autolimpeza é definida como uma série de comportamentos de cuidado dirigidos ao corpo do próprio animal (IMMELMANN; BEER, 1989; BERRIDGE, 1990; SPRUIJT; VAN HOOFF; GISPEN, 1992). Em roedores, esse comportamento pode ser empregado para diversos fins (SHANAS; TERKEL, 1996; BURSTEN e al., 2000; HAWLENA et al., 2007), sendo que o animal perde água ao espalhar saliva nos pelos durante a lavagem corporal. Dados de Ritter e Epstein (1974) indicam que, na ausência de estresse térmico, 1/3 da perda de água evaporativa de linhagens albinas do rato (*Rattus norvegicus*) ocorre pela salivação, durante a autolimpeza.

Com relação aos roedores neotropicais, a espécie *Trinomys yonenagae*, conhecida popularmente como rabo-de-facho, habita a região semiárida dos campos de dunas fixas localizadas à margem oeste do rio São Francisco, BA (ROCHA; 1992, 1995). O comportamento de autolimpeza foi descrito para a espécie e estudos indicaram que tanto a frequência quanto à duração de autolimpeza no rabo-de-facho são baixas quando comparadas às de outros roedores (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000; MANAF; MORATO; SPINELLI OLIVEIRA, 2003). Contudo, ainda não foi estudado o efeito da restrição hídrica sobre o comportamento de autolimpeza de *T. yonenagae*, sendo que um é diretamente ligado ao outro pelo fato da autolimpeza poder significar perda hídrica ao animal. No presente trabalho, investigamos o comportamento da autolimpeza sob efeito de restrição hídrica em *T. yonenagae*, ambiente de uma região semi-desértica (Caatinga), comparando-o com a espécie de ambiente méxico de Mata Atlântica *T. setosus* e esperando um comportamento diferente entre essas duas espécies de mesmo gênero.

2. Objetivos

2.1. Objetivos Gerais

Diante do que foi exposto, é objetivo geral do presente capítulo a análise do papel do comportamento de autolimpeza na biologia de *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995) e *T. setosus* (Desmarest, 1817). Será realizada uma análise comparativa com outra espécie de roedor, *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), a qual o embasamento descrito na literatura para o comportamento dessa espécie nos serviu como referência.

2.2. Objetivos Específicos

Os objetivos específicos incluem:

- A descrição detalhada do etograma de autolimpeza em *T. yonenagae* e *T. setosus*;
- Investigação do efeito da restrição hídrica em *T. yonenagae* e *T. setosus* sobre o comportamento de autolimpeza;
- Investigação do efeito da sujeira em *T. yonenagae* e *T. setosus* sobre o comportamento de autolimpeza;
- A determinação da perda hídrica associada à restrição hídrica.

3. Material e Métodos

Todos os procedimentos elaborados foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA (Registro nº 16.5.576.59.4) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (Apêndice 1).

3.1. Sujeitos experimentais

Para as filmagens dos comportamentos, foram utilizados 16 indivíduos adultos da espécie *T. yonenagae* ($133,4 \pm 13,8\text{g}$), 13 indivíduos da espécie *T. setosus* ($249,5 \pm 36,4\text{g}$), e 14 indivíduos de *R. norvegicus* ($306,9 \pm 35,6\text{g}$), de ambos os sexos. Os indivíduos de *T. yonenagae* foram descendentes de animais coletados no paleodeserto de dunas fixas da Vila Ibiraba, Barra, BA ($10^{\circ}48'S$, $42^{\circ}50'W$) entre os anos de 1996 e 1998 (licença IBAMA 129/98), enquanto que os indivíduos de *T. setosus* foram coletados em remanescentes de Mata Atlântica em estágio secundário de regeneração na Fazenda Oitinga, a 1 km do distrito de Jaguaripe ($13^{\circ}00'S$, $38^{\circ}01'W$) - Bahia (licença SISBIO 54841-1). Alguns indivíduos descendiam dos animais coletados. Os indivíduos de *R. norvegicus* foram provenientes do Biotério Central da USP de Ribeirão Preto.

3.2. Condições de cativeiro

Os animais foram provenientes do Biotério de Roedores Silvestres do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento de Roedores Silvestres (LECO), onde foram mantidos em salas isoladas de interferências externas e em período de claro-escuro invertido 12/12h, 3-120 Lux, com condições controladas de temperatura ($24 \pm 2^{\circ}\text{C}$) e umidade ($82 \pm 2\%$). A alimentação e água foram oferecidas *ad libitum* (Nuvilab CR-1 para ratos e camundongos), sendo que a dieta foi complementada com frutas, legumes, sementes variadas e suplemento vitamínico (Clusivol®). Os indivíduos foram divididos em duplas ou trios contidos em gaiolas de polipropileno tamanho-padrão (40x33x16cm) com tampo

de metal e forradas com três centímetros de maravalha. Alguns indivíduos de *T. setosus* também foram deixados no chão, ocupando baias (60x60x25cm) também forradas com maravalha (Fig. 1). As caixas e baias nas quais todos os animais estavam alojados foram higienizadas semanalmente.

Pelo fato dos *T. yonenagae* e *T. setosus* serem animais silvestres, cuidados especiais foram tomados para que pudéssemos interferir o mínimo possível em seus hábitos. Em todas as condições experimentais, os animais não eram diretamente manuseados pelo experimentador. Em lugar disso, eram transportados de suas gaiolas convencionais às caixas experimentais através de recipientes plásticos. Durante esse processo o recipiente era colocado no interior da gaiola convencional e o experimentador esperava que o animal adentrasse no recipiente de transporte.

Os indivíduos de *R. norvegicus* foram alojados no Biotério de Roedores Silvestres e passaram por um período de aclimação às condições de claro-escuro invertido do local. Foram divididos em duplas e colocados em gaiolas de polipropileno, com as mesmas dimensões das caixas dos animais silvestres. As gaiolas eram forradas com quatro centímetros de maravalha e a higienização era feita a cada dois dias. A alimentação e água também foram oferecidas *ad libitum* (Nuvilab CR-1 para ratos e camundongos) e a dieta foi complementada com sementes de girassol.

Fig. 1. Família de *T. setosus* ocupando uma das baias. Fonte: A autora

3.3. Registros comportamentais

Os registros comportamentais foram feitos através de uma câmera portátil (Sony®, modelo Handycam Vision CCD-TRV150), sobre um tripé. Da mesma maneira

que demais comportamentos pré-estabelecidos, as frequências comportamentais de autolimpeza, bem como a duração, foram quantificadas através do método “todas as ocorrências” (ALTMANN, 1974).

3.4. Procedimentos experimentais

3.4.1. Condições controle (C)

Este estudo foi realizado em uma das salas do biotério (Temperatura: 25°C). Inicialmente, os indivíduos em condições *ad libitum* foram pesados e colocados em aquários individuais (25x40x19cm, com tampas gradeadas), sem maravalha (Fig. 2), e em seguida, filmados por 30 minutos. Os comportamentos foram registrados com a câmera portátil. Após esse período, os animais foram pesados novamente para que se estabelecesse a perda hídrica (mg/h.Kg) dos animais em condições de controle.

Fig. 2. Aquário de vidro com tampas gradeadas para filmagens. Fonte: A autora

3.4.2. Condições de restrição hídrica (RH)

Para verificar o papel da hidratação do animal sobre o comportamento de autolimpeza, os animais foram desidratados (24h, espécies silvestres; 12h, ratos Wistar) e, em seguida, filmados por 30 minutos. Os tempos de desidratação foram baseados em estudos anteriores (SILVA, 2005). Para que se estabelecesse perda hídrica (mg/h.Kg) dos animais em condições de restrição hídrica, os animais foram pesados antes e após o período de restrição. Houve um intervalo de pelo menos uma semana entre os diferentes tratamentos, reduzindo os possíveis efeitos de estresse sobre a fisiologia e o comportamento dos animais.

3.4.3. Condições sujeira (S)

Para verificar se sujeira é capaz de estimular o comportamento de autolimpeza, os animais foram “sujados” com amido de milho (MAIZENA®) antes de cada sessão experimental. Esta substância foi escolhida pelo fato de ser atóxica, não possuir cheiro e se impregnar facilmente à pelagem dos animais. Para tal, eram pesados 5g (para *T. yonenagae*) e 10g (para *T. setosus* e *R. norvegicus*) de amido de milho e, em seguida, com a ajuda de uma peneira, o conteúdo era espalhado sobre o corpo do animal, impregnando sobretudo a região dorsal, cabeça e vibrissas.

3.4.4. Condições de restrição hídrica + sujeira (RH + S)

Para verificar os efeitos da restrição hídrica atrelada à sujeira, os animais foram desidratados (24h, espécies silvestres; 12h, ratos Wistar) e, anteriormente à sessão de filmagem, sujados novamente com o amido de milho (sob as mesmas condições já descritas). Para que se estabelecesse novamente a perda hídrica (mg/h.Kg) dos animais em condições de restrição hídrica, os animais foram pesados antes e após o período de restrição. O tempo entre este e o tratamento RH foi de 4 semanas.

4. Análises de dados

4.1. Análise quantitativa

As imagens dos comportamentos de autolimpeza capturadas pelas filmagens foram observadas e analisadas em velocidade reduzida através de programa para edição de vídeos (VLC 2.2.6). Simultaneamente às observações das filmagens em uma janela na tela do computador, os comportamentos foram transcritos para o programa computacional EthoLog 2.2 (OTTONI, 2000). Após a transcrição, o número de eventos comportamentais foi contado e registrado, assim como o tempo real de exibição dos eventos. As filmagens dos grupos analisados totalizaram 1560 minutos para *T. setosus*, 1920 minutos para *T. yonenagae* e 1680 minutos para *R. norvegicus* e a duração total de cada subunidade registrada foi medida em segundos e expressa em porcentagem do tempo total de cada sessão experimental.

Realizou-se uma análise para ilustrar o tempo despendido com a lavagem corporal, para cada animal em todos os tratamentos, durante os 30 minutos de cada sessão experimental. Para tal, utilizou-se o programa GraphPad Prism Software 7.03 (Apêndice 2).

4.2. Análise Estatística

Para as análises estatísticas dos dados, realizou-se, primeiramente, um teste de normalidade (Shapiro-Wilk) e verificou-se que os dados não eram paramétricos. Como os dados correspondem à frequência de tempo, atendem a uma curva de *Poisson* e foi realizada a transformação desses dados em *arcoseno*. Em seguida, realizou-se o teste de Mann-Whitney para comparar dois tratamentos e o teste de Friedman com *post-hoc* de Dunn para verificar se houve diferença significativa na duração dos eventos comportamentais entre os grupos. Para avaliar a perda de massa corporal, utilizou-se o teste *t* de *Student*. Todos os cálculos estatísticos foram efetuados pelo programa GraphPad Prism Software 7.03 e o nível de significância (α) adotado foi de 5% (ZAR, 1996).

5. Resultados

5.1. Etogramas

O etograma de autolimpeza da espécie controle *R. norvegicus* foi composto por oito categorias já descritas, sendo que todos os comportamentos foram identificados durante as sessões experimentais. Em nosso trabalho, foram acrescentados as categorias ‘urinar’ e ‘defecar’ (Tab. 1):

Tab. 1: Definições das categorias comportamentais analisadas no presente trabalho, para *R. norvegicus*, segundo as descrições de Grant e Mackintosh (1963) e Draper (1967).

Categoria	Definição
Atividade	Envolve as seguintes ações: deslocar-se de um lado ao outro do aquário, farejar, cheirar, chacoalhar (<i>shaking</i>)** e levantar-se sobre os membros inferiores (<i>rearing</i>).
Não-atividade	Envolve qualquer ação que não esteja relacionada à locomoção, como <i>freezing</i> e posturas de repouso ou alerta. Na postura de repouso, o animal está deitado sobre o estômago (membros fletidos sob o corpo), apresentando forma do corpo esférica, cauda rente ao chão e geralmente enrolada ao redor do corpo lateral (membros fletidos e corpo curvado). Em alerta, o animal pode estar parado com as quatro patas no chão, apresentado orelhas erguidas, olhos abertos, cauda esticada ou levantada, com ou sem movimentos de vibrissas ou focinho. O animal pode também estar parado com apenas as patas posteriores no chão, com a região do períneo

	encostada no chão, tronco ereto, cauda esticada, orelhas erguidas, olhos abertos, com ou sem movimentos de vibrissas ou focinho.
Lavar face*#	O animal lambe as patas anteriores e as passam repetidas vezes na região da face. Os movimentos podem se estender até outras regiões da cabeça.
Lavar corpo*#	O animal lambe diretamente diversas partes do corpo, incluindo as regiões dorsal, ventral e também pode lambe as patas. Esta categoria pode ser acompanhada do ‘pentear’, que significa lambe e pentear o pelo dos flancos, patas posteriores, abdômen e cauda com os dentes incisivos.
Lavar genitália*#	O animal, curvando o corpo, lambe a região anogenital. O animal realiza uma curvatura dorsoventral do corpo, flexionando o pescoço até tocar a parte genital, no sentido de baixo para cima do seu corpo.
Coçar*	O animal utiliza uma das patas posteriores e a esfrega na região da cabeça (incluindo orelhas, focinho e dorso da cabeça) ou na lateral do corpo.
Urinar	Com as quatro patas no chão, região posterior levemente abaixada e cauda levantada (com pequenos movimentos da cauda e região posterior do corpo), o animal urina.
Defecar	Com as quatro patas no chão, região posterior levemente abaixada e cauda levantada (com pequenos movimentos da cauda e região posterior do corpo), o animal defeca.

*Categorias relacionadas ao comportamento de autolimpeza

#Categorias do comportamento de autolimpeza relacionadas à perda de água através da saliva.

**Ou *headshake*: chacoalhar o corpo e/ou chacoalhar a cabeça. Descrito para diversas espécies de roedores, entre elas, para *Rattus norvegicus* por Berridge (1990).

Segundo as descrições de Grant e Mackintosh (1963), Draper (1967) e Manaf e Spinelli Oliveira (2000), foram identificadas nove categorias comportamentais para *T. yonenagae* e *T. setosus*. De acordo com as nossas observações, acrescentamos as categorias ‘urinar’, ‘defecar’ e ‘não identificado’. As descrições das categorias comportamentais quantificadas constam na tabela 2:

Tabela 2: Definições das categorias comportamentais analisadas no presente trabalho, para *T. yonenagae* e *T. setosus*, segundo as descrições de Grant e Mackintosh (1963), Draper (1967) e Manaf e Spinelli Oliveira (2000).

Categoria	Definição
Atividade	Envolve as seguintes ações: deslocar-se de um lado ao outro do aquário, farejar, cheirar, dar pequenos pulos, cavar, chacoalhar (<i>shaking</i>)**, sonorizar)*** e levantar-se sobre os membros inferiores (<i>rearing</i>).
Não-atividade	Envolve qualquer ação que não esteja relacionada à locomoção, como <i>freezing</i> e posturas de repouso ou alerta. Na postura de repouso, o animal está deitado sobre o estômago (membros fletidos sob o corpo), apresentando forma do corpo esférica, cauda rente ao chão e geralmente enrolada ao redor do corpo lateral (membros fletidos e corpo curvado). Em alerta, o animal pode estar parado com as quatro patas no chão, apresentado orelhas erguidas, olhos abertos, cauda esticada ou levantada, com ou sem movimentos de vibrissas ou focinho. O animal pode também estar parado com apenas as patas posteriores no chão, com a região do períneo encostada no chão, tronco ereto, cauda esticada, orelhas erguidas, olhos abertos, com ou sem movimentos de vibrissas ou focinho.
Lavar face*#	O animal lambe as patas anteriores e as passam repetidas vezes (ou não) na região da face. Os movimentos podem se estender até outras regiões da cabeça.
Lavar corpo*#	O animal lambe diretamente diversas partes do corpo, incluindo as regiões dorsal, ventral e também pode lamber as patas. Esta categoria pode ser acompanhada do ‘pentear’, que significa lamber e pentear o pelo dos flancos, patas posteriores, abdômen e cauda com os dentes incisivos.
Lavar genitália*#	O animal, curvando o corpo, lambe a região anogenital. O animal realiza uma curvatura dorsoventral do corpo, flexionando o pescoço até tocar a parte genital, no sentido de baixo para cima do seu corpo.

Coçar*	O animal utiliza uma das patas posteriores e a esfrega na região da cabeça (incluindo orelhas, focinho e dorso da cabeça) ou na lateral do corpo.
Urinar	Com as quatro patas no chão, região posterior levemente abaixada e cauda levantada (com pequenos movimentos da cauda e região posterior do corpo), o animal urina.
Defecar	Com as quatro patas no chão, região posterior levemente abaixada e cauda levantada (com pequenos movimentos da cauda e região posterior do corpo), o animal defeca.
Não identificado	Quando não é possível identificar o comportamento do animal. Ocorre muito raramente, geralmente quando o animal está de costas para a câmera e não é possível ter uma identificação precisa de determinado movimento realizado por ele.

*Categorias relacionadas ao comportamento de autolimpeza.

#Categorias do comportamento de autolimpeza relacionadas à perda de água através da saliva.

**Ou *headshake*: chacoalhar o corpo e/ou chacoalhar a cabeça. Descrito para diversas espécies de roedores, entre elas, para *Rattus norvegicus* por Berridge (1990).

***Esta categoria inclui vocalização e o comportamento de *tamborilar* em *T. yonenagae* (Manaf e Spinelli Oliveira, 2000), e o comportamento de “bater” por *T. setosus*, repetidas vezes, uma das patas posteriores no chão (observação deste estudo).

5.2. Massa corporal

5.2.1. Grupos restrição hídrica (RH)

Os indivíduos das três espécies perderam peso corporal significativo durante o período de 24 ou 12 horas de restrição hídrica ($t = 13,20$; $p < 0,0001$, *T. yonenagae*; $t = 12,19$; $p < 0,0001$, *T. setosus*; $t = 19,39$; $p < 0,0001$, *R. norvegicus*) (Tab. 3):

Tabela 3: Médias dos valores do peso corporal (g) de *T. yonenagae* (n=16), *T. setosus* (n=13) e *R. norvegicus* (n=14) (Grupo RH). As médias da perda hídrica em mg/h.Kg e porcentagem também estão representadas.

Espécie	Peso corporal antes restrição hídrica (g)	Peso corporal após restrição hídrica (g)	Perda hídrica (mg/h.Kg)	% de perda hídrica
<i>Trinomys setosus</i>	261,0±24,6	246,7±22,0	2,3±0,6	5,4±1,4
<i>Trinomys yonenagae</i>	134,1±14,3	124,3±13,1	3,0±0,8	7,3±1,9
<i>Rattus norvegicus</i> *	310,2±35,6	297,3±34,8	3,5±0,5	4,2±0,8

*Restrição hídrica de 12 horas

5.2.2. Grupos restrição hídrica + sujeira (RH + S)

Os indivíduos das três espécies perderam peso corporal significativo durante o período de 24 ou 12 horas de restrição hídrica ($t = 13,02$; $p < 0,0001$, *T. yonenagae*; $t = 16,40$; $p < 0,0001$, *T. setosus*; $t = 11,94$; $p < 0,0001$, *R. norvegicus*). (Tab. 4):

Tabela 4: Médias dos valores do peso corporal (g) de *T. yonenagae* (n=16), *T. setosus* (n=13) e *R. norvegicus* (n=14) (Grupo RH). As médias da perda hídrica em mg/h.Kg e porcentagem também estão representadas.

Espécie	Peso corporal antes restrição hídrica (g)	Peso corporal após restrição hídrica (g)	Perda hídrica (mg/h.Kg)	% de perda hídrica
<i>Trinomys setosus</i>	259,4±17,3	238,6±17,3	3,3±0,7	8,0±1,8
<i>Trinomys yonenagae</i>	133,4±13,5	123,6±12,8	3,0±0,9	7,3±2,1
<i>Rattus norvegicus</i> *	314,6±36,4	299,8±35,2	3,9±1,2	4,7±1,5

*Restrição hídrica de 12 horas

5.3. Duração dos comportamentos

Pelo fato dos animais de ambas as espécies exibirem taxas muito baixas de determinados comportamentos durante os 30 minutos de cada sessão experimental, fundimos algumas categorias para a análise estatística: ‘coçar’, ‘urinar’, ‘defecar’ e ‘não identificado’ foram fundidas em “Outros”. As taxas das categorias relacionadas à perda de água pelo animal também se mostraram baixas, quando comparadas a comportamentos que envolviam ‘Atividade’ e ‘Não-atividade’. Desta forma, as categorias ‘Lavar face’, ‘Lavar corpo’ e ‘Lavar genitália’ foram fundidas em ‘Lavar’, resultando em quatro categorias: ‘Atividade’, ‘Repouso’, ‘Lavar’ e ‘Outros’.

Os resultados a seguir representam a duração (em %) dos comportamentos exibidos e quantificados durante cada sessão experimental em todos os tratamentos (Figs. 3 a 6):

Fig. 3. Porcentagem da categoria comportamental ‘Atividade’ em *T. setosus* (Ts), *T. yonenagae* (Ty) e *R. norvegicus* (Wis): Grupos Controle (C), Restrição Hídrica (RH), Sujeira (S) e Restrição Hídrica + Sujeira (RH+S). Os dados apresentados indicam a média $\pm$ erro padrão.

a indica $p < 0,05$ vs. Ts C; *b* indica $p < 0,05$ vs. Ts RH; *c* indica $p < 0,05$ vs. Ts S; *d* indica $p < 0,05$ vs. Wis C; *e* indica $p < 0,05$ vs. Wis C.

* indica $p < 0,0001$ vs. Ty RH, vs. Wis RH e vs. Wis RH+S.

** indica $p < 0,0001$ vs. Wis C.

*** indica $p < 0,0001$ vs. Wis RH+S.

Fig. 4. Porcentagem da categoria comportamental ‘Repouso’ em *T. setosus* (Ts), *T. yonenagae* (Ty) e *R. norvegicus* (Wis): Grupos Controle (C), Restrição Hídrica (RH), Sujeira (S) e Restrição Hídrica + Sujeira (RH+S). Os dados apresentados indicam a média $\pm$ erro padrão.

a indica $p < 0,05$ vs. Ts C; *b* indica $p < 0,05$ vs. Ts RH; *c* indica $p < 0,05$ vs. Ts S; *d* indica $p < 0,05$ vs. Wis C; *e* indica $p < 0,05$ vs. Wis C.

* indica $p < 0,0001$ vs. Ty RH+S e vs. Wis RH+S.

** indica $p < 0,0001$ vs. Wis C.

Fig. 5. Porcentagem da categoria comportamental ‘Lavar’ em *T. setosus* (Ts), *T. yonenagae* (Ty) e *R. norvegicus* (Wis): Grupos Controle (C), Restrição Hídrica (RH), Sujeira (S) e Restrição Hídrica + Sujeira (RH+S). Os dados apresentados indicam a média $\pm$ erro padrão.

a indica $p < 0,05$ vs. Ts C; *b* indica $p < 0,05$ vs. Ts C; *c* indica $p < 0,05$ vs. Ts RH; *d* indica $p < 0,05$ vs. Ts RH.

* indica $p < 0,0001$ vs. Wis C

f indica $p < 0,0001$ vs. Ts C e vs. Wis C

g indica $p < 0,0001$ vs. Ts RH e vs. Wis RH

h indica $p < 0,0001$ vs. Ts S e vs. Wis S

i indica $p < 0,0001$ vs. Ts RH+S e vs. Wis RH+S

Fig. 6. Porcentagem da categoria comportamental ‘Outros’ em *T. setosus* (Ts), *T. yonenagae* (Ty) e *R. norvegicus* (Wis): Grupos Controle (C), Restrição Hídrica (RH), Sujeira (S) e Restrição Hídrica + Sujeira (RH+S). Os dados apresentados indicam a média $\pm$ erro padrão.

* indica $p < 0,0001$ vs. Wis C; Ty C; Ty S

** indica $p < 0,0001$ vs Wis S

*** indica $p < 0,0001$ vs Wis RH+S; Ty RH+S

6. Discussão

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*). Segundo esses autores, a categoria ‘lavar’ é definida como a alternância entre lambe as patas dianteiras e passá-las sobre a lateral da cabeça. Em nosso trabalho, achamos conveniente nomear as subdivisões ‘lavar face’, ‘lavar corpo’ e ‘lavar genitália’, as quais representam o uso de saliva pelo animal durante os surtos de autolimpeza.

Com relação a esse comportamento, até o presente estudo, não havia dados na literatura para o equimídeo *T. setosus*. Estudos comprovam que as diferenças nos padrões de autolimpeza são consistentes entre espécies próximas (BUSSAB, 1982) e, através de nossas observações, verificamos que os padrões comportamentais para essa espécie são congruentes aos encontrados em trabalhos com outros roedores, inclusive para a espécie irmã *T. yonenagae*. A espécie de ambiente méxico apresenta as mesmas subunidades (lavar, pentear, coçar e lambe a região anogenital) observadas e descritas não só para ratos Wistar mas para diversas outras espécies, como: *Agouti paca* (SABATINI; COSTA, 2001), *Cavia porcellus* (LACHER, 1981; BERRIDGE, 1990), *Dypodomys merriani*

(BORCHELT et al., 1976), *Microtus pennsylvanicus* (GEYER; KORNET, 1992), *Spalax ehrenbergi* (SHANAS; TERKEL, 1996), *Meriones unguiculatus* (SHANA; TERKEL, 1996) e *Mus musculus* (BERRIDGE, 1990).

Em nosso trabalho, verificamos que a duração do comportamento de autolimpeza em *T. setosus* mostra-se maior do que a encontrada para *T. yonenagae* (C: $1,6\% \pm 2,1$, Ty; $6,8\% \pm 4,4$, Ts; RH: $2,1\% \pm 2,9$, Ty; $9,2\% \pm 6,4$, Ts; S: $2,3\% \pm 1,9$, Ty; $18,5\% \pm 9,4$, Ts; RH+S: $3,3\% \pm 2,3$, Ty; $15,9\% \pm 8,9$, Ts). Esse resultado corrobora dados obtidos por Manaf e colaboradores (2003) durante o teste de campo aberto. No estudo, a duração da autolimpeza observada em outro equimídeo de ambiente méxico, *T. iheringi*, em 5 minutos, mostrou-se maior ($9,4 \pm 1,9$ s) que a encontrada para *T. yonenagae* ($1,1 \pm 0,6$ s). Também, neste teste, observou-se que a duração média da autolimpeza das espécies de *Trinomys* presentes foi menor que a encontrada para *R. norvegicus* ($31 \pm 6,0$ s). Portanto, a maior duração de lavagem corporal encontrada nos ratos Wistar do nosso estudo, em situação controle, já era esperada.

Com relação a como os indivíduos se comportam nos diferentes tratamentos experimentais, observamos que *T. setosus* e *R. norvegicus* tendem a apresentar intensidades homogêneas na frequência de limpeza corporal, sendo que a intensidade deste comportamento varia entre os indivíduos. Nota-se que é recorrente estes animais iniciarem a autolimpeza nos primeiros 5 minutos de filmagens, e muitos deles mantiveram a autolimpeza até os minutos final da filmagem. Observa-se também a tendência dos indivíduos aumentarem tanto a frequência quanto a intensidade de limpeza corporal durante os tratamentos S e RH+S. Em *T. yonenagae*, verificamos menores valores de frequência e intensidade de autolimpeza quando comparadas ao outro equimídeo e ao rato Wistar. Muitos indivíduos de rabo-de-facho, inclusive, não apresentaram comportamento de autolimpeza durante os períodos de filmagens. Porém, assim como ocorreu nas outras duas espécies, os indivíduos de *T. yonenagae* tendem também a aumentarem a taxa de autolimpeza ao longo do tempo nos tratamentos S e RH+S.

A menor duração de autolimpeza em *T. yonenagae* pode demonstrar uma estratégia comportamental da espécie relacionada à economia de água. Espera-se que espécies que habitam ambientes secos apresentem mecanismos para lidar com a privação de água a longo prazo que geralmente aquelas que vivem em ambientes úmidos não possuem. Além do mais, a privação de água a longo prazo pode ser relevante mesmo para animais que habitam ambientes méxicos (RIBEIRO et al., 2004). Conforme podemos

observar, embora *T. setosus* não tenha apresentado diminuição da lavagem corporal após o período de restrição hídrica, uma diminuição na duração de categorias relacionadas à Atividade foi observada em 92,3% dos indivíduos. Em contrapartida, a sujeira corporal atrelada ao período de restrição de água ocasionou o aumento de comportamentos relacionados a deslocamento nesses animais (C: $64,4\% \pm 22,6$; RH: $38,9\% \pm 18,0$; RH+S: $71,2\% \pm 12,8$).

Mamíferos possuem altas taxas metabólicas e podem apresentar uma perda substancial de água através da ventilação pulmonar (RIBEIRO et al., 2004). Pelo fato de as espécies silvestres estudadas apresentarem valores relativamente baixos de metabolismo basal (FABIO-BRAGA; KLEIN, 2018), a perda de peso provavelmente deve ter sido menor que a encontrada em roedores que possuem metabolismo mais alto, como demonstrado por Silva (2005), que descreve *R. norvegicus* tendo significativa perda de peso corporal comparada a *T. yonenagae* em um período de 18 horas de restrição hídrica. A porcentagem de perda corporal entre os dois equimídeos do nosso estudo foi semelhante (sobretudo a apresentada durante o segundo período de restrição hídrica), embora fosse de se esperar que *T. yonenagae*, habitante de ambiente seco, tendesse a manter seu peso corporal em um regime curto de restrição hídrica. No entanto, estes resultados estão de acordo com o estudo de Mendes (1998), no qual *T. yonenagae* e *Thrichomys apereoides*, um roedor habitante dos biomas Caatinga e Cerrado brasileiros, não conseguiram manter a massa corporal sob restrição hídrica.

Acreditamos que o fato de nenhuma das espécies apresentar diminuição na taxa de autolimpeza sob condições de restrição hídrica seja devido a estratégias do animal para manter outras funções da autolimpeza. Pela razão de as espécies silvestres do nosso estudo estarem sujeitas a períodos de restrição hídrica em seu ambiente natural, e pelo fato da autolimpeza poder ser utilizada na comunicação social e dispersão de feromônios (impregnados durante a autolimpeza) na pelagem (SPRUIJT, 1990; FERKIN et al., 1996; FERKIN; LI, 2005; FERKIN et al., 2001), talvez curtos períodos com falta de água não seriam capazes de ocasionar a diminuição da autolimpeza nesses animais. Cabe ressaltar que, após o período das sessões experimentais, observamos que todos os animais que estavam sob restrição hídrica foram rapidamente beber água quando foi devolvido o bebedouro a eles.

O procedimento utilizado com o intuito de sujar os animais foi feito para que pudéssemos determinar se o comportamento estereotipado sofreria modificação quanto à sua duração. Em um estudo realizado por Geyer e Kornet (1982), ratazanas-da-floresta

Microtus pinetorum) e ratazanas-do-prado (*Microtus pennsylvanicus*) tiveram partes de seus corpos (membros) sujados com gel de carboximetilcelulose (CMC), sendo que houve um pequeno aumento na taxa de autolimpeza nos animais de ambas as espécies. Os animais passaram mais tempo limpando o lado do corpo que estava sujo e além disso, a taxa de autolimpeza na região da cabeça foi maior entre os indivíduos que foram sujados pelo gel. A adição de saborizantes ao gel de CMC não alterou a duração da autolimpeza nas espécies e também não houve diferença entre os sexos.

Em nosso estudo, usamos amido de milho para sujar a pelagem dos animais como forma de estimular o comportamento de autolimpeza. Julgamos um pó mais adequado do que um gel para simular sujeira na pelagem nesses roedores, pois um roedor fossorial como *T. yonenagae* e o roedor epígeo *T. setosus* provavelmente entrarão em contato direto com o solo, adentrado entre os pelos. O amido de milho aumentou significativamente a autolimpeza, sobretudo a direcionada à região da face, em todos os indivíduos de *T. setosus*, enquanto que nas outras espécies não observamos aumento na taxa de lavagem corporal. Ainda, o roedor de ambiente florestado apresentou, especificamente, uma taxa maior da subcategoria ‘coçar’ do que aquela verificada nas outras duas espécies, tanto nos períodos de restrição hídrica quanto relacionado ao processo no qual os animais foram sujados (C: $0,44\% \pm 0,48$, Ts; $0,09\% \pm 0,15$, Ty; $0,002\% \pm 0,003$, Wis; RH: $0,74\% \pm 0,74$, Ts; $0,07\% \pm 0,17$, Ty; $0,3\% \pm 0,4$, Wis, S: $0,95\% \pm 0,95$, Ts; $0,1\% \pm 0,4$, Ty; $0,4\% \pm 0,5$, Wis; RH+S: $0,91\% \pm 0,91$, Ts; $0,1\% \pm 0,3$, Ty; $0,4\% \pm 0,5$, Wis). Cabe ressaltar que, em nossas análises, o maior percentual correspondente aos comportamentos incluídos na categoria ‘Outros’ refere-se ao ‘coçar’.

Considerando que a limpeza corporal é, de fato, uma das principais funções deste comportamento, esperávamos que houvesse um aumento significativo da autolimpeza também nas outras duas espécies. Contudo, devemos levar à discussão do que seria um animal “sujo”. A questão foi levantada, por exemplo, no trabalho de Huffenbaeher (2009), no qual aranhas tiveram seus corpos “sujos” com diversas substâncias, entre elas, amido de milho, e a sujeira não foi capaz de desencadear surtos de autolimpeza nos animais, os quais, no entanto, ocorreram frequentemente e sem nenhum estímulo externo evidente. A sujeira provocada pelo amido de milho em *T. yonenagae* talvez não tenha sido suficiente para provocar o aumento significativo de lavagem corporal nesta espécie pelo fato de já viver (naturalmente) em ambiente arenoso, no qual estímulos externos, provenientes da areia, sejam frequentes nesses animais.

Outro aspecto a ser proposto é o da possível influência do cativeiro no comportamento de autolimpeza dos animais silvestres, principalmente entre os rabo-de-facho, animais descendentes de grupos coletados há mais de 20 anos. É fato que a manutenção e observação de animais em cativeiro trazem grandes vantagens aos pesquisadores, sobretudo por permitir a realização de medidas que na maioria das vezes são difíceis de serem feitas em campo. Contudo, também é fato que as pressões seletivas existentes no cativeiro são diferentes daquelas encontradas no ambiente natural, particularmente quando abordamos a influência de fatores como: iluminação (OLSSON et al., 2003; LATHAM; MASON, 2004); odores associados aos humanos (HURST et al., 2001; OLSSON et al., 2003; LATHAM; MASON, 2004); tipo e a quantidade de substrato disponível (OLSSON et al., 2003; MARÍA et al., 2004); manutenção e limpeza regular (KREEGER et al., 1996; OLSSON et al., 2003); barulho de equipamentos, como condicionadores de ar e exaustores (OLSSON et al., 2003) e disponibilidade de alimento *ad libitum* (GEISER e FERGUSON, 2001). Deste modo, segundo Alves (2008) diversos autores têm levantado questões a respeito da influência do ambiente laboratorial sobre o bem-estar, fisiologia e comportamento de animais cativos. Além disso, Wolff (2003) salienta ainda que, apesar de a maioria dos roedores aclimatar-se com facilidade ao cativeiro, experimentos no ambiente de laboratório apresentam limitações óbvias que poderiam comprometer as inferências realizadas e as aplicações à história natural das espécies.

Para se verificar a influência do cativeiro no comportamento e nas respostas fisiológicas ao estresse, um estudo realizado por Künzl e colaboradores (2003) comparou um grupo de porquinhos-da-índia domésticos (*Cavia aperea f. porcellus*) e duas populações diferentes de animais selvagens (*Cavia aperea*), seus ancestrais, sendo que uma das populações consistiam em animais da primeira geração de indivíduos recém coletados e a outra era formada por animais da trigésima geração aproximadamente. Os animais domesticados apresentaram menor taxa de comportamentos agressivos e os machos demonstraram um maior número de comportamentos sociopositivos quando comparados aos seus ancestrais selvagens, o que já é esperado, pois em geral, os animais domésticos são mais tolerantes e menos agressivos com seus co-específicos (SACHSER, 1998). Contudo, surpreendentemente, nenhuma diferença comportamental foi encontrada entre as diferentes gerações de animais selvagens, sendo que ambas também não diferiram em relação à respostas ao estresse endócrino e eram mais exploradoras que os animais domésticos. Estes dados sugerem que mesmo a criação a longo prazo de cobaias

selvagens em cativeiro não resultam em mudanças significativas no comportamento, pois há indícios de que a seleção artificial precisa de um tempo bem maior para “agir” de modo significativo no comportamento de espécies selvagens e levar à domesticação de fato.

Considerando o que foi exposto, acreditamos que as variáveis existentes em nossas condições laboratoriais não sejam suficientes para interferir em um comportamento de caráter inato, conservado evolutivamente e não dependente de aprendizagem, como é a autolimpeza (FENTRESS, 1973; SHETTLEWORTH, 1975; ANNABLE; WEARDEN, 1979; ALBERTS, 1996). Além do mais, através do contato e das observações diárias dos animais (observação pessoal), podemos constatar que nossa população de *T. yonenagae* apresenta o comportamento de autolimpeza (com a inclusão de todas as suas categorias) numa taxa muito insignificante à observada nos outros roedores do estudo, o mesmo relatado pelas observações de estudos anteriores (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000; MANAF; MORATO; SPINELLI OLIVEIRA, 2003). Também, reanalisamos nossos dados seguindo o protocolo de 5 minutos de filmagem do trabalho de Manaf e colaboradores (2003) e os resultados de autolimpeza exibidos pelos animais do nosso estudo foram idênticos aos apresentados por indivíduos recém capturados, sendo que, em ambas as situações experimentais, a expressão de autolimpeza nos rabos-de-facho foi menor do que para Wistar.

Apresentamos, pela primeira vez, um etograma relacionado ao comportamento de autolimpeza em *T. setosus*. Observamos que o padrão comportamental da espécie se encaixa com os já descritos para outros roedores. Resultados interessantes foram verificados para a espécie irmã de *T. yonenage*, os quais incluem, além do comportamento de limpeza corporal, àqueles relacionados com a atividade do animal sob restrição hídrica. Acreditamos que a maior taxa de duração do ‘coçar’ (*scratch behavior*) apresentada pelos indivíduos de *T. setosus* (“sujos”), quando comparada à apresentada por *T. yonenagae*, pode estar relacionada ao ambiente em que vivem, o qual não possuem o substrato arenoso como o encontrado no paleodeserto habitado pelos indivíduos de *T. yonenagae*. Como muitos indivíduos de *T. setosus* aumentaram a duração da lavagem em áreas da face, acreditamos que haja, provavelmente, diferenças no que diz respeito à dessensibilização dos aparatos sensoriais nessas duas espécies de equimídeos que habitam regiões ecologicamente distintas. Provavelmente, o estímulo provocado pelo contato constante das vibrissas com o substrato resultou num limiar mais alto no sistema nervoso central para iniciar um processo de limpeza nas regiões da face em *T. setosus*.

Por habitarem ecossistemas distintos, as pressões seletivas quanto à economia de água são igualmente diferentes para *T. setosus* e *T. yonenagae*. Nossos resultados corroboram dados anteriores, os quais já apontavam a menor duração da autolimpeza nesta espécie, e suportam uma possível estratégia de economia de água por *T. yonenagae*, espécie que possui adaptações, tanto morfológicas quanto comportamentais, para sobreviver ao ambiente semiárido da Caatinga. Nossos resultados sugerem, portanto, associação entre uma baixa duração de lavagem corporal e a restrição hídrica dada pelo ambiente.

Agradecimentos

Os autores agradecem à bióloga Thalita Riul Prado por seu fundamental trabalho como técnica no Biotério de Roedores Silvestres do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento de Roedores Silvestres (LECO). Este trabalho recebeu subsídios da CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e PROEX (Programa de Excelência Acadêmica da Capes).

Discussão Geral

Ao envolver inúmeras funções, tanto biológicas quanto sociais (MOORING et al., 2004), a limpeza corporal é considerada como uma atividade de importância primária para a sobrevivência de um animal (McFRALAND, 1987). De fato, conforme discorreremos durante o desenvolvimento deste trabalho, as inúmeras funções apresentadas por um dos tipos de limpeza corporal, a autolimpeza, nos mostram o quanto esse comportamento, tão conservado evolutivamente, está relacionado não somente aos próprios mecanismos endógenos do animal em si, mas, sobretudo, ao ambiente no qual este animal está inserido.

Quando pensamos nos mamíferos, todas as espécies enfrentam, por exemplo, problemas com ectoparasitas, sendo que muitas adaptações comportamentais e morfológicas especializadas evoluíram como resultado (HART, 1997). Nesse sentido, a limpeza corporal é responsável por fornecer uma das principais soluções comportamentais para esse problema (HART, 1990; CLAYTON; WOLFE, 1993). Ademais, o estudo de um comportamento tão conservado e estereotipado como a autolimpeza nos ajuda a compreender melhor aspectos evolutivos dentro de um grupo.

A partir disso, o estudo do comportamento de autolimpeza envolvendo equimídeos pertencentes a habitats distintos poderia nos fornecer respostas acerca das adaptações, tanto morfológicas quanto comportamentais, exibidas por esses indivíduos. É fato que as pressões seletivas existentes no cativeiro são diferentes daquelas encontradas no ambiente natural (OLSON et al., 2003; LATHAN, MASON, 2004), mas, conforme sugerido por nossos dados, especificamente para *T. yonenagae*, vinte anos de cativeiro não seriam suficientes para ocasionar mudanças comportamentais relacionadas à autolimpeza dentro de uma espécie.

Desta forma, dado que o comportamento de autolimpeza tem um gasto significativo de água e que os animais gastam saliva se limpando, essas duas espécies apresentariam diferenças na duração da autolimpeza em situações de restrição hídrica e sem restrição hídrica? Encontramos resultados relevantes tanto para a espécie de equimídeo que habita ambientes florestados quanto para o rabo-de-facho, representante do ambiente xérico. Indicamos, portanto, mais uma particularidade comportamental apresentada por *T. yonenagae*, a qual pode indicar um valor adaptativo presente nessa espécie de rato-de-espinho. Nossos resultados indicam que *T. setosus* diminuiu seu período de atividade durante a restrição hídrica. Isso se deu, provavelmente, ao fato de esse animal não possuir as adaptações morfológicas e comportamentais apresentadas por

sua espécie irmã. Em contrapartida, *T. setosus* foi a única espécie na qual a sujeira corporal, provocada pelo amido de milho, proporcionou aumento da lavagem corporal. Em contrapartida, *T. yonenagae*, o qual já havia demonstrado evidências de apresentar baixa taxa de autolimpeza, não mostrou, em nenhum dos tratamentos, diferenças significativas em seus padrões comportamentais. Sugerimos, então, o valor adaptativo da baixa limpeza corporal para a espécie.

O estudo do tegumento dos animais analisados, o qual pode ser, além do comportamento, um indicador confiável sobre o habitat e o modo de vida dos indivíduos, nos mostrou peculiaridades exibidas pelos ratos-de-espinho. Embora a presença de pelos seja um traço característico dos mamíferos, os quais possuem diversas funções, incluindo a termorregulação, proteção física ao ambiente e defesa contra predadores (WILSON; REEDER, 2005), as funções dos pelos aristiformes não estão claras. Futuramente, análises mais detalhadas seriam necessárias para se estudar possíveis características presentes nesse tipo de pelagem. Para tal, um número maior de espécies de ratos-de-espinho se mostraria necessárias para se responder questões relevantes relacionadas ao nosso estudo. Como poderíamos relacionar o tipo de pelagem aristiforme com a autolimpeza exibida pelos animais? Quais as características aderentes desse tipo de pelagem? Poderíamos relacionar as propriedades aderentes dos pelos aristiformes com a fixação de parasitas? Cabe ressaltar que, assim como neste possível estudo, um número maior de indivíduos também seriam necessários para obtermos resultados mais conclusivos a respeito do tegumento desses animais.

Também, nosso estudo apresenta perspectivas para se realizar estudos de campo com diferentes espécies de ratos-de-espinho. Nesse sentido, poderíamos verificar a hipótese de que a autolimpeza tire parasitas. Um estudo de campo abrangendo espécies com diferentes níveis de autolimpeza se mostraria promissor para se verificar, por exemplo, a carga parasitária desses animais em ambiente natural e quais seriam as taxas de autolimpeza apresentadas por eles de acordo com o nível de infestação e os tipos de espécies que os estejam infectando.

Por fim, nosso estudo se mostra promissor ao abrir caminho para futuras pesquisas envolvendo o papel do comportamento de autolimpeza em outras espécies que não só roedores equimídeos. Embora o fato desse comportamento ter sido objetivo de estudo para várias espécies, conforme verificamos na revisão apresentada no primeiro capítulo, é fato que a autolimpeza ainda se mostra negligenciada por diversos pesquisadores (e

inclusive para o público leigo) e suas diversas categorias podem nos trazer informações relevantes a respeito da biologia dos organismos.

Referências

AFFOLTER, V. K.; MOORE K. **Histologic features of normal canine and feline skin.** Clin. Dermatol. v. 12, p. 491-497, 1994.

ALBERS, K. M.; DAVIS B. M. **The skin as a neutrophilic organ.** Neuroscientist. v. 13, p. 371-382, 2007.

ALBERTS, C. C. **O comportamento de autolimpeza do gato doméstico (*Felis catus*) e uma proposta para usá-lo como caractere filogenético.** 205 p. Tese. Doutorado em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 1996.

ALTMANN, J. **Observational study of behavior: sampling methods.** Behaviour. v. 49, n. 3, p. 227-267, 1974.

ALVES, I. M. M. **A influência do tempo de permanência em cativeiro sobre o comportamento: um estudo de caso com *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae).** 64p. Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento. Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia, 2008.

ANNABLE, A.; WEARDEN, J. H. **Grooming movements as operates in threat.** Journal of the Experimental Analysis of Behavior. v. 32, n. 3, p. 297-304, 1979.

AZZI L.; EL-ALFY M.; MARTEL C.; LABRIE F. **Gender differences in mouse skin morphology and specific effects of sex steroids and dehydroepiandrosterone.** J. Invest. Dermatol. v. 124, p. 22-27, 2005

BACHA, W. J.; WOOD L. M. **Color atlas of veterinary histology.** Lea and Febiger, Philadelphia. 269p, 1990.

BANKS, W. J. 1992. **Histologia Veterinária Aplicada.** 2ª ed. Manole, São Paulo, p.629, 1992.

BARROS, H. M.; TANNHAUSER, S. L.; TANNHAUSER, M. A.; TANNHAUSER, M. **The effects of GABAergic drugs on grooming behaviour in the open field.** Pharmacol. Toxicol. v. 74, n. 6, p. 339-344, 1994.

BARROS, R. C. H.; SPINELLI OLIVEIRA, E.; ROCHA, P. L. B.; BRANCO, L. G. S. **Respiratory and metabolic responses of the spiny rats *Proechimys yonenagae* and *Proechimys iheringi* to CO₂.** Respiration Physiology. v. 111, n. 2, p. 223-231, 1998.

BARTON, R. **Grooming site preferences in primates and their functions implications.** Int. J. Primatol. v. 6, n. 5, p. 519-532, 1985.

BASIBUYUK, H. H.; QUICKE, D. L. **Grooming Behaviours in the Hymenoptera (Insecta): Potential Phylogenetic Significance.** Zoological Journal of the Linnean Society. v. 125, n. 3, p. 349-382, 1999.

BEARBEAU, T. R.; LILLYWHITE, H. B. **Body wiping behaviors associated with cutaneous lipids in hyliid tree frogs of Florida.** Journal of Experimental Biology. v. 208, p. 2147-2156, 2005.

BEAVER, B. **Feline Behavior: a guide for veterinarians**. Saunders Elsevier. Ed 2. 200

BEHMER, O. A.; TOLOSA, E. M. C.; FREITAS NETO, A. G. **Manual de Técnicas para Histologia Normal e Patológica**. Edart, São Paulo, 1976. 115p.

BERRIDGE, K.; FENTRESS, J.; PARR, H. **Natural syntax rules control action sequence of rats**. *Behavioural Brain Research*. v. 23, n. 1, p. 59-68, 1987.

BERRIDGE, K. C. **Substantia nigra 6-OHDA lesions mimic striatopallidal disruption of syntactic grooming chains - a neural systems analysis of sequence control**. *Psychobiol*. v. 17, p. 377-385, 1989.

BERRIDGE, K. C. **Comparative Fine Structure of Action: Rules of Form and Sequence in the Grooming Patterns of Six Rodent Species**. *Behaviour*. v.1, n. 113, p. 21-56, 1990.

BERRIDGE, K. C.; WHISHAW, I. Q. **Cortex, striatum and cerebellum: control of serial order in a grooming sequence**. *Exp Brain Res*. v. 90, n. 2, p. 275-290, 1992.

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 disorder and Tourette's**. *BMC Biology*. v. 4 n. 3, p. 1-16, 2005.

BOCCIA, M. L. **A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys**. *Int. J. Primatol*. v.4, p. 399-418, 1983.

BOLLES, R. C. **Grooming behavior in the rat**. *J Comp Physiol Psychol*. v. 53, p. 306-310, 1960.

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

BRAGULLA, H.; BUDRAS, K. D.; MÜLLING, C.; REESE, S.; KÖNIG H. E. Tegumento comum, p.325-380. In: KÖNIG, H. E.; LIEBICK H. G. (Ed.), *Anatomia dos Animais Domésticos: texto e atlas colorido*. Vol.2. Artmed, Porto Alegre. 399p. 2004.

BRONAUGH, R, L.; STEWART, R. F.; CONGDON, E. R. **Differences in permeability of rat skin related to sex and body site**. *J Soc Cosmet Chem*. v. 34, p. 127-135, 1983.

BUENO, F. R. **Análise filogenética comportamental: O caso dos mustelídeos**. 69p. Dissertação. Mestrado em Biociências. Área de Concentração: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica. Faculdade de Ciências e Letras, Universidade Estadual Paulista, 2014.

BURGHARDT, G. **Precocity, play, and the ectotherm-endotherm transition: Profound reorganization or superficial adaptation?** Handbook of behavioral neurobiology. Edit by Elliot M. Blass, 1988.

BURGIN, C. J.; COLELLA, J. P.; KAHN, P. L.; UPHAN, N. S. **How many species of mammals are there?** Journal of Mammalogy, v. 99, n. 1, p. 1-14, 2018.

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 Psychoogy. v. 114, n. 3, p. 281-290, 2000.

BUSSAB, V. S. R. **Plasticidade e estereotipia no desenvolvimento de padrões instintivos.** Psicologia USP. v. 6, n. 1, p. 195-230, 1995.

BUSSAB, V. S. R. Organização da limpeza corporal em moscas: plasticidade no desenvolvimento. 330p. Tese. Doutorado e Psicologia, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 1982.

CHERNOVA, O. F., KUZNETSOV, G. V. **Structural features of spines in some rodents (Rodentia: Myomorpha, Hystricomorpha).** Biology Bulletin.v. 28, p. 371-382, 2001.

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. v. 133, p. 1165-1195, 1996.

CHRISTIAN, K., PARRY, D.; GREEN, B. **Water loss and an extraepidermal lipid barrier in the Australian tree frog *Litoria caerulea*.** Am. Zool. v. 28, 1988.

CHUONG, C. M.; HOMBERGER, D. G. Development and evolution of the amniote integument: **Current landscape and future horizon.** J. Exp. Zool. v. 298, p. 1-11, 2003.

CROMBERG, V. U. **Organização do comportamento de auto-limpeza corporal de machos e fêmeas de *Musa domestica*.** 76p. Tese. Doutorado em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 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. v. 16, n. 10, p. 3444-3458, 1996.

CUNNINGHAM, D. S.; BURGHARDT, G. **A comparative study of facial grooming after prey ingestion in colubrid snakes.** Ethology. v. 105, n. 11, 9. 913-936, 2001.

CURTIS, T. M. **Effect of familiarity and relatedness on proximity and allogrooming in the domestic cat (*Felis catus*).** 35p. Thesis. Graduate Faculty of The University of Georgia, 2003.

- DAWKINS, R.; DAWKINS, M. **Hierarchical organisation and postural facilitation: rules for grooming in flies.** *Animal Behaviour*, v. 24, p. 739-755, 1976.
- DEGEN, A.A. **Ecophysiology of Small Desert Mammals.** Springer-Verlag, Berlin, 1997.
- DENNING, M. F. **Epidermal keratinocytes: Regulation of multiple cell phenotypes by multiple protein kinase C isoforms.** *International Journal of Biochemistry and Cell Biology*. v. 36, p. 1141-1146, 2004.
- DI BITETTI, M. S. **Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate.** *Animal Behaviour*, v. 54, p. 199-211, 1997.
- DRAPER, W. A. **A behavioural study of the home-cage activity of the white rat.** *Behaviour*. v. 28, n. 3, p. 280-306, 1967.
- DUARTE, T.; LESSA, G. **The cuticular profile of the aristiform hair as a characteristic feature of *Abrawayomys* (Rodentia: Cricetidae).** *Zoologia (Curitiba)*. v. 32, n. 4, p. 321-324, 2015.
- DUNBAR, R. I. M. **Functional significance of social grooming in primates.** *Folia Primatologica*. v. 57, p. 121-131, 1991.
- DUNN, T.; CHISZAR, D. **Grooming in the brown tree snake *Boiga irregularis*.** *Bulletin of the Psychonomic Society*. V. 31, n. 4, p. 299-300, 2013.
- ECKSTEIN, R. A.; HART, B. L. **The organization and control of grooming in cats.** *Applied Animal Behaviour Science*. v. 68, n. 2, p. 13-140, 2000.
- ECKSTEIN, R. A.; HART, B. L. **Grooming and control of fleas in cats.** *Applied Animal Behaviour Science*. v. 68, n. 2, p. 141-150, 2000.
- EGUIBAR, J. R.; MOYAH, A. **Inhibition of grooming by pilocarpine differs in high- and low-yawning sublines of Sprague–Dawley rats.** *Pharmacol Biochem Behav*. v. 58, p. 317-322, 1997.
- EISENBERG, J. F. **The behaviour of heteromyid rodents.** *Univ. Calif. Publ. Zool.* n. 69, p. 1-100, 1963.
- EMMONS, L. H.; FEER, F. **Neotropical Rainforest Mammals - A Field Guide.** Ed. 2. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1997. 396p.
- EMMONS, L. H.; VUCETICH, M. G. **The Identity of Winge's *Lasiuromys villosus* and the Description of a New Genus of Echimyid Rodent (Rodentia: Echimyidae).** *American Museum Novitates*. n. 3223, p. 1-12, 1998.
- EMMONS, L. H. **A revision of the genera of arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae) with the description of two new genera.** In: *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton)* (ed. by E.A. Lancey and P. Myers), University of California Press, Berkeley. p. 247-309, 2005.

ESCORIHUELA, R. M.; FERNANDEZ-TERUEL, A.; GIL, L.; AGUILAR, R.; TOBENA, A.; DRISCOLL P. **Inbred Roman high- and low-avoidance rats: differences in anxiety, novelty-seeking, and shuttlebox behaviors.** *Physiol Behav.* v. 67, p. 19-26, 1999.

FABIO-BRAGA, A. P.; KLEIN, W. **Temperature and circadian effects on metabolic rate of South American echimyid rodents, *Trinomys setosus* and *Clyomys bishopi* (Rodentia: Echimyidae).** *Zoologia.* v. 35, p. 1-6, 2018.

FABRE, P. H.; GALEWSKI, T.; TILAK, M.; DOUZERY, E. J. P. **Diversification of South America spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach.** *Zoologica Scripta.* v. 42, n. 2, p. 117-134, 2013.

FABRE, P. H.; UPHAM, N. S.; EMMONS, L. H.; JUSTY, F.; LEITE, Y. L. R.; LOSS, A. C.; ORLANDO, L.; TILAK, M.; PATTERSON, B. D.; DOUZERY, E. J. P. **Mitogenomic Phylogeny, Diversification, and Biogeography of South American Spiny Rats.** *Molecular Biology Evolution.* v. 34, n. 3, p. 613-633, 2016.

FARACO, C. B. et al. **Fundamentos do comportamento Canino e Felino.** 1.ed. Medvet livros. 2013.

FAVARETTO, B. G. S. **Marcação por urina como *trade-off* em ambiente árido: estudo em cativeiro com o rabo-de-facho.** 603 p. Dissertação. Mestrado em Psicologia. Área de Concentração: Neurociências e Comportamento. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2015.

FEH, C.; MAZIÈRES, J. MAZIERES. **Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses.** *Animal Behaviour.* v. 46, n. 6, p. 1191-1194, 1993.

FENTRESS, J. C. **Development of Grooming in Mice with Amputated Forelimbs.** *Science.* v. 179, n. 4074, p. 704-705, 1973.

FENTRESS, J. C. **The tonic hypothesis and the patterning of behaviour.** *An NY Acad Sci.* p. 370-375, 1977.

FENTRESS, J. C. **Expressive contexts, fine structure, and central mediation of rodent grooming.** *Ann N Y Acad Sci.* v. 525, p. 18-26, 1988.

FERKIN, M. H.; SOROKIN, R. E.; JOHNSTON, R. E. **Self-grooming as a sexually dimorphic communicative behaviour in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*.** *Animal Behaviour.* v. 51, n. 4, p. 801-810, 1996.

FERKIN, M. H.; LEONARD, S. T.; HEATH, L. A.; PAZ-Y-MINO, G. **Self-grooming as a tactic used by prairie voles *Microtus ochrogaster* to enhance sexual communication.** *Ethology.* v. 107, n. 10, p. 939-949, 2001.

FERKIN, M. H.; LI, H. Z. **A battery of olfactory-based screens for phenotyping the social and sexual behaviors of mice.** *Physiology Behavior.* v. 85, n. 4, p. 489-499, 2005.

FILE, S. E.; MABBUTT, P. S.; WALKER, J. H. **Comparison of adaptive responses in familiar and novel environments: modulatory factors.** Ann NY Acad Sci. v. 525, p. 69-79, 1988.

FONSECA, A. P. **Comparação do comportamento de ingestão de sacarina, sacarose e frutose em roedores da Caatinga e Mata Atlântica.** 54p. Monografia (Iniciação Científica) – Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.

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

FREAN, J. L.; DOWS, C. T.; LOVEGROVE, B. G. **Osmoregulatory capacity of an arboreal rodent *Thallomys nigricauda*.** Journal of Arid Environments, v. 40, n. 1, p. 97-107, 1998.

FREITAS, J. N. S.; EL-HANI, C. N.; ROCHA, P. L. B. **Affiliation in the torch tail rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae), a sand-dwelling rodent from Brazilian semiarid Caatinga: evolutionary implications.** Revista de Etologia. v. 5, n.2, p. 61-73, 2003.

FREITAS, J. N. S.; CARVALHO, L. A. S.; EL-HANI, C. N.; ROCHA, P. L. B. **Affiliation in the social interactions in captivity of the torch tail rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae).** Journal of Ethology. v. 28, n. 1, p. 105-112, 2010.

GALEWSKI, T.; MAUFFREY, J. F.; 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. v. 34, n. 3, p. 601-615, 2005.

GAO, X.; JIANG, L. **Water-repellent legs of water striders.** Nature. Brief communications, v. 432, 2004.

GEYER, L. A.; KORNET, C. A. **Auto and allo-grooming in pine voles (*Microtus pinetorum*) and meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*).** Physiology & Behavior. v. 28, n. 3, p. 409-412, 1982.

GEISER, F.; FERGUSON, C. **Intraspecific differences in behaviour and physiology: effects of captive breeding on patterns of torpor in feathertail gliders.** Journal of Comparative Physiology B. v. 7, n. 171, p. 569-576, 2001.

GISPEN, W. H., ISAACSON, R. L. **ACTH-induced excessive grooming in the rat.** Pharmacol. Ther. v. 12, n. 1, p. 209-246, 1981.

GONÇALVES, G. L. **Evolução dos fenótipos de pigmentação e estrutura do pelo em roedores: uma abordagem dos genes *Mc1r* e *Edar*.** 241p. Tese. Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2011.

GRAHN, R. A.; IT- HUANG, T.; LYONS, L. A. **Impact of Allogrooming in Domestic Cats (*Felis silvestris catus*) on Mitochondrial DNA Profiling of Shed Hairs.** The Open Forensic Science Journal, v. 7, n. 6, p. 12-19, 2013.

GRANT, E. C.; MACKINTOSH, J. H. **A comparison of the social postures of some common laboratory rodents.** Behaviour. v. 21, n. 3, p. 246-259, 1963.

GREER, A. E. **Facial tongue-wiping in xantusid lizards: its systematic implications.** J Herp, v. 19, n. 1, p. 174-175, 1985.

GREER, J. M.; CAPECCHI, M. R. ***Hoxb8* is required for normal grooming behavior in mice.** Neuron. v. 33, n. 1, p. 23-24, 2002.

GROSS, T. L.; IHRKE P. J.; WALDER, E. J.; AFFOLTER, V. K.. **Skin Diseases of the Dog and Cat: Clinical and histopathologic diagnosis.** 2nd ed. Blackwell, Oxford. 932p. 2005.

HAINSWORTH, F. R. **Saliva spreading, activity, and body temperature regulation in the rat.** American Journal of Physiology. v. 212, n. 6, p. 1288 - 1292, 1967.

HARGIS, A. M.; GINN, P. E. The integument, p.1107-1261. In: McGAVIN, M. D.; ZACHARY, J. F. (Ed.), **Pathologic Basis of Veterinary Disease.** 4th ed. Mosby Elsevier, St Louis. 1476p, 2007.

HART, B. L. **Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies.** Neurosci. Biobehav. Rev.14, p. 273-294, 1990.

HART, B. L.; HART, L. **Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*.** Animal Behaviour. v. 44, n. 6, p. 1073-1083, 1992.

HART, B.; HART, L. A.; MOORING, M. S.; OLUBAYO, R. **Biological basis of grooming behaviour in antelope: the body-size, vigilance and habitat principles.** Animal Behavior. v. 44, n. 4, p. 615-631, 1992.

HART, B.; MOORING, M. **Biological basis of grooming behaviour in antelope: the body-size, vigilance and habitat principles.** Animal Behavior. v. 44, p. 615-631, 1992.

HART, B. L. **Role of grooming in biological control of ticks.** Annals of the New York Academy of Science. v. 916, n. 1, p. 565-569, 2000.

HAWLENA, H.; BASHARY, D.; ABRAMSKY, Z.; KRASNOV, B. R. **Benefits, costs and constraints of anti-parasitic grooming in adult and juvenile rodents.** Ethology. v. 133, n. 4, p. 394-402, 1997.

HEADINGTON J. T.; CERIO, R. **Dendritic cells and the dermis.** Am. J. Dermatopathol. v. 12:217, 1990.

HEBEL, R.; STROMBERG. **Anatomy of the laboratory rat.** The Williams nd Wilkins Company, Baltimore. 1976.

HIB J. 2003. **Sistema tegumentar**, p.215-233. In: Hib J. (Ed.), Di Fiori Histologia. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

HOEY, K. A.; WISE, R. R.; ADLER, G. H. **Ultrastructure of echimyid and murid rodent spines**. Journal of Zoology.v. 263, p. 307-315, 2004.

HUFFENBAECHER, C. **Evolução nos padrões de teias e análise comparativa do comportamento de autolimpeza em Mygalomorphae**. 102p. Mestrado em Neurociências e Comportamento. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

HURST, J. L.; PAYNE, C. E.; NEVISON, C. M.; MARIE, A. D.; HUMPHRIES, R. E.; ROBERTSON, D. H. L.; CAVAGGIONI, A.; BEYNON, R. J. **Individual recognition in mice mediated by major urinary proteins**. Nature. v. 414, n. 6864, p. 631-634, 2001.

ISOLA, J. G. M. P.; MORAES, P. C.; RAHAL, S. C.; MACHADO, M. R. F. **Morfologia, ultraestrutura e morfometria do tegumento da paca (*Cuniculus paca* Linnaeus, 1766) criada em cativeiro**. Pesq. Vet. Brasil. v. 33, n. 5, p. 674-682, 2013.

JACOB, J.; ZISWILER, V. **The uropygial gland**. In: Farner DS, King, JR, Parkes KC, Eds. Avian biology, New York: Academic Press, v. 6, p. 199-314, 1982.

JABLONSKI, JR, S. J. **Análise da interação social de machos e fêmeas em duas espécies de saguis (*Callithrix jacchus* e *Callithrix penicillata*)**. 121p. Dissertação. Universidade Federal de Santa Catarina, 1998.

JAKSIC, T.; BURKE, J. F. **The use of “artificial skin” for burns**. Ann.Rev.Med. v. 38, p. 107-117, 1987. :107-17, 1987.

JAPYASSÚ, H. F.; ALBERTS, C. C.; IZAR, P.; SATO, T. **EthoSeq: A tool for phylogenetic analysis and data mining in behavioral sequences**. Behavior Research Methods. v. 38, n. 4, p. 549-556, 2006.

JUNQUEIRA L.C.; CARNEIRO J. 2008. **Pele e Anexos**, p.359-370. In: Junqueira L.C. & Carneiro J. (Eds), Histologia Básica. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

KAKUMA, Y.; TAKEUCHI, MORI, Y.; HART, B. L. **Hormonal control of grooming behavior in domestic goats**. Physiology Behavior. v. 78, n. 1, p. 61-66, 2003.

KALUEFF, A. V.; TUOHIMAA, P. **Grooming analysis for neurobehavioral stress research**. Brain Research Protocols. v. 13, n. 3, p. 151-158, 2004.

KALUEFF, A. V.; TUOHIMAA, P. **Grooming analysis algorithm for neurobehavioural stress research**. Brain Res Brain Res Protoc. v. 13, p. 151-158, 2004.

KALUEFF, A. V.; ALDRIDGE, J. W.; LAPORTE, J. L.; MURPHY, D. L.; TUOHIMAA, P. **Analyzing grooming microstructure in neurobehavioral experiments**. Nat Protoc. v. 2, p. 2538-2544, 2007.

KIERSZENBAUM, A. L. **Histology and Cell Biology: An introduction to pathology.** 2nd ed. Mosby Elsevier, St Louis. 688p. 2006.

KONORSKI, J. **Integrative activity of the brain.** Chicago: Univesity of Chicago Press. 1967.

KREEGER, T. J.; PEREIRA, D. L.; CALLAHAN, M.; Beckel, M. **Activity patterns of gray wolves housed in small vs. large enclosures.** Zoo Biology. v. 15, n. 4, p. 395-401, 1996.

KRISTENSEN, S. **A study of skin diseases in dogs and cats. I. Histology of the hair skin of dogs and cats.** Nord. Vet. Med. 27:593-603. 1975.

KÜNZL, C.; KAISER, S.; MEIER, E.; SACHSER, N. **Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal?** Hormones and Behavior. v. 43, n. 1, p. 187-196, 2003.

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. v. 17, p. 5-71, 1981.

LAMPERT, R. M. S.; AZEVEDO, C. V. M.; MENEZES, A. A. L. **Influence of different lighs intensities on the daily grooming distribuition of commom marmosets (*Callithrix jacchus*).** Folia Primatol. v. 82, p. 131-142, 2011.

LANDSBERG, G.; MARY LEY, J. **O desenvolvimento do filhote - IX. In: O gato: Medicina Interna.** Susan E. Little. 1. ed. Rio de Janeiro: Roca, 2016. cap 9, p. 175-181.

LARA, M. C.; PATTON, J. L. **Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil.** Zoological Journal Linnean Society. v. 130, n. 4, p. 661-686, 2000.

LARA, M. C.; PATTON, J. L.; HINGST-ZAHER. ***Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest.** v. 67, p. 233-242, 2002.

LATHAM, N.; MASON, G. **From house mouse to mouse house: the behavioural biology of free-living *Mus musculus* and its implications in the laboratory.** Appl. Animal Behaviour Science. v. 86, n. 3-4, p. 261-289, 2004.

LEITE, Y. L. **Evolution and Systematics of the Atlantic Tree Rats, Genus *Phyllomys* (Rodentia, Echimyidae), with Description of Two New Species.** University of California Press, Berkeley. 2003

LEITE, R. N.; KOLOKOTRONIS, S.-O.; ALMEIDA, F. C.; WERNECK, F. P.; ROGERS, D. S.; WEKSLER, M. **In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae).** Plos One. v. 9, n. 6, p. e 100687, 2014.

LEKAGUL, B.; MCNEELY J.A. 1977. **Mammals of Thailand.** Association Conservation of Wildlife, Bangkok, 758pp.

LILLYWHITE, H. B. **Thermal modulation of cutaneous mucus discharge as a determinant of evaporative water loss in the frog, *Rana catesbeiana*.** Z. Vergl. Physiol. v. 73, p. 84-104, 1971.

LILLYWHITE, H. B.; MITTAL, A. K. **Amphibian skin and the aquatic terrestrial transition: In Water/Air Transition in Biology** (ed. A. K. Mittal, F. B. Eddy and J. S. Datta Munshi), p. 131-144. New Delhi, Calcutta: Oxford & IBH Publishing Company.

LILLYWHITE, H. B.; LICHT, P. **Movement of water over toad skin: Functional role of epidermal sculpturing.** Copeia .p. 165-171, 1974.

LILLYWHITE, H. B.; MITTAL, A. K.; GARG, T. K.; AGRAWAL, N. **Wiping behavior and its ecophysiological significance in the Indian tree frog *Polypedates maculatus*.** Copeia. p. 88-100, 1997.

LITTLE, S. E. **The Cat: Clinical Medicine and Management.** 1. ed. Missouri: Elsevier saunders, 2012.

LORENZ, K. **The evolution of behavior.** Scientific American. v. 199, n. 6, p. 67-78, 1958.

LOSS, A. C. **Filogenia e evolução de roedores Echimyidae na Mata Atlântica.** 139p. Tese. Doutorado em Biologia Animal. Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, 2014.

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

MACDONALD, D. **The encyclopedia of mammals.** Facts on File: Andromeda Oxford Limited, 4. Reimpressão, 1984, 895p.

MACHANDA, Z. P.; GILBY, I. C.; WRANGHAM, R. W. **Mutual grooming among adult male chimpanzees: the immediate investment hypothesis.** Animal Behaviour. v. 87, p. 165-174, 2014.

MCFARLAND, D. **On the causal and functional significance of displacement activities.** Z. Tierpsychol. v. 23, n. 2, p. 217-235, 1966.

MALANGE, J.; ALBERTS, C. C.; SPINELLI OLIVEIRA, E.; JAPYASSÚ, H. F. **The evolution of behavioral systems: a study of grooming in rodents.** Behavior. v. 150, p. 1-30, 2013.

MANAF, P.; SPINELLI OLIVEIRA, E. **Behavioral repertoire of *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity.** Revista de Etologia. v. 2, n.1, p. 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. v. 81, n.7, p. 1138-1143, 2003.

MANAF, P.; MORATO, S.; SPINELLI OLIVEIRA, E. **Profile of wild Neotropical spiny rats (*Trinomys*, *Echimyidae*) in two behavioral tests.** *Physiology & Behavior*. v. 79, n. 2, p. 129-133, 2003.

MANAF, P. **Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro.** 114p. Dissertação (Mestrado em Psicologia). Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

MANAF, P.; SPINELLI OLIVEIRA, E. **Roedores com cheiro de tutti-frutti.** *Ciência Hoje*, Rio de Janeiro. v. 28, p. 68-70, 2006.

MANAF, P.; SPINELLI OLIVEIRA, E. **Female choice in *Trinomys yonenagae*, a spiny rat from the Brazilian Caatinga.** *Revista Brasileira de Zoociências*. v. 11, n. 3, p. 200-207, 2009.

MARCONATO, D. A. **Escavação de tocas e armazenamento de alimentos: suas implicações na biologia de espécies filogeneticamente próximas de ratos-de-espinho neotropicais (Rodentia: Echimyidae).** 81p. Dissertação. Mestrado em Psicologia. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2003.

MARÍA, G. A.; ESCOS, J.; ALADOS, C. L. **Complexity of behavioural sequences and their relation to stress conditions in chickens (*Gallus gallus domesticus*): a non-invasive technique to evaluate animal welfare.** *Applied Animal Behaviour Science*. v. 86, n. 1-2, p. 93-104, 2004.

MARTIGNETTI, J. A.; BROSIUS, J. **Neural BC1 RNA as an evolutionary marker; guinea pigs remains a rodent.** *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. v. 90, p. 9698-9702, 1993.

MAYER, W. V. **The hair of California mammals with keys to the dorsal guard hairs of California mammals.** *Am. Midl. Nat.* v. 48, p. 480-512, 1952.

MENDES, L. A. F. **Estudo da Biologia de Roedores Silvestres Brasileiros: Aspectos do Balanço Hídrico e Consumo Alimentar.** 67p. Monografia. (Iniciação Científica). Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1998.

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

MENDES, T. **Autolimpeza em *Trinomys yonenagae* (Caviomorpha, Echimyidae), um roedor endêmico do semiárido, e implicações na economia de água.** Monografia. (Iniciação Científica) – Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2014.

MIZUKAMI, N. Y. **A influência da faixa etária no comportamento de estocagem de sementes pelo equimídeo *Trinomys yonenagae* (Rocha, 1995).** 36p. Monografia

(Iniciação Científica) – Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

MONTAGNA W. **Comparative anatomy and physiology of the skin.** *Archs Dermatol.* v. 96, p. 357-363, 1967.

MONTEIRO-RIVIERE, N. A.; STINSON, A. W.; CALHOUN H. L. 1993. **Integument**, p.285-312. In: Dieter-Dellmann H. (Ed.), *Textbook of Veterinary Histology*. 4th ed. Lea and Febiger, Philadelphia. 351p.

MOODY, T. W.; MERALI, Z.; CRAWLEY, J. N. **The effects of anxiolytics and other agents on rat grooming behaviour.** *Ann NY Acad Sci.* v. 525, p. 281-290, 1988.

MOORING, M. S.; SAMUEL, W. M. **Tick Defense Strategies in Bison: The Role of Grooming and Hair Coat.** *Behaviour.* v. 135, n. 6, p. 693-718, 1998.

MOYAH O. A.; VALENCIA, J. **Grooming and yawning trace adjustment to unfamiliar environments in laboratory Sprague–Dawley rats (*Rattus norvegicus*).** *J Comp Psychol.* V. 116, n.3, p. 263-269, 2002.

NORMANDO, S.; HAVERBEKE, A.; MEERS, L. L.; ODBERG, F. O.; IBANEZ TALEGÓN, M; BONO, G. **Effect of Manual Imitation of Grooming on Riding Horses' Heart Rate in Different Environmental Situations.** *Veterinary Research Communications.* v. 27, p. 645-617, 2003.

NORVAL, R. A.; SUTHERST, R. W.; KURKI, J.; GIBSON, J. D.; KERR, J. D. **The effect of the brown ear-tick *Rhiphicephalus appendiculatus* on the growth of Sanga and European breed cattle.** *Vet. Parasitol.* v. 30, p. 149-164, 1988.

NORVAL, R. A.; SUTHERST, R. W.; KURKI, J.; GIBSON, J. D.; KERR, J. D. **The effect of the bont tick (*Amblyomma hebraeum*) on the weight gain of Africaner steers.** *Vet. Parasitol.* v. 33, p. 329-341, v. 33, p. 329- 341, 1989.

NOWAK, R. M. **Walker's Mammals of the World.** London: The Johns Hopkins Univ. Press. 1999. 6 ed., v. 2. 2015p.

OLSSON, I. A .S.; NEVISON, C. M.; PATTERSON-KANE, E. G.; SHERWIN, C. M.; VAN DE WEERD, H. A.; WÜRBEL, H. **Understanding the behaviour: the relevance of ethological approaches in laboratory animal science.** *Applied Animal Behaviour Science.* v. 81, n. 3, p. 245-264, 2003.

ONISHI, K.; YAMADA, K.; NAKAMICHI. **Grooming-related feeding motivates macaques to groom and affects grooming reciprocity and episode duration in Japanese macaques (*Macaca fuscata*).** *Behavioural Processes.* v. 92, p. 125-130, 2013.

OTTONI, E. B. **EthoLog 2.2: a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions.** *Behavior Research Methods, Instruments & Computers.* v. 32, n. 3, p. 446-449, 2000.

PATTERSON, B. D.; VELAZCO, P. M. **Phylogeny of the rodent genus *Isothrix* (Hystricognathi, Echimyidae) and its diversification in Amazonia and the eastern Andes.** Journal of Mammalian Evolution. v. 15, n. 181-201, 2008.

PEREIRA, N. **The structure of the skin of the capybara.** Acta Vet. Venez.v. 31, p. 361-364, 1980.

PETERSON, M. E., KUTZLER, M. A. **Pediatria em pequenos animais.** Elsevier. 2011.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; JANIS, C. M. **A vida dos vertebrados.** 3ª ed, Athena Editora. São Paulo.

POUX, C.; CHEVRET, P.; HUCHON, D.; DE JONG, W. W.; DOUZERY, E. J. P. **Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America.** Syst. Biol. v. 55, p. 228-244, 2006.

QUADROS, J.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. **Revisão conceitual, padrões microestruturais e proposta nomenclatória para os pelos-guarda de mamíferos brasileiros.** Revista Brasileira de Zoologia. v. 23, n. 1, p. 279-292, 2006.

REIS, A. C. S. **Clima da Caatinga.** Anais da Academia Brasileira de Ciências. v. 48, n. 2, p. 325-335, 1976.

REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. **Mamíferos do Brasil.** Londrina-Paraná: Editora Edifurb. p. 437, 2006.

REYES, A.; GISSI, C.; PESOLE, G.; CATZEFLIS, F. M.; SACCONI, C. **Where do rodents fit? Evidence from the complete mitochondrial genome of *Sciurus vulgaris*.** Mol. Biol. Evol. v. 17, p. 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.** Mol. Biol. Evol. v. 21, p. 397-403, 2004.

RIBEIRO, F. J. L.; FERNANDES, J. **Organização do comportamento de limpeza corporal em *Musca domestica*.** São Paulo, Universidade de São Paulo, 1976.

RIBEIRO, M. F. S.; ROCHA, P. L. B.; MENDES, L. A. F.; PERRY, S. F.; SPINELLI OLIVEIRA, E. **Physiological effects of short-term water deprivation in the South American sigmodontine rice rat *Oligoryzomys nigripes* and water rat *Nectomys squamipes* within a phylogenetic context.** Canadian Journal of Zoology. n. 82, v. 8, p.1326-1335, 2004.

RIGGOTT, J. M.; WYATT, E. H. **Scanning electron microscopy of hair from different regions of the body of the rat.** J Anat. v. 130, n. 1, p. 121-126, 1980.

RITTER, R. C.; EPSTEIN, A. L. **Saliva lost by grooming, a major item in the rat's water economy.** Behavioral Biology. v. 11, n. 4, p. 591-585, 1974.

ROCHA, P. L. B. **Ecologia e morfologia de uma nova espécie de *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco (BA)**. Dissertação. Mestrado em Zoologia. Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1992.

ROCHA, P. L. B. ***Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in Brazilian Caatinga**. *Mammalia*. v. 59, n. 4, p. 537-549, 1995.

ROCHA, P. L. B.; RENOUS, S.; ABOURACHID, A.; HOFLING, E. **Evolution towards asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaption**. *Canadian Journal of Zoology*. v. 85, n. 6; p. 709-717, 2007.

ROTH, L. L.; ROSENBLATT, J. S. **Mammary glands of pregnant rats: development stimulated by licking**. *Science*. v. 151, n. 3716, p. 1403-1404, 1966.

ROTH, L. L.; ROSENBLATT, J. S. **Changes in self-licking during pregnancy in the rat**. *Science*. v. 63, n. 3, p. 1403-1404, 1967.

ROWE, D. L.; HONEYCUTT, R. L. **Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Cavoidea (Mammalia, Rodentia)**. *Mol. Biol. Evol.* v. 19, p. 263-27, 2002.

RUSSEL, A. P.; ROSENBERG, H. I. **Self-grooming in *Diplodactylus spinigerus* (Reptilia: Gekkonidae), with a brief review of such behaviour in reptiles**. *Canadian Journal of Zoology*. v. 59, n. 3, p. 564-566, 1981.

SABATINI, V.; COSTA, M. J. R. P. **Etograma da paca (*Agouti paca*, Linnaeus, 1766) em cativeiro**. *Revista de Etologia*. v. 3, n. 1, p. 3-12, 2001.

SACHS, B. D. **The development of the grooming and its expression in adult animals**. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* v. 525, n. 1, p. 1-17, 1988.

SACHSER, N. **Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication, and social evolution**. *Naturwissenschaften*. v. 85, n. 7, p. 307-317, 1998

SALDANHA FILHO, A. J. M. **Análise do modelo do gênero *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) como modelo de avaliação da sociabilidade em roedores**. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal da Bahia, Salvador, 1997.

SALLAM, H. M.; SEIFFERT, E. R.; STEIPER, M. E.; SIMONS, E. L. **Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. v. 106, n. 39 p. 16722-7, 2009.

SANTOS, J. W.; LACEY, E. A. **Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae***. *Journal of Mammalogy*. v. 92, n. 1, p. 3-11, 2001.

SANTOS, M. F. S.; CZECZKO N. G.; NASSIF P. A. N.; FILHO, J. M. R.; ALENCAR, B. L. F.; MALAFAIA, O.; RIBAS, C.A.P.M.; TRAUTWEIN, V. M.; HENRIQUES, G.

S.; MAIA, J. M. A.; BITTENCOURT R. C. A. **Avaliação do uso do extrato bruto de *Jatropha gossypifolia* L. na cicatrização de feridas cutâneas em ratos.** Acta Cirur. Bras. v. 21, p. 43-49, 2006.

ŠÁROVÁ, R.; GUTMANN, A. K.; SPINKA, M.; STEHULOVÁ, I.; WINCKLER, C. **Importance role of dominance in allogrooming behaviour in beef cattle.** Applied Animal Behaviour Science. v. 181, p. 41-48, 2016.

SATO, S.; TARUMIZU, K.; HATAE, K. **The influence of social factors on allogrooming in cows.** Applied Animal Behaviour Science. v. 38, n. 3-4, p. 235-244, 1993.

SCHMIDT-NIELSEN, B.; SCHMIDT-NIELSEN, K. **The water rconomy of desert rodents.** The Scientific Monthly. v. 69, n. 3, p. 180-185, 1949.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Desert animals: Physiological problems of heat and water.** Dover Publications. New York. 1964.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: Adaptação e meio ambiente.** 5 ed. Editora Santos, 2002.

SCHINO, G.; ALESSANDRINI, A. **Mutual grooming functions to prolong grooming received in ringtailed lemurs.** Animal Behaviour. v. 146, p. 31-35, 2018.

SCHOLTEN, A. D. **Particularidades comportamentais do gato doméstico.** 55p. Monografia. Faculdade de Veterinária, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 2017.

SCHULZ, J. T.; TOMPKINS, R. G.; BURKE, J. F. **Artificial Skin.** Annu. Rev. Med. V. v. 51, p. 231-244, 2000.

SHANAS, U.; TERKEL, J. **Grooming secretions and seasonal adaptations in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*).** Physiology & Behavior. v. 60, n. 2, p. 653-656, 1996.

SHETTLEWORTH, S. J. **Reinforcement and the organization of behavior in golden hamsters: Hunger, environment, and food reinforcement.** Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes. v. 1, n. 1, p. 56-87, 1975.

SILVA, J. O. S. **Estudo do balanço hídrico e ingestão alimentar de *Trinomys yonenagae* e *Rattus rattus* em ambiente de laboratório e suas implicações ecofisiológicas.** Trabalho de Conclusão de Curso. Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, 2005.

SILVA, R. A.; ZAMBUZZI, W. F.; RIBEIRO, M. M.; SOUZA, A. C. S. **Queratinócitos e seus desafios: uma revisão da literatura sobre mecanismos intracelulares.** Saúde Rev. Piracicaba, v. 13, n. 35, p. 3-14, 2013.

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

SOUZA, T. M.; FIGHERA, R. A.; KOMMERS, G. D.; BARROS, C. S. L. **Aspectos histológicos da pele de cães e gatos como ferramenta para dermatologia.** Pesq. Vet. Bras. v. 29, n. 2, p. 177-190, 2009.

SPINELLI OLIVEIRA, E.; COIMBRA, T. M.; ROCHA, P. L. B. **Determinação de alguns parâmetros fisiológicos do roedor *Proechimys sp.*** In: Reunião Anual da Federação de Sociedades de Biologia Experimental – FeSBE, São Paulo, 1995.

SPRUIJT, B. M.; VAN HOOFF, J. A. R. A. M.; GISPEN, W. H. **Ethology and Neurobiology of Grooming Behavior.** Physiological Reviews. v. 72, n. 3, p. 825-852, 1992.

TANAKA, I.; TAKEFUSHI, H. **Elimination of external parasites(lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques.** Anthropological Science. v. 101, n. 2, p. 187-193, 1993.

TERRY, R. L. **Primate grooming as a tension reduction mechanism.** J Psychol. v. 76, n. 1, p. 129-136.

THELEN, R.; FARISH, D. J. **An analysis of the grooming behavior of wild and mutant strains of *Bracon hebetor* (Braconidae: Hymenoptera).** Behaviour. v. 62, n. 1-2, p. 70-102, 1977.

THIESSEN, D. D. **Body temperature and grooming in the Mongolian gerbil.** Ann. N. Y. Acad. Sci. v. 525, p. 27-39, 1988.

TOLEDO, R. C.; JARED, C. **Cutaneous adaptations to water balance in amphibians.** Comp. Biochem. Physiol. v.105A, p. 593-608, 1993.

TURILLAZZI, P. G.; ZAPPONI, G. A. **Analysis of relationship between locomotion and grooming activity in cockroach (*Periplaneta americana*).** Fragmenta Entomologica, Roma. N. 16, p. 133-141, 1982.

URISON, N. T.; BUFFEENSTEIN, R. **Kidney concentrating ability of a subterranean xeric rodent, the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*).** Journal of Comparative Physiology Behavior. v. 163, n. 8, p. 676-681, 1994.

VAL-LAILLET, D.; GUESDON, V.; VON KEYSERLINGK, M. A. G.; PASSILLÉ, A. M.; RUSHEN, J. **Allogrooming in cattle: Relationships between social preferences, feeding displacements and social dominance.** Applied Animal Behaviour Science. v. 116, p. 141-149, 2009.

VAN, E. R. P.; KRUK, M. R.; MEELIS, W.; WILLEKENS-BRAMER, D. C. **Effect of environmental stressors on time course, variability and form of selfgrooming in the rat: handling, social contact, defeat, novelty, restraint and fur moistening.** Behav Brain Res. v.56, p. 47-55, 1994.

VAN, E. R. P.; KRUK, M. R.; WILLEKENS-BRAMER, D. C.; FERMONT, P. C.; NIJSEN, M. J. **PVH lesions do not inhibit stressor-induced grooming in the rat.** Physiology Behaviour. v. 57, n. 5, p. 887-892, 1995.

- VIVO, M. **Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil.** Journal of Comparative Biology. v. 2, n.1, p. 65-73, 1997.
- VUCETICH, M. G.; MAZZONI, M. M.; PARDIÑAS, U. F. J. **Los roedores de la Formación Collón Curá (Mioceno medio), y la Ignimbrita Pilcaniyeu.** Cañadón del Tordillo, Neuquen. Ameghiniana. v. 30, n. 4, p. 361-381, 1993.
- WADE, S. E.; GEORGI, J. R. **Survival and reproduction of artificially fed cat fleas, Ctenocephalides felis Boadre Siphonaptere: Pulicidal.** J. Med. Entomol. v. 25, 186-190, 1988.
- WALSBERG, G. E. **Small mammals in hot deserts: some generalizations revisited.** BioScience. v. 50, n. 2, p. 109-120, 2000.
- WATSON, G. S.; CRIBB, B. W.; WATSON, J. A. **How micro/nanoarchitecture facilitates anti-wetting: An elegant hierarchical design on the termite wing.** American Chemical Society. v. 4, n.1, p. 129-136, 2010.
- WATSON, G. S.; GREEN, D. W.; SCHWARZKOPF, L.; XIN, L.; CRIBB, B. W.; MYHRA, S.; WATSON, J. A. **A gecko skin micro/nano structure – A low adhesion, superhydrophobic, anti-wetting, self-cleaning, biocompatible, antibacterial surface.** Acta Biomaterialia. v. 21, p. 109-122, 2015.
- WILSON, E. O. **Behavior of *Duceton armigerwn* (Latreille), with a classification of self-grooming movements in ants.** Bulletin of the Museum of Comparative, 1962.
- WILSON, D. E.; REEDER, D. M. **Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference.** Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 1993.
- WILSON, D. E.; REEDER, D. M. **Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference.** Washington Smithsonian Institution Press, 2005.
- WYS, A. R.; FLYNN, J. J.; NORELL, M. A.; SWISHER, C. C.; CHARRIER, R.; NOVACEK, M. J.; MICKENA, M. C. **South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution.** Nature. v. 365, 434-437, 1993.
- WOLFF, J. O.; WATSON M. H.; THOMAS, S. A. **Is self-grooming by prairie a predictor of mate choice?** Ethology. v. 108, n. 2, p. 169-179, 2002.
- WOLFF, J. O. **Laboratory studies with rodents: facts or artifacts?** Bioscience. v. 53, n.4, p. 421-427, 2003.
- WOOD, A. E. **The relationships, origin and dispersal of the hystricognathous rodents.** In: LUCKETT, W. P.; HARTENBERGER, J. L. Evolutionary Relationships among Rodents: A Multidisciplinary Analysis. Plenum: New York. v. 92, p. 475-513, 1985.

YABUKI, A.; KAMIMURA, R.; SETOYAMA, K.; TOTTORI, J.; TANIGUCHI K.; MATSUMOTO, M.; SUZUKI S. **Skin morphology of the claw miniature Pig.** Exp. Animal. v. 56, p. 369-373, 2007.

YAGER, J. A.; SCOTT, D. W. 1993. **The skin and appendages**, p.531-738. In: Jubb K.V.F., Kennedy P.C. & Palmer N. (Ed.), Pathology of Domestic Animals. Vol.1. 4th ed. Academic Press, San Diego. 780p.

YANASE, M.; KANOSUE, K.; YASUDA, H.; TANAKA, H. **Salivary secretion and grooming behavior during heat exposure in freely moving rats.** Journal of Physiology. v. 432, p. 552-585, 1991.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**, third ed., New Jersey: Prentice-hall, 1996.

Apêndices

Apêndice 1: Autorização da Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA (Registro nº 16.5.576.59.4) – FFCLRP para a execução da presente pesquisa.

Universidade de São Paulo
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Comissão de Ética no Uso de Animais

Campus de Ribeirão Preto

AUTORIZAÇÃO

Certificamos que a proposta intitulada "O comportamento de autolimpeza e seu papel na biologia de ratos-de-espinho (Rodentia: Echimyidae)", registrada sob nº 16.5.576.59.4, sob a responsabilidade de Flávia Regina Bueno, que envolve a manutenção e utilização de animais pertencentes ao filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto o homem) para fins de pesquisa científica encontra-se de acordo com os preceitos da Lei nº 11.794, de 8 de outubro de 2008, do Decreto nº 6.899, de 15 de julho de 2009, e com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA), foi aprovada pela Comissão de Ética no Uso de Animais da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (CEUA – FFCLRP/USP) na reunião de 24/11/2016.

Finalidade	() Ensino (x) Pesquisa Científica	() Ensino (x) Pesquisa Científica	() Ensino (x) Pesquisa Científica
Vigência da Autorização	02/12/2016 a 02/02/2019	02/12/2016 a 02/02/2019	02/12/2016 a 02/02/2019
Espécie/Linhagem/Raça	<i>Trinomys yonenagae</i>	<i>Trinomys setosus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>
Nº de animais	20	20	20
Peso/Idade	120 gramas/ 1 a 10 anos	Maior que 200g/1 a 10 anos	250gramas/0 a 6 meses
Sexo	Ambos/Indiferente	Ambos/Indiferente	Ambos/Indiferente
Origem	Biotério de Roedores Silvestres	Biotério de Roedores Silvestres	Biotério de Criação – PUSP-RP

Lembramos da obrigatoriedade de apresentação do relatório de atividades, em modelo da CEUA, para emissão do certificado, como disposto nas Resoluções Normativas do CONCEA.

Ribeirão Preto, 02 de dezembro de 2016.

Prof. Dr. Ademilson Panunto Castelo
 Presidente da CEUA FFCLRP

Apêndice 2: Intensidade e frequência da autolimpeza, para cada animal, durante os 30 minutos (1800 segundos) de filmagem: (Wis 01 ♂; Wis 02 ♂; Wis 03 ♂; Wis 04 ♂; Wis 05 ♂; Wis 06 ♂; Wis 07 ♂; Wis 08 ♀; Wis 09 ♀; Wis 10 ♀; Wis 11 ♀; Wis 12 ♀; Wis 13 ♀; Wis 14 ♀; Ts 110510 ♂; Ts 150587 ♂; Ts 150596 ♂; Ts 170605 ♂; Ts 110514 ♀; Ts 110592 ♀; Ts 140580 ♀; Ts 150583 ♀; Ts 150588 ♀; Ts 150595 ♀; Ts 160599 ♀; Ts 160601 ♀; Ts 170606 ♀; Ty 100499 ♂; Ty 110524 ♂; Ty 110525 ♂; Ty 110501 ♂; Ty 110502 ♂; Ty 130561 ♂; Ty 130562 ♂; Ty 140578 ♂; Ty 100486 ♀;; Ty 100494 ♀; Ty 100496 ♀; Ty 120551 ♀; Ty 130554 ♀; Ty 130572 ♀; Ty 140575 ♀; Ty 150585 ♀). Os números de identificação de cada indivíduo estão indicados:

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *R. norvegicus* (Wis). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. setosus* (Ts). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.

Limpeza corporal ao longo do tempo de filmagem para *T. yonenagae* (Ty). O eixo y varia de indivíduo para indivíduo.