

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**ADAPTAÇÃO AO HÁBITO FOSSORIAL EM
MAMÍFEROS:** Uma análise comparativa entre
Riograndia guaibensis e *Ctenomys torquatus*.

Autor: Fabrício Sehn

Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre, dezembro de 2013

Sumário

Sumário	2
Lista de Figuras	3
1 Introdução	4
1.1 O Comportamento de Escavar	8
2 Adaptações dos Mamíferos Subterrâneos	12
2.1 Morfologia	14
2.1.1 Corpo	15
2.1.2 Cauda	15
2.1.3 Cor da Pelagem	15
2.1.4 Cabeça	16
2.1.5 Ouvido e Pina	19
2.1.6 Olhos	20
2.1.7 Dentição	21
2.1.8 Membros Anteriores e Posteriores	28
2.2 Sistema Sensorial	29
3 A Possibilidade da Presença de Hábito Fossorial/ Subterrâneo em Cinodontes Triássicos	31
4 Referências Bibliográficas	40

Lista de Figuras

Figura 1. Mecanismo da escavação por rotação umeral.....	9
Figura 2. Mecanismo da escavação com dentes em cinzel.....	10
Figura 3. Mecanismo da escavação por elevação da cabeça.....	11
Figura 4. Ângulo dos dentes incisivos e borda de corte.....	22
Figura 5. Índice incisivo.....	23
Figura 6. Comparação da procumbência dos incisivos em roedores.....	24
Figura 7. Crânio e mandíbula de <i>Riograndia guaibensis</i>	32
Figura 8. Crânio e palato de <i>Riograndia guaibensis</i>	36
Figura 9. Crânios de <i>Riograndia guaibensis</i> e de <i>Tachyoryctes rex</i>	37
Figura 10. Crânio e mandíbula de <i>Ctenomys torquatus</i>	38

1 Introdução

Desde sua remota origem em ambiente marinho no início do Paleozoico (Pough *et al.*, 2009), os vertebrados diversificaram-se em uma multiplicidade de formas que passaram a ocupar os principais ambientes aquáticos e terrestres. Entre as variedades terrestres e aquáticas, desenvolveram-se formas ainda mais especializadas que colonizaram os céus e o ecótopo subterrâneo. Cada um desses ambientes representou novos desafios adaptativos: planar, voar, rastejar, correr e cavar foram algumas das adaptações para se deslocar que surgiram. Os vertebrados escavam de vários modos distintos. Além da simples escavação por recobrimento e do rastejamento subterrâneo, modalidade não praticada por mamíferos, pode-se destacar a escavação através de raspagem, com dentes em cinzel, por elevação da cabeça e por rotação umeral (Hildebrand, 1998). Cada um desses modos é empregado isoladamente ou em combinação por diferentes animais, requerendo adaptações distintas que se refletem na morfologia e comportamento desses organismos. A adaptação ao ecótopo subterrâneo pode resultar em um alto nível de especialização ou, mesmo, ser pouco evidente. Entre esses dois extremos adaptativos, é possível observar uma variação contínua no grau de especialização para a vida subterrânea, sendo qualquer linha divisória arbitrária. Em um deles, podemos destacar os animais que utilizam cavidades naturais ou túneis escavados por outras espécies como refúgio e local de descanso, exercendo, porém, os demais aspectos do seu modo de vida acima do solo. No outro, vemos espécies extremamente adaptadas para cavar as galerias nas quais vivem, encontrando local para descansar, proteção contra predadores, alimento e parceiros reprodutivos, praticamente não necessitando ir até superfície. Sem dúvida, é ao segundo grupo, especializado e comprometido com a vida subterrânea, que a maioria dos cientistas se refere quando trata de mamíferos subterrâneos. Cabe aqui também uma observação em relação ao termo fossorial, bastante difundido na literatura científica e, por vezes, usado como sinônimo de subterrâneo em uma sobreposição pouco desejável. A denominação fossorial refere-se aos organismos com especializações para cavar em um sentido bastante abrangente, independente do quanto esses táxons frequentam a superfície para se alimentar; ou, de forma mais específica, apenas referindo-se às espécies que, apesar de escavarem suas habitações subterrâneas, buscam alimento predominantemente na superfície (Lacey *et al.*, 2000; Begall *et al.*, 2007a). É fundamental ter sempre em mente que os mamíferos são definidos como subterrâneos a partir do habitat que usam e não com base nas suas

afinidades taxonômicas ou filogenéticas (Lacey *et al.*, 2000). Assim, é importante que os critérios determinantes da inclusão desses animais na categoria de subterrâneos sejam discutidos de forma clara e objetiva. A opção de definir mamíferos subterrâneos como aquelas espécies que vivem em tocas subterrâneas e que realizam a grande maioria de suas atividades abaixo da superfície do solo parece mais adequada e, dessa forma, será seguida também pelo presente trabalho. Por sua vez, o termo fossorial, será empregado referindo-se especificamente a adaptação do organismo para cavar suas próprias tocas ou galerias. Apesar de essa distinção ser um tanto arbitrária, ela é particularmente útil considerando a ideia de que a restrição quase completa às atividades em tocas subterrâneas cria pressões seletivas diferentes daquelas as quais espécies que habitam a superfície estão sujeitas (Lacey *et al.*, 2000).

Em geral, sistemas de túneis são caracterizados por condições estressantes como ausência de luz, excesso de umidade, uma baixa taxa de oxigênio/dióxido de carbono e, embora ofereçam abrigo das variações climáticas extremas (temperatura e umidade), sua umidade relativa é alta, aproximando-se dos 100% nas galerias fechadas (Lacey *et al.*, 2000; Nevo, 2007). As paredes da toca absorvem a luz e o seu interior torna-se completamente escuro a uma pequena distância da entrada, mesmo nos casos em que se encontra aberta. O fluxo de ar geralmente é reduzido se comparado aos ambientes de superfície, levando a uma má ventilação e níveis elevados de CO₂ (Lacey *et al.*, 2000).

As propriedades físicas do solo – alta densidade, termoestabilidade, pressão parcial de oxigênio baixa e concentração elevada de dióxido de carbono – resultaram em uma variedade de desafios fisiológicos. Por exemplo, os padrões de atividade, a fisiologia sanguínea e as taxas metabólicas são todos aspectos influenciados pela pouca renovação de gases dentro das tocas subterrâneas. Por sua vez, a densidade do solo faz com que os mamíferos escavadores despendam tempo e energia consideráveis cavando, gastos que se refletem no comportamento, morfologia e fisiologia desses animais.

Em face da notável convergência adaptativa observada nos mamíferos subterrâneos, acredita-se que o estudo desses organismos pode contribuir para a melhor compreensão de muitas das questões relacionadas ao estudo da evolução e dos processos relacionados (Nevo, 2007). O autor propôs como cenário para a evolução das linhagens de mamíferos subterrâneos atuais (“insetívoros” e roedores) o surgimento dos ambientes abertos e consequente expansão de geófitos (alimento básico dos herbívoros subterrâneos). Acredita-se que essa grande mudança ecológica tenha resultado das mudanças climáticas iniciadas durante o Eoceno (Nevo, 1979). A partir da transição climática global que se sucedeu do

Eoceno médio até Oligoceno inicial, há 45-35 milhões anos atrás, observa-se uma extensiva evolução convergente dos mamíferos subterrâneos em todo o planeta (Nevo, 1979). Envolveu estresses sazonais que aconteceram de forma progressiva ao longo do Cenozóico. O contexto ecológico da biota de ambientes abertos preparou o cenário para a ocorrência de radiações adaptativas recorrentes para o ecótopo subterrâneo em grupos de mamíferos não relacionados de todos os continentes. Essa biota, composta por mamíferos marsupiais e placentários (insetívoros e herbívoros) abrange várias centenas de espécies de pequenos mamíferos pertencentes, até aqui, a cinquenta gêneros, onze famílias e três ordens diferentes (Nevo, 1979, e 2007).

Contudo, a invasão do nicho subterrâneo parece ter raízes bem mais profundas. A descrição de um mamífero insetívoro do Jurássico Superior norteamericano, *Fruitafossor windscheffeli*, com morfologia indicativa de hábitos fossoriais (Luo *et al.*, 2005), retrocede o registro inicial de uma possível adaptação para a vida subterrânea em mamíferos em mais de 100 milhões de anos. *Fruitafossor windscheffeli* apresentava em seu esqueleto pós-craniano estruturas compatíveis com o hábito escavador e uma dentição, segundo Luo *et al* (2005), com alta especialização à insetivoria ou onivoria. É possível, porém, que as origens do hábito subterrâneo sejam ainda mais antigas. O hábito fossorial é bastante difundido entre os vertebrados, podendo ter evoluído em todas as classes desse táxon (Hildebrand, 1998), apesar das informações sobre esse hábito em ostracodermes e em placodermes serem escassas. Além disso, as adaptações para escavar evoluíram independentemente em muitas ordens de peixes e de mamíferos, e por mais de uma vez em diversas ordens (Hildbrand, 1998). Por ser uma adaptação tão frequente e ter surgido de forma independente em um número expressivo de grupos distintos de mamíferos (Nevo, 1979, 2007), deve-se considerar a possibilidade de que tenha sido importante também para seus ancestrais imediatos, os cinodontes não-mamalianos.

O registro fóssil mostra que a origem dos mamíferos foi o resultado de um longo processo adaptativo ocorrido entre o final do Paleozoico e o final do Triássico. Os mamíferos são a única linhagem sobrevivente da grande radiação Synapsida. Tradicionalmente, os sinapsídeos são divididos em um grupo mais basal, Pelycosauria, e em outro mais derivado, conhecido como Therapsida, ambos parafiléticos (Kemp, 2006). Os “pelicossauros” constituíram a primeira radiação Synapsida, sendo mais bem representados no Permiano Inferior do hemisfério norte (Laurásia) (Pough *et al.*, 2009). A imagem que chegou até nós desses amniotas é aquela do grande “réptil” com uma vela nas costas, sendo *Dimetrodon* o mais conhecido deles. Contudo, poucos pelicossauros de fato apresentavam uma vela dorsal, podendo ser mais bem descritos como amniotas

generalizados, ainda que com suas próprias adaptações, representados por formas carnívoras e herbívoras, algumas ultrapassando 3 m de comprimento (Pough *et al.*, 2009). O segundo evento de radiação desse grupo corresponde ao surgimento da linhagem Therapsida. Os terapsídeos foram mais abundantes no hemisfério sul (Gondwana), no final do Permiano e nos dois terços iniciais do Triássico e tiveram seu surgimento relacionado à Sphenacodontia, um clado de pelicossauros mais derivados. Para Kemp (2006) a origem de Therapsida foi o resultado da evolução de caracteres levando a níveis mais elevados de atividade metabólica e regulação homeostática do corpo. Os terapsídeos substituíram os pelicossauros como o grupo dominante de grandes vertebrados terrestres, diversificando-se em várias linhagens (Kemp, 2006). Assim como nos pelicossauros, são conhecidos herbívoros grandes e robustos, bem como formas do tamanho de roedores. Entre os terapsídeos carnívoros, são conhecidos grandes predadores, formas de porte médio e outras insetívoras, não maiores que um coelho (Pough *et al.*, 2009). É dentro da linhagem Therapsida que surge Cynodontia, cujos únicos descendentes atuais são o mamíferos, sendo estes últimos o resultado da terceira radiação Synapsida (Pough *et al.*, 2009).

Cinodontes foram terapsídeos avançados representados por uma grande variedade de táxons, existindo desde animais grandes e robustos, como *Exaeretodon*, cujo comprimento podia exceder de 2 m, até formas minúsculas, com comprimento total inferior a 10 cm, como *Brasilitherium* (Schultz *et al.*, 2007). Segundo análises cladísticas recentes (*e.g.* Luo, 1994; Luo *et al.*, 2002), os mamíferos devem ser incluídos entre os cinodontes e não como grupo-irmão dos mesmos.

Ao longo da última década, a prospecção e coleta de fósseis, nos níveis mais altos do Triássico Sul-Rio-Grandense, revelaram a presença de uma fauna até então desconhecida de pequenos cinodontes não-mamalianos (Schultz *et al.*, 2007). Nesse contexto, os depósitos do Triássico Superior da Formação Caturrita no Rio Grande do Sul têm se destacado pela presença de pequenos cinodontes muito derivados, que vem contribuindo com importantes avanços no conhecimento dos cinodontes não-mamalianos e sobre a origem e evolução dos primeiros mamíferos. O cinodonte *Riograndia guaibensis* Bonaparte *et al.* (2001) foi objeto de estudo do projeto de doutorado de Cabreira (2009). O autor realizou uma abordagem paleo-histológica de caracteres osteo-dentários, valendo-se de microscopia óptica, para analisar a macro/micro-estrutura da dentição de *Riograndia guaibensis* e compará-la a aquela do roedor de hábitos fossoriais *Ctenomys torquatus*. O trabalho resultou no reconhecimento de adaptações homoplásticas notáveis entre os dois táxons, como esmalte dentário prismático e dentição euhipsodonte semelhante às encontradas em roedores, em particular nos incisivos centrais inferiores. Outros caracteres

interessantes são a presença de palato secundário extenso, maxiloturbinais e grande aumento relativo do cérebro.

Tudo isso credencia *Riograndia guuibensis* como uma peça de grande importância no estudo da origem dos mamíferos. Estudar esse táxon permitirá melhor entender a biologia e diversidade dos pequenos cinodontes não-mamalianos, bem como o contexto no qual surgiram as principais adaptações mamalianas. O presente estudo tem por objetivos identificar padrões fisiológicos, comportamentais e morfológicos relacionados ao hábito fossorial na anatomia de pequenos mamíferos de hábito escavador, em especial no roedor *Ctenomys torquatus*, bem como realizar uma análise comparativa destes padrões com as evidências que podem ser obtidas nos fósseis de *Riograndia guuibensis*, discutindo a hipótese de uma possível adaptação ao hábito fossorial nesse táxon e em outros Cynodontia.

1.1 O Comportamento de Escavar

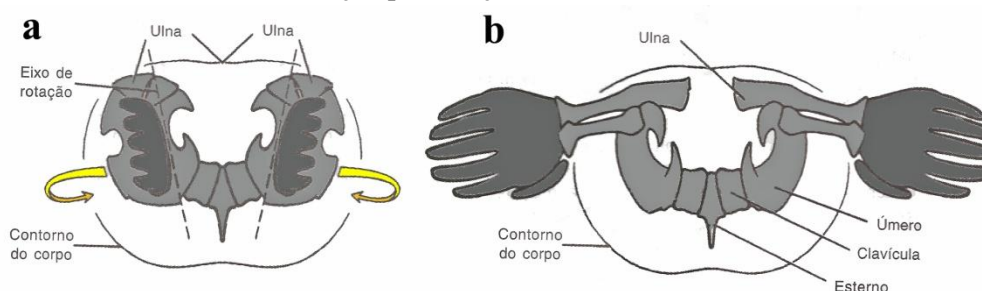
A aparente constância e previsibilidade da vida subterrânea, reconhecidas como as principais responsáveis pela convergência adaptativa nos mamíferos subterrâneos (Nevo, 1979), poderiam passar a ideia de que variação estrutural no aparato de escavação é pequena. Contudo, o observado é bastante diferente. Apesar da evidente convergência em muitos aspectos morfológicos – cabeça cuneiforme, corpo fusiforme, *etc.* –, constata-se uma multiplicidade de modificações nos elementos usados para cavar, de forma a facilitar a abertura de túneis numa variedade de solos (Stein, 2000). Por outro lado, não surpreende que o modo de escavar empregado pelo organismo seja um dos principais, se não o principal, determinante da variação morfológica observada.

Gambaryan *et al.* (1993) descrevem a escavação como um processo compreendendo quatro etapas sucessivas executadas para abrir um túnel: (1) romper o solo, (2) acumular o sedimento desagregado sob ou próximo do corpo, (3) mover o sedimento acumulado para trás do corpo com os membros posteriores e (4) depositar os resíduos escavados fora da toca. Os mamíferos empregam quatro métodos básicos para romper o solo: escavação por rotação umeral, através de raspagem, com dentes em cinzel e por elevação da cabeça (Hildebrand, 1998), sendo os três últimos os métodos usados por roedores (Stein, 2000).

A escavação por rotação umeral (Figura 1) é caracterizada pela geração de força para romper o solo a partir da rotação do úmero, singularmente curto, mas bastante largo, em torno do seu próprio eixo (Hildebrand, 1998). São as fortes garras dos membros anteriores que quebram o solo. Não há supinação ou pronação do antebraço, a função do cotovelo é

meramente posicionar a mão em posição para cavar. As toupeiras verdadeiras, gênero *Talpa*, são os animais que melhor ilustram essa maneira de escavar. As mãos são extremamente largas, ficando posicionadas na frente da cabeça para então serem tracionadas para lateral e para trás enquanto o úmero gira em torno do próprio eixo.

Figura 1. Mecanismo da escavação por rotação umeral.



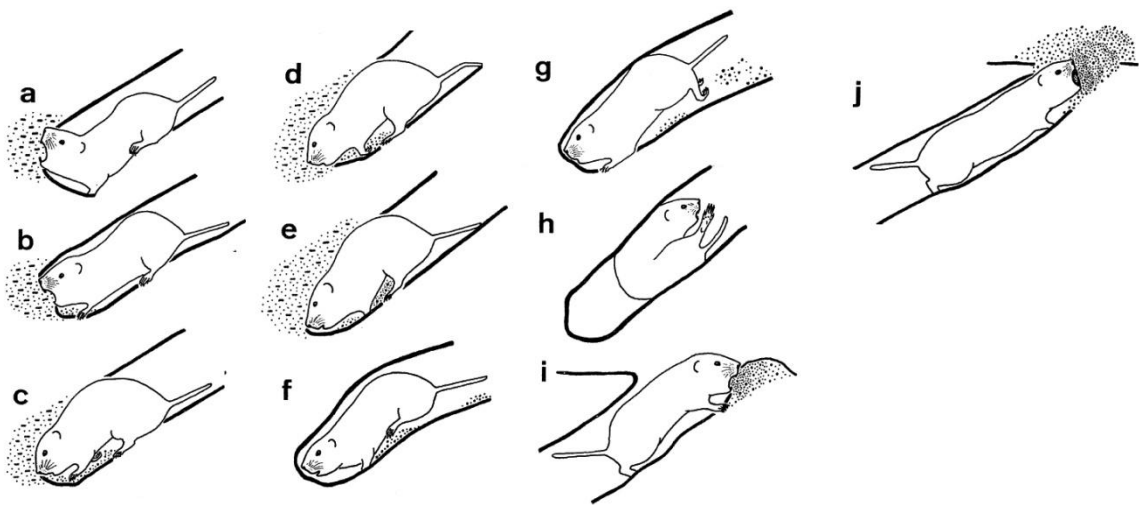
Ilustrado pela toupeira (*Scapanus*), em vista cranial (modificado de Hildebrand, 1998).

- Momento 1 – As mãos estão posicionadas em frente à cabeça e as setas indicam o movimento dos membros anteriores.
- Momento 2 – Posição das mãos após a rotação do úmero e término de uma sequência de rompimento do solo.

A escavação por raspagem caracteriza-se pelo movimento alternado de flexão e extensão dos membros anteriores (Stein, 2000). O solo é rompido e desagregado com as garras, sendo, em seguida, empurrado ou lançado para trás com o auxílio dos coxins presentes na face ventral das patas anteriores. Essa modalidade de escavação é usada entre os roedores por Geomyidae – os “pocket gophers” (*Thomomys*) da América do Norte - (Lessa *et al.*, 1989), *Ctenomys* (várias espécies de tuco-tucos sul-americanos), *Bathyergus* (rato-toupeira das dunas, gênero da África do Sul), *Myospalax* (zokor da Ásia) e *Prometheomys* (rato-toupeira, Eurásia) (Landry, 1957; Lessa *et al.*, 1989; Gambaryan *et al.*, 1993; Hildebrand, 1998). Entre os escavadores por raspagem, alguns Geomyidae e Ctenomyidae diferem dos demais por utilizar também os dentes para romper solos mais compactados (Lessa *et al.*, 1989; Nevo, 1979). Por sua vez, *Myospalax* usa as garras até que tenha soltado todo o solo, quando emprega a cabeça, e não os membros anteriores, para deslocá-lo posteriormente. Se o solo for pouco resistente (macio), o ato de desagregar o solo é combinado com o de acumular o sedimento sob o corpo (Stein, 2000). Fica claro, portanto, que os métodos de escavar não são rígidos nem mesmo para um mesmo táxon. É comum o uso de estratégias mistas para cavar, mas se uso da estrutura alternativa na escavação for pequeno, geralmente não é considerado.

A escavação com dentes em cinzel (Figura 2) é caracterizada pelo uso dos incisivos procumbentes para romper o solo. A projeção anterior dos incisivos (ou procumbência) é fundamental para a efetividade desse modo de escavar (Figura 5 - a). Os incisivos são usados conjuntamente com os músculos mandibulares para soltar o solo. Em seguida, o sedimento resultante será removido da galeria com o auxílio dos pés ou da cabeça. Essa estratégia de cavar foi observada em *Spalacopus* (coruro, endêmico do Chile), Rhizomyinae (ratos-das-raízes e ratos-do-bambu da África e Ásia), Bathyergidae (ratos-toupeira africanos, exceto *Bathyergus*) e algumas espécies de *Thomomys* (Landry, 1957; Nevo, 1979; Lessa *et al.*, 1989; Hildebrand, 1998; Stein, 2000). Os Bathyergidae também utilizam o focinho para escavar, enquanto *Thomomys* e Rhizomyinae contam com o auxílio das garras (Nevo, 1979; Lessa *et al.*, 1989; Hildebrand, 1998). Em solos friáveis, *Ellobius* (ratos-toupeira, Eurásia) usa os incisivos para desagregar o solo antes de acumulá-lo sob o abdômen com os membros anteriores (Hinton, 1926).

Figura 2. Mecanismo da escavação com dentes em cinzel.

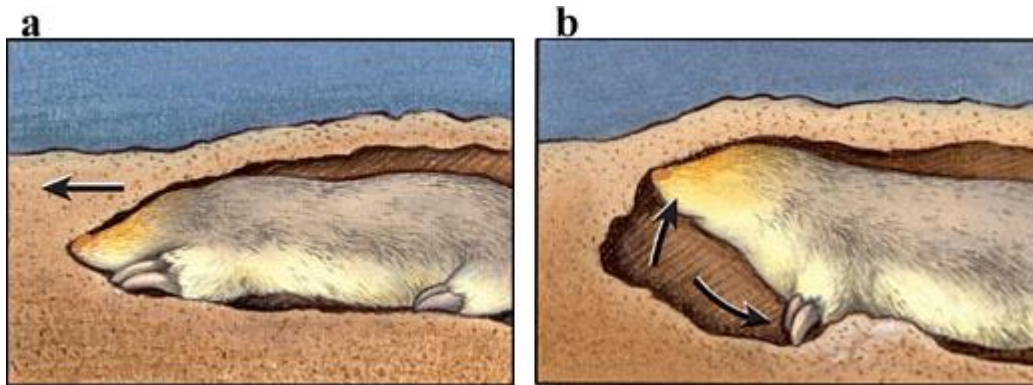


Ilustrado por *Arvicola scherman* ("montane water vole"), mostrando o uso dos dentes, a compactação com a cabeça e o transporte de terra. As letras de a-j indicam a ordem do processo (modificado de Airoidi *et al.*, 1976).

Por fim, a escavação por elevação da cabeça (Figura 3) tem por característica o uso combinado dos incisivos e do crânio, que funcionam como uma broca e uma pá, afrouxando e removendo o solo (Hinton, 1926; Hildebrand, 1998). *Ellobius* e *Spalax* (antes *Nannospalax*, o rato-toupeira-cego), adotam modalidade de escavação para abrir túneis superficiais ou compactar o solo em galerias mais profundas (Nevo, 1979). A cabeça e a pele são bastante especializadas nesses gêneros. Em contraste, as patas anteriores e posteriores, embora sejam largas, são relativamente pouco modificadas. *Spalax* também

apresenta uma almofada nasal muscular rígida e um calo no rosto, ambos usados para compactar sedimento nas paredes dos túneis ou nos montículos presentes nas entradas das tocas. O rinário achatado e calvo de *Ellobius* parece ter uma função semelhante (Stein, 2000).

Figura 3. Mecanismo da escavação por elevação da cabeça.



Ilustrado pela toupeira dourada (*Chrysochloris*), em vista lateral.

- a) Momento 1 – A cabeça avança e penetra o solo arenoso.
- b) Momento 2 – A cabeça é elevada, enquanto os membros anteriores empurram sedimento para trás.

Lessa *et al.*, 1989, realizaram um notório estudo sobre as especializações morfológicas para escavar em Geomyidae. Através de morfometria, foram analisados os componentes osteológicos e musculares da mandíbula e dos membros anteriores de três gêneros desses animais. *Geomys* e *Thomomys* são dois gêneros especialistas, o primeiro em escavar com as garras e o segundo com os dentes. *Cratogeomys* é uma forma intermediária, que emprega as duas estratégias para escavar. Diferentemente de outros pesquisadores (Merriam, 1895; Miller, 1958) que propuseram duas hipóteses complementares para as diferenças cranianas entre os táxons – uma relacionada com diferentes modos de mastigação, outra com especializações para escavar – os resultados do trabalho apontam para duas vias de especialização morfológica, uma em direção ao uso das garras e outra em direção do uso dos dentes. A conclusão dos autores foi que as morfologias cranianas distintas são principalmente um reflexo dos diferentes modos de cavar utilizados. Ao contrário do que fora anteriormente sugerido, os movimentos da mandíbula durante a mastigação são os mesmos em todos os táxons analisados, determinando uma contribuição mínima desse componente nas diferenças do crânio para essas espécies.

2 Adaptações dos Mamíferos Subterrâneos

É evidente a convergência adaptativa entre os mamíferos subterrâneos, chamando atenção de qualquer um que estudar esses animais. Pertencendo a grupos tão distantes como marsupiais e placentários, explorando recursos alimentares diferentes nos quais predominam insetos e plantas, seria de se esperar uma diversidade adaptativa maior nesses organismos. De fato, cada linhagem apresenta características marcantes de uma história evolutiva única, resultante das mesmas variáveis atuantes em outros táxons, mas inalienável de sua bagagem genética. Apesar disso, sejam marsupiais ou placentários, insetívoros ou roedores, é a semelhança em uma série de caracteres que se sobressai. É a necessidade de viver sujeito às condições peculiares da zona ecológica subterrânea que impõe restrições determinantes da ecologia desses organismos. Nevo (1979 e 2007) tratou das adaptações a esse modo de vida em termos de convergência e divergência evolutiva entre mamíferos subterrâneos. Segundo esse autor, todos os mamíferos subterrâneos compartilham adaptações convergentes em nível molecular e de organismo para o ecótopo único que têm em comum. Por outro lado, exibem adaptações divergentes para os nichos alimentares insetívoros e herbívoros de cada um, bem como estruturas próprias derivadas de suas diferentes filogenias. O ecótopo subterrâneo é simples, relativamente estável, especializado, de baixa produtividade e descontínuo. A partir desse panorama, Nevo (1979) propõe como principais determinantes evolutivos a especialização, competição e isolamento intra- e interespecíficos.

A especialização dos mamíferos subterrâneos deriva da convergência adaptativa em uma variedade de níveis de organização em padrões especializados. A especialização envolve:

- 1 - relativamente baixa variação genética;
- 2 - estenotermia e esteno-higrobicidade;
- 3 - corpo cilíndrico;
- 4 - reduções anatômicas (da cauda, olhos, *etc.*) e hipertrofias (acústica e tátil);
- 5 - dieta generalista;
- 6 - padrões de atividade diários (24 horas).

A competição por recursos pode favorecer a convergência. Isso é bastante evidente no ecótopo subterrâneo, no qual a competição por recursos é intensa (Nevo, 1979). Os resultados da competição intraespecífica são:

- 1 – solidão e territorialidade, como consequência do comportamento agressivo;
- 2 - baixa densidade populacional, constante e saturada, próxima da capacidade de suporte do ambiente;
- 3 - exclusão competitiva;
- 4 - a forte competição reduz a variabilidade genética;
- 5 - uma tendência dos organismos serem K-estrategistas.

A seleção K favorece uma grande capacidade competitiva e ampla aptidão individual, fortalecidas pelo desenvolvimento relativamente lento, maior tamanho relativo, alta longevidade e baixas taxas reprodutivas, dieta generalista, eficiência para escapar de predadores e baixas taxas de recrutamento e mortalidade (Nevo, 1979).

A competição interespecífica resulta em distribuição parapátrica, com um alto grau de adaptação das espécies aos micro-habitats. Quanto maior a adaptação em pequena escala, menor é a distribuição geográfica e as áreas de sobreposição são mínimas.

A estrutura populacional dos mamíferos subterrâneos exhibe padrões migratórios que suportam o princípio do isolamento por distância (Sewall, 1943). O isolamento por distância é uma consequência da redução na dispersão ao longo do espaço. A emigração e a dispersão diminuem com a distância de um dado deme, resultando numa maior similaridade genética nas populações próximas entre si.

Ao analisarmos a biologia desses organismos, é natural estabelecer uma polaridade entre adaptações convergentes e divergentes, buscando as principais pressões seletivas que levam a uma ou a outra dessas duas vias. Apesar de contar com centenas de espécies de mamíferos em pelo menos onze famílias e três ordens diferentes (Nevo, 1979 e 2007), a ordem Rodentia reúne mais representantes escavadores que qualquer outra (Hildebrand, 1998). Os roedores em geral constituem um grupo extremamente bem sucedido de pequenos mamíferos R-estrategistas. Isso fica muito evidente se levarmos em conta parâmetros como riqueza de espécies e abundância. Por sua vez, os roedores subterrâneos estão presentes em todos os continentes, exceto a Austrália. A maioria deles habitam áreas abertas como savanas, campos, estepes, campos alpinos, *etc.*, embora um pequeno número ocorra em áreas com vegetação arbustiva densa ou florestas (Lacey *et al.*, 2000). Entretanto, quase todos habitam solos de moderadamente úmidos a secos, com uma clara

preferência por aqueles com moderado conteúdo de argila ou arenosos, sendo raramente encontrados em solos argilosos muito compactos. Assim, sua distribuição frequentemente é irregular e descontínua, limitada a áreas nas quais as condições do solo e da vegetação são apropriadas (Lacey *et al.*, 2000; Nevo, 1979).

É justamente a influencia do nicho subterrâneo sobre a história evolutiva desses táxons, determinando convergência e divergência evolutiva, que torna os roedores subterrâneos alvo de grande interesse. Resulta disso uma vasta literatura, mas que se caracteriza por tratamento desigual entre linhagens, com algumas muito estudadas e outras virtualmente desconsideradas. Outro viés presente nos trabalhos publicados é a tendência de abordar apenas aspectos da biologia desses animais relacionados a convergência morfológica para a fossorialidade, existindo muito pouca informação sobre estruturas não relacionadas com a vida em tocas subterrâneas (Lacey *et al.*, 2000). Assim, embora diversos autores tenham abordado modificações cranianas e dentárias em roedores subterrâneos, a maioria deles restringiu seus estudos a táxons que usam a cabeça, especialmente os dentes, para cavar (Wake, 1993). Mesmo que os objetivos desse trabalho coincidam com o enfoque geral da maioria desses estudos, as lacunas de conhecimento existentes constituem importante limitação no nosso conhecimento desses organismos, impossibilitando a análise abrangente da qual uma melhor compreensão do grupo depende. Tendo isso sempre em mente, serão consideradas as adaptações presentes nos mamíferos subterrâneos, começando com aspectos da morfologia, em particular aquela dos ossos. A ênfase dada reflete os objetivos do presente estudo, sujeito às limitações das informações disponível na literatura.

2.1 Morfologia

A anatomia descritiva representa um dos elementos essenciais para o melhor entendimento da função biomecânica e das relações filogenéticas. A morfologia dos mamíferos subterrâneos atende as necessidades de se movimentar na escuridão dos túneis confinados, frequentemente úmidos e com baixa concentração de oxigênio (Stein, 2000; Hildebrand, 1998).

Mamíferos fossoriais convergiram em várias especializações (Nevo, 1979). As morfológicas incluem corpo cilíndrico; redução de apêndices, olhos e orelhas; hipertrofia sensorial acústica e tátil; alimentação generalista (herbivoria em roedores e insetivoria em marsupiais e insetívoros). Ocorre uma convergência adaptativa considerável, morfológica e ecológica. Verifica-se também divergência adaptativa em várias características e diferenças filogenéticas relacionadas à estrutura da dentição e especializações da dieta e tamanho do

intestino. Porém, indubitavelmente, as mais notáveis adaptações são as morfofossoriais, envolvendo a estrutura (ossos e musculatura) e função dos dentes incisivos, cabeça, pescoço, membros anteriores e cintura escapular, que compõem as principais estruturas locomotoras e escavadoras (Nevo, 1979, 2007).

2.1.1 Corpo

A forma do corpo fusiforme ou cilíndrica é considerada como uma das características mais marcantes desses animais. O plano corporal fusiforme está associado à redução relativa do comprimento de ambos os membros e do tamanho das protuberâncias externas. Em conjunto, tais adaptações reduzem a quantidade de solo que precisa ser deslocada (Hildebrand, 1998) e facilitam a realização de manobras em espaços estreitos e confinados (Stein, 2000). Dentro desse padrão básico, ocorre certa variação (Nevo, 1979), podendo o corpo assemelhar-se ao do rato (*Tachyoryctes*) ou até ter a forma de uma bala, comprimido dorso-ventralmente e com a cabeça achatada, suportada por um pescoço curto e massivo (*Spalax*). O tamanho corporal não é tão uniforme. As menores formas têm um comprimento (sem a cauda) de 100 mm e pesam apenas 35 g. No outro extremo, os animais ultrapassam 500 mm e pesam cerca de 1500 g (Nevo, 1979 e Stein, 2000).

2.1.2 Cauda

A cauda varia quase tanto como o tamanho do corpo, em termos absolutos e relativos ao tamanho da cabeça mais o do corpo (Stein, 2000). Em *Spalax*, ela é virtualmente inexistente; em todos Bathyergidae (exceto *Heterocephalus*) e *Notoryctes*, a cauda é relativamente pequena; moderadamente desenvolvida em Geomyidae, Rhizomyinae, *Myospalax* e longa em *Ctenomys* e *Heterocephalus* (Nevo, 1979 e Stein, 2000). A cauda pode ter mais de uma função. Na maioria dos Bathyergidae, estão presentes pelos mais longos nas laterais, que auxiliam na remoção de detritos quando o animal empurra com os membros posteriores. Até que ponto a cauda atua como um órgão tátil é desconhecido para muitos gêneros, embora isso tenha sido registrado para *Heterocephalus* (Park, 2007) e Geomyidae (Stein, 2000).

2.1.3 Cor da Pelagem

A cor da pelagem se caracteriza por uma variação regional, relacionada com a umidade, e outra local, associada à cor e composição do solo, tendendo a ser críptica em todas as configurações (Nevo, 1979). Também é observada variação clinal altitudinal em *Thomomys* e latitudinal em *Spalax* de diferentes regiões. A pelagem variando localmente conforme a cor do solo sugere predação diferencial na superfície por corujas e outros

predadores (Nevo, 1979). Quando presente, a pelagem é geralmente curta, felpuda, frequentemente ereta, sendo escovável facilmente nos dois sentidos na maioria dos táxons (Stein, 2000). *Heterocephalus* é um caso extremo de modificação da pelagem, tendo perdido todo seu pelo.

Em táxons como Geomyidae, Bathyergidae e *Ctenomys*, a pele está frouxamente fixada na musculatura subjacente, de forma a permitir aos animais virarem - até certo grau - dentro de sua própria pele, retornando esta à sua posição original após a manobra ter sido concluída (Hildebrand, 1998). Essa característica facilita a reversão da direção dentro de galerias estreitas, nas quais o atrito entre a pele e a parede do túnel é maior.

Pelos ou vibrissas podem estar relacionados ao comportamento de cavar, funcionando como órgãos táteis ou atuando nos dois processos simultaneamente. *Spalax* possuem uma franja de pelos rígidos ao longo da borda da cabeça, acima dos olhos (Klauer *et al.*, 1997), sendo a presença desta franja relacionada ao modo de cavar, por elevação da cabeça, desse roedor. Segundo Nevo (1979), pelos especializados com função tátil podem estar presentes no corpo e na cauda. Talpidae, Geomyidae e Ctenomyidae possuem vibrissas nos membros anteriores, enquanto *Heterocephalus* as possuem na cabeça, membros e na genitália, além da cauda sensorial (ver acima em *corpo*).

Vertebrados fossoriais devem ser capazes de excluir qualquer detrito do solo – areia, poeira e terra – de orifícios externos como olhos, orelhas, nariz, boca, ânus e cloaca, nos quais partículas podem prejudicar a respiração e digestão ou danificar órgãos sensoriais delicados (Hildebrand, 1998; Stein, 2000). Os lábios pilosos dos escavadores com dentes em cinzel (*Ctenomys* e Geomyidae) desempenham essa função, unindo-se em um contato íntimo atrás dos grandes incisivos (Hildebrand, 1998). Em *Prometheomys*, os lobos labiais dobram-se para o interior do diastema entre incisivos e molares com a mesma funcionalidade (Stein, 2000). Em Bathyergidae, narinas levemente valvares reduzem a entrada de detritos na cavidade nasal, enquanto a entrada de terra na boca é prevenida pelos lábios fechados (Shirmer, 1903).

Bolsas externas nas bochechas revestidas com pelagem são uma característica única de Geomyidae e sua função primária é carregar alimento (Nevo, 1979).

2.1.4 Cabeça

A cabeça dos mamíferos subterrâneos é robusta e compacta, refletindo a forma do crânio, mandíbula e músculos mandibulares. As modificações do crânio estão relacionadas com o papel que este desempenha no processo de escavar e com a dieta do animal (Nevo,

1979; *apud* Agrawal, 1967). Previsivelmente, mudanças osteológicas craniais e cervicais são mais evidentes nas formas escavadoras com dentes em cinzel e por elevação da cabeça (*head-lift diggers*) do que naquelas raspadoras (Stein, 2000). Em seus estudos sobre a mastigação dos “pocket gophers” (Geomyidae) Wilkins *et al.* (1983) e Lessa *et al.* (1989) suportam essa noção, sugerindo que a morfologia cranial em Geomyidae representa primariamente uma adaptação à fossorialidade e apenas secundariamente aos diferentes modos de mastigação.

Segundo Stein (2000), o crânio dos roedores subterrâneos é geralmente mais massivo e robusto do que o das formas de superfície (Stein, 2000). A forma é triangular em vista superior, com ápice voltado para frente (Shirmer, 1903). Achatamento dorso-ventral e rostro afilado também contribuem para esse padrão geral de formato triangular ou cônico (Wake, 1993; *apud* Agrawal, 1967). O crânio, assim comprimido, é relativamente largo e profundo, dispondo de uma maior área para a inserção de musculatura (Stein, 2000). O occipício inclinado antero-dorsalmente melhora a efetividade da cabeça como órgão escavador, por sua vez, o aumento da altura também prove uma maior área de inserção da musculatura dorsal do pescoço, altamente desenvolvida nesses animais (Stein, 2000; Wake, 1993; *apud* Agrawal, 1967). Essa tendência estrutural é particularmente pronunciada em *Spalax*, em *Ellobius* e, num menor grau, em Rhizomyinae, contribuindo para a forma de cunha do crânio observada nos roedores subterrâneos em vista dorsal ou de perfil (Stein, 2000). Segundo Hinton (1926), que abordou também as modificações ontogenéticas do crânio dos Microtinae (Arvicolinae), ocorre uma inversão do plano de inclinação do occipício de posterior para anterior em *Arvicola amphibius*. Modificações dessa magnitude estressam a importância de levar em conta o estágio de desenvolvimento do organismo antes de considerar a presença ou ausência de algum caractere, em especial os esqueléticos.

Em geral, todas as projeções do crânio tendem a ser reduzidas, para facilitar a movimentação nos túneis (Nevo, 1979), de forma semelhante ao que é observado em relação ao corpo, com redução dos apêndices e outras projeções, se a estrutura não está envolvida diretamente no comportamento de escavar, caso em que a hipertrofia estrutural muitas vezes ocorre. Assim, os arcos zigomáticos não se projetam além da maior largura do crânio e são bastante delgados em muitas formas (*e. g.* *Condylura* – toupeira-nariz-de-estrela –, *Talpa*, *Erinaceus* – ouriço europeu –, *Orycteropus* – “aardvark”) (Shirmer, 1903). Contudo, os arcos são alargados posteriormente nos roedores subterrâneos, servindo de origem para os desenvolvidos músculos mandibulares, em especial o masseter, principal elevador da mandíbula. O trabalho de Vassalo (1998) corroborou esse padrão ao comparar

a morfologia funcional de duas espécies de tuco-tuco (*Ctenomys talarum* e *C. australis*). Em ambos os táxons, os arcos zigomáticos são robustos, fornecendo uma ampla área de origem para o músculo masseter. Os arcos expandidos também contribuem para o aspecto cuneiforme da cabeça desses animais (Stein, 2000).

Em roedores subterrâneos, as cristas interorbital e a temporal geralmente se fusionam sobre os ossos frontal e parietal, formando uma crista dorsal contínua e proeminente que, muitas vezes, se expande posteriormente na superfície do interparietal. Essa estrutura tende a aumentar em tamanho nas proximidades da linha média e com o aumento da idade (Stein, 2000). O osso esquamosal também pode ser relativamente grande, estendendo-se anteriormente sobre o osso frontal e interpondo-se entre o osso parietal e o interparietal posteriormente. Dessa maneira, uma maior área de origem fica disponível para o músculo temporalis, frequentemente volumoso nas formas fossoriais (Stein, 2000).

O ossículo pré-nasal, presente na extremidade da cartilagem mesetemoide nos gêneros *Talpa* e *Sus*, permite a utilização do nariz para escavar (Shirmer, 1903), enquanto os ossos nasais são geralmente reduzidos na sua porção anterior para não interferirem com a escavação (Stein, 2000). Em escavadores por elevação da cabeça, e em menor grau nos escavadores com dentes em cinzel, o rostro massivo e a pré-maxila expandida suportam a almofada nasal (Stein, 2000). Essa estrutura queratinosa é sustentada por ossos nasais aumentados e espessados, presentes em todos os escavadores por elevação da cabeça (Klauer *et al.*, 1997). O pré-maxilar pode projetar-se além dos nasais para fornecer estabilidade quando os incisivos são muito procumbentes (*Ellobius*). Segundo Nevo (1979), o rostro varia de um focinho alongado (insetívoros) até largo, achatado e cornificado (*Notoryctes*, *Spalax*, Bathyergidae) com função de compactar o solo na construção de galerias.

Por ter relações filogenéticas bem estabelecidas, que permitem uma análise dentro de um contexto histórico, Geomyidae é um grupo bastante estudado. Lessa *et al.* (1992) compararam representantes dessa linhagem que escavam com os dentes em cinzel (*Thomomys*) com espécies que usam os membros anteriores (*Geomys*). As modificações no crânio relacionadas ao primeiro incluem um rostro estreito e alongado, com incisivos procumbentes e arcos zigomáticos expandidos. As adaptações morfofossoriais em *Geomys* envolveram fundamentalmente os membros anteriores.

As adaptações morfológicas do crânio não estão limitadas àquelas envolvendo aspectos biomecânicos vinculados às modificações da miologia, principalmente as relacionadas à mastigação e escavação. Contemplando adaptações de natureza sensorial, a bula timpânica

pode ser estar aumentada, medindo mais de 20% do comprimento occipito-nasal. Acredita-se que essa modificação esteja relacionada com a melhora na ressonância e amplificação das vibrações sonoras (Stein, 2000; *apud* Agrawal, 1967). Segundo Francescoli (2000), a variação no tamanho da bula auditiva pode refletir diferenças interespecíficas na natureza dos sinais acústicos empregados pelos táxons. Em geral, um maior tamanho da bula é relacionado à utilização de sinais de baixa frequência (Hooper, 1968). A correlação oposta entre sinais de alta frequência e a redução no tamanho da bula ainda não foi estudada na mesma amplitude, porém parece se confirmar para algumas espécies do gênero *Ctenomys* (Cook *et al.*, 1990).

Na superfície ventral do crânio, observa-se uma tendência para encurtamento posterior do forâmen incisivo como um meio de acomodar a pressão exercida pelas longas raízes dos incisivos superiores posicionadas dorsalmente (Stein, 2000). A posição e tamanho do forâmen incisivo podem estar relacionados também com o grau em que a quimiorrecepção é importante nos organismos subterrâneos (Hillenius, 2000; Stein, 2000). Por razões similares, o palato é relativamente mais robusto nas formas hipógeas (Stein, 2000).

Outras modificações osteológicas incluem uma crista nugal (lambdoidal) aumentada para a inserção da musculatura cervical, o encurtamento do pescoço, espinha axial calibrosa e redução dos processos transversos das vértebras cervicais (Stein, 2000).

A mandíbula em roedores subterrâneos tende a ser mais longa e alta que a das espécies epígeas para acomodar os longos incisivos inferiores e para fornecer área adicional para a inserção da musculatura mandibular hipertrófica. A crista massetéica proeminente é uma adaptação ao poderoso músculo masseter presente nesses roedores fossoriais. A mandíbula de *Ctenomys talarum* e *C. australis* apresenta esse caractere de forma bastante pronunciada e, pela mesma razão, um processo angular igualmente proeminente (Vassallo, 1998). A presença de bossas ósseas elevadas na região rostro-ventral da mandíbula está relacionada com a euhipsodontia – Janis *et al.*, 1988, usa o termo hipselodontia – e com o hábito escavador. Tais estruturas têm por função primária abrigar e nutrir as raízes dos incisivos centrais inferiores de crescimento contínuo (Cabreira, 2009). Além disso, sua arquitetura óssea complexa indica que desempenham funções mecânicas dispersando tensões e pressões elevadas relacionadas com o ato de roer e escavar (Cabreira, 2009).

2.1.5 Ouvido e Pina

Shirmer (1903) já destacava que a pina impede o comportamento fossorial, principalmente porque essa estrutura fica posicionada anteriormente e no topo da cabeça, onde muita fricção naturalmente ocorre. Em Geomyidae e *Lutra*, a pina é pequena; é

minúscula em *Mellivora*; em Bathyergidae, está presente apenas como um anel de pele em torno da abertura auditiva; enquanto que em *Notoryctes*, *Chrysochoris* e *Talpa* está ausente. Conforme outras referências da literatura para o tamanho dessa estrutura anatômica, especificamente nos roedores hipógeos, ela é moderadamente grande em *Prometheomys* e *Myospalax* (Hinton, 1926); de tamanho moderado em *Spalacopus* e Rhizomyinae (Stein, 2000) e pequena em *Ctenomys* (Stein, 2000). Apesar da redução existente em Bathyergidae, em pelo menos um representante desse grupo (*Heterocephalus*) a audição permanece bem desenvolvida (Stein, 2000). Segundo Begall *et al.* (2007b), a pina dos roedores subterrâneos geralmente é reduzida ou ausente, normalmente considera-se que essa redução é necessária para evitar que a pina acumule o solo desagregado durante a escavação. Entretanto, uma pina de tamanho normal está presente em muitos desses roedores, demonstrando que sua presença não é incompatível com o comportamento de cavar. Assim, o motivo para a redução deve ser outro. A pina é importante para a localização sonora binaural, que é pouco útil em tocas subterrâneas (Begall *et al.*, 2007b) e para amplificar o som (Stein, 2000). Levando isso em consideração, não existe pressão seletiva para a manutenção dessa estrutura em formas exclusivamente subterrâneas.

2.1.6 Olhos

A capacidade visual resultante da vida no ecótopo subterrâneo não é comparável àquela dos mamíferos noturnos (Stein, 2000). A maioria das espécies de mamíferos subterrâneos reteve seus olhos, mas sua estrutura e funcionalidade diferem muito entre eles (Nevo, 2007). O que se observa é uma tendência para a redução no tamanho do olho e a regressão estrutural do sistema visual. Segundo Nevo (2007), o tamanho do olho varia de normal a médio (*Spalacopus*); de médio a pequeno (Geomyidae, *Ctenomys*); de pequeno a diminuto (Rhizomidae, cricetídeos subterrâneos, Bathyergidae); diminuto (maioria dos Talpidae); até vestigial e completamente coberto por pele (*Notoryctes*, *Talpa caeca*, Chrysochloridae, Spalacidae). Da mesma forma, estruturalmente os olhos podem ser quase normais (*Talpa europaea*); parcialmente degenerados (*Tachyoryctes*, Bathyergidae); ou totalmente degenerados (*Spalax*, Chrysochloridae, *Tachyoryctes*) (Nevo, 1979). O enquadramento em diferentes categorias de tamanho e de regressão estrutural é, até certa medida, subjetivo, portanto sujeito a arbitrariedades e vieses, mesmo para um mesmo autor, como pode ser constatado nos trabalhos de Nevo (1979 e 2007). Reforçando este viés interpretativo, Camin *et al.* (1995), consideram que os olhos de *Ctenomys* e *Spalacopus* são “relativamente grandes” e posicionados no topo da cabeça. A posição dos olhos é útil para observar predadores na superfície, considerado o comportamento de *Spalacopus* que

raramente emerge para trocar de túnel (Stein, 2000). Porém, Stein (2000) ressalta que a capacidade visual pode ser relativamente independente do tamanho do olho.

As alterações podem envolver não apenas redução no tamanho do globo ocular, mas também no número e tamanho dos músculos oculares responsáveis por protraírem e retraírem o olho (Stein, 2000). A redução da visão pode ser devida ao espessamento da córnea ou degeneração da retina. Além da visão típica de que a redução no tamanho dos olhos seja decorrente do pouco uso, o menor tamanho também diminui o risco de lesão desse órgão complexo e delicado (Stein, 2000).

Ainda assim, do ponto de vista morfológico, é útil a noção que o olho e as estruturas relacionadas apresentam-se reduzidos em muitos desses animais.

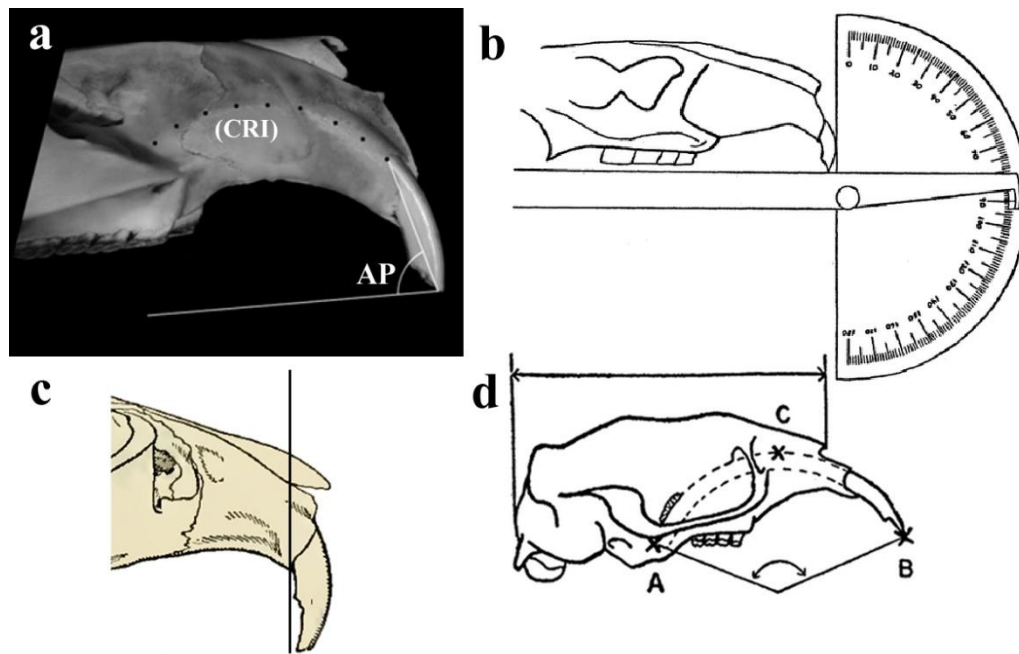
2.1.7 Dentição

Dentes incisivos grandes, projetando-se para fora da boca, podem desempenhar duas funções distintas relacionadas ao hábito subterrâneo. Em algumas formas, os grandes dentes incisivos contribuem para evitar a entrada de terra na boca, sendo exemplo disto os *Bathyergidae*, cujos incisivos superiores proeminentes posicionam-se em frente aos lábios superiores fechados (Shirmer, 1903). Em outras, eles são usados para escavar, dependendo o animal de outros mecanismos - como lábios cerrados - para evitar a entrada de detritos na cavidade oral. O uso como ferramentas para escavar é típico dos roedores, sendo conhecidos muitos exemplos entre seus representantes.

Os grandes incisivos dos roedores estão reduzidos a um par na extremidade do maxilar e outro na da mandíbula (Carleton *et al.*, 2013). A adaptação para roer é a característica fundamental do grupo, tanto que a própria denominação, *Rodentia*, deriva da utilização peculiar desses dentes. O termo, por si só, não traduz toda a multiplicidade de usos dos incisivos nesses animais (Carleton *et al.*, 2013). Em decorrência de seu papel-chave como adaptação, muitas das modificações na estrutura dos dentes, do crânio e dos músculos mastigatórios que ocorreram ao longo da história evolutiva dos roedores estão relacionadas à capacidade de roer (Hilton, 1926). A forma e a curvatura dos incisivos superiores são influenciadas, em grande extensão, pela natureza daquilo que será processado – amêndoas, madeira, caule de gramíneas e sementes possuem propriedades diferentes, que se refletem na morfologia dentária (Hilton, 1926). A partir dos trabalhos do naturalista britânico Oldfield Thomas, são reconhecidas quatro variantes morfológicas para descrever a curvatura dos dentes incisivos superiores em roedores. Elas são definidas pelo ângulo formado entre os incisivos superiores e o eixo longitudinal do crânio (Figura 4 – a),

referido como “índice incisivo” (Figura 4 – b), e pela posição da borda de corte (Figura 4 – c), no caso dos tipos opistodonte e hiperopistodonte.

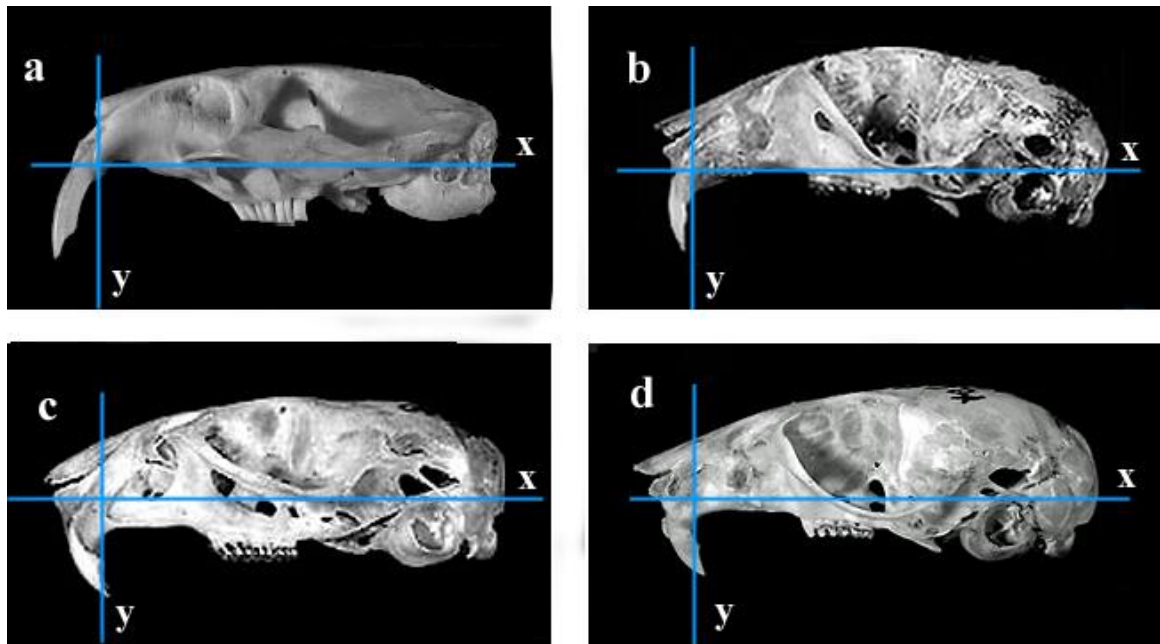
Figura 4. Ângulo dos dentes incisivos e borda de corte.



- Vista lateral do rostró com o ângulo de Thomas, segundo Becerra *et al.*, 2012. AP, ângulo de Thomas; CRI, comprimento da raiz do incisivo (modificado de Becerra *et al.*, 2012).
- Método de Olfield Thomas para medir o índice incisivo (modificado de Landry, 1957).
- Vista lateral do rostró com linha de referência para determinar a posição da borda de corte do incisivo (composição esquemática pelo autor; desenho modificado a partir de Hinton, 1926).
- Método de Landry para medir a curvatura dos incisivos (modificado de Landry, 1957).

Incisivos ortodontes (Figura 5 – b) formam um ângulo reto com o eixo anteroposterior do crânio. Nos proodontes (Figura 5 – a), o maior eixo dos dentes forma um ângulo obtuso com o eixo do crânio. Por fim, incisivos com morfologia opistodonte (Figura 5 – c) e hiperopistodonte (Figura 5 – d) estão orientados de tal maneira que o ângulo formado entre os incisivos e o eixo craniano é menor que 90 graus, com a margem cortante voltada posteriormente, diferenciando-se, contudo, pela posição extrema dessa aresta no segundo tipo, situada por detrás da margem posterior da cavidade alveolar do incisivo (Figura 5, em relação à linha y).

Figura 5. Índice incisivo (segundo Olfield Thomas).



- a) Crânio de *Spalacopus cyanus* mostrando incisivos do tipo proodontes;
 b) Crânio de *Galenomys garleppi* mostrando incisivos do tipo ortodontes;
 c) Crânio de *Neotomys ebriosus* mostrando incisivos do tipo opistodontes; (montagem pelo autor; imagens b, c e d disponíveis em: <http://tolweb.org/notes/?note_id=560>; imagem a modificada de Vassalo, 1998).

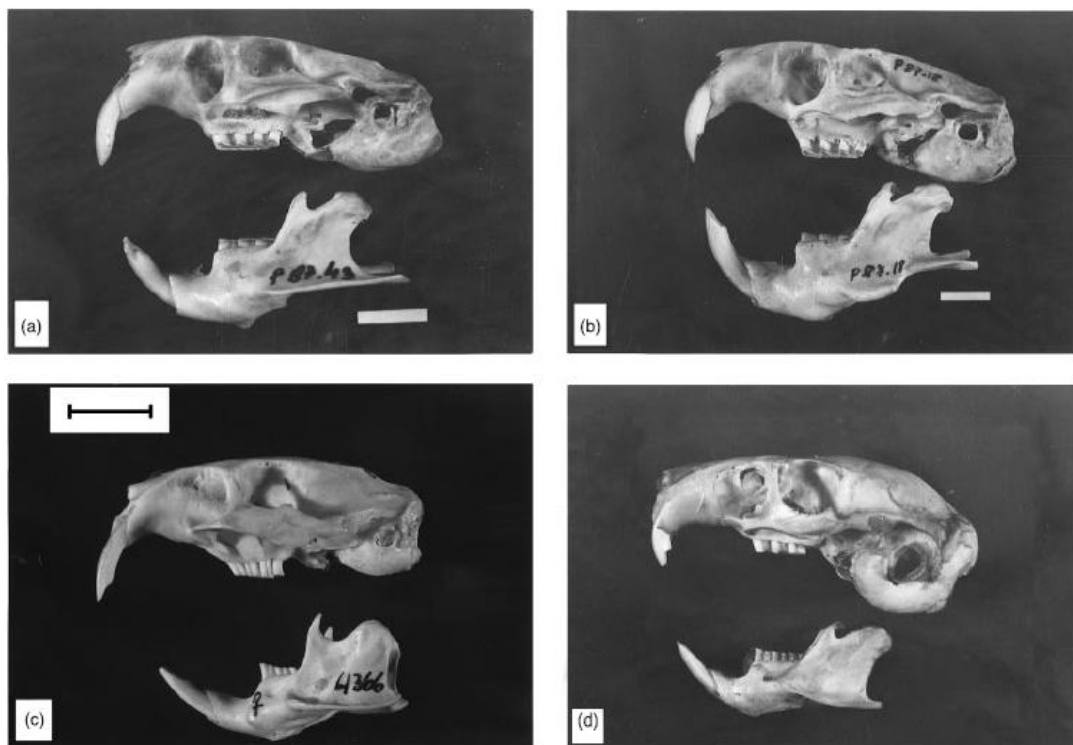
Além de possuir valor taxonômico, tendo sido amplamente empregada na descrição de muitas das espécies desse grupo, a variação na inclinação e curvatura dos incisivos superiores está relacionada com as funções desempenhadas por esses dentes. Hinton, 1926, aponta que todos os roedores “típicos” apresentam incisivos superiores bastante curvos, ortodontes ou opistodontes.

A curvatura dos incisivos é produto do crescimento diferencial entre a superfície anterior e a posterior – resultado da taxa de deposição desigual de esmalte e de dentina (Landry, 1957; Stein, 2000). O esmalte, mais duro e presente apenas na superfície anterior, desgasta-se mais lentamente que dentina formadora da parte mais macia do dente. Desse modo, o gradiente de desgaste resultante produz e mantém uma borda auto-afiante, característica dos incisivos dos roedores (Stein, 2000). Koenigswald (1984) diverge quanto aos processos envolvidos no desgaste diferencial responsável pela gênese e manutenção borda de corte. Para esse autor, os incisivos inferiores são deliberadamente roçados nos superiores para formar a borda cortante em bisel, não sendo essa, portanto, simplesmente o resultado do desgaste diferencial acarretado pelo uso.

A forma curva faz com que os incisivos superiores resistam melhor ao forte golpe desferido pelos incisivos inferiores, que exercem a maior parte da força necessária quando algo é roído. Embora a literatura revisada não proponha razões adicionais para a curvatura dos incisivos, a questão não parece esgotada. Dentes molares com coroas altas são mais facilmente acomodados dentro do crânio (e possivelmente na mandíbula) se forem curvos e não retos. São conhecidos diversos exemplos de hipsodontia e euhipsodontia em que os dentes são curvados (Janis *et al.*, 1988). Assim, mesmo que apresentem morfologia e função distintas, a necessidade de melhor acomodar incisivos relativamente grandes em espaço reduzido poderia ser uma explicação adicional para a curvatura presente nesses dentes.

Para Hinton (1926), a redução da curvatura dos incisivos superiores, que passam a se projetar anteriormente devido ao menor arqueamento, indica uma redução na eficiência para roer. Tais incisivos proodontes são usados às vezes como uma pinça, para pegar pequenas sementes de gramíneas, *etc.*, mas, mais frequentemente, a proodontia é uma das principais expressões de especialização fossorial (Figura 6), com as espécies proodontes usando os incisivos superiores para cavar tocas.

Figura 6. Comparação da procumbência dos incisivos em roedores.



- a) *Ctenomys talarum*, escava com os dentes e com os membros anteriores.
- b) *Ctenomys australis*, escava predominantemente com os membros anteriores.
- c) *Spalocus cyanus*, especializado em escavar com os dentes em cinzel.
- d) *Octodontomys gliroides*, forma epígea. Escala: 10 mm. (modificado de Vassalo, 1998)

Landry (1957), que também analisou a curvatura desses dentes, propôs a expressão “ângulo inciso-rostral” em substituição ao “índice incisivo” proposto por Thomas. Landry (1957) mediu e comparou o ângulo de emergência dos incisivos maxilares em relação ao plano de oclusão dos molares superiores entre diferentes gêneros de roedores. Concluiu que, embora forneça uma estimativa da procumbência dos incisivos superiores e seja preciso o suficiente para fazer comparações das modificações adaptativas entre linhagens de roedores, o ângulo inciso-rostral é limitado por não permitir analisar os fatores responsáveis pela característica em si. Variáveis como a erosão do premaxilar, que pode recuar o ponto de emergência e a inclinação do dente, sem refletir na sua procumbência, devem ser levadas em conta para evitar inconsistências nos dados e erros de interpretação. Assim, o autor sugere que seja considerada toda a extensão do dente na análise da procumbência como forma de garantir dados mais robustos.

Tanto a curvatura como a posição no rosto influenciam na projeção dos incisivos (Landry, 1957). Por sua vez, a curvatura pode ser alterada de duas maneiras. A primeira é modificando o raio da mesma. Mantido constante o comprimento, a curvatura será inversamente proporcional ao raio do arco formado pelos dentes. A segunda forma consiste em alterar o comprimento do dente, mantendo o valor do raio constante; desse modo, o aumento do comprimento do incisivo torna-o mais curvo, enquanto a redução diminui a curvatura.

A curvatura dos incisivos não implica necessariamente em procumbência. O incisivo pode variar entre projetado ou recurvado, simplesmente pelo deslocamento de sua posição no maxilar. Contudo, essa característica não parece ter sido importante na evolução da proodontia e opistodontia na maioria dos roedores (Landry, 1957). O plano no qual se situam as bordas cortantes desses dentes tende a não variar, independente de qual seja a procumbência. A boca dos roedores apresenta uma pequena amplitude de abertura que, para ser aumentada, exigiria uma reestruturação morfológica significativa. Essa parece ser a maior restrição à variação do plano de oclusão dos incisivos. Em quase todos os roedores, os incisivos são tão grandes em relação ao rosto que pouco espaço está disponível para o seu reposicionamento caudal ou rostral. As raízes dos incisivos superiores são alongadas e grandes, estendendo-se até o primeiro molar ou além desse (Stein, 2000). Assim, a modificação da curvatura se impôs como o principal meio de alterar a procumbência dos incisivos superiores.

Por atuarem como picaretas, aplicando uma grande quantidade de força em uma área restrita, os incisivos estão envolvidos intimamente com o processo de escavação, mesmo que não sejam o instrumento primário para cavar (Hildebrand, 1998; Stein, 2000). Geralmente, os incisivos superiores das espécies subterrâneas se assemelham mais com um cinzel do que os das espécies que habitam a superfície. Assim, aumentam a habilidade do animal, não apenas de romper o substrato, mas também de abrir caminho cortando raízes, tubérculos e partes macias de plantas (Stein, 2000). Além disso, quanto maior a pressão aplicada através da ponta do incisivo, maior a vantagem funcional de ter um dente longo que afina abruptamente na extremidade, pois a resistência do solo é reduzida e a força aplicada aumentada com a diminuição na área transversal dos incisivos (Lessa *et al.*, 1992). A comparação dos incisivos superiores de escavadores com dentes em cinzel e escavadores por elevação da cabeça (*head-lift diggers*) com aqueles escavadores raspadores reflete essa estratégia, revelando uma gradação na largura e forma dos incisivos que está correlacionada com o grau de procumbência e com a extensão em que esses dentes são usados para cavar por cada táxon (Stein, 2000). O gênero altamente especioso, *Ctenomys*, exibe uma grande variação na procumbência dos incisivos que é comparável com aquela de *Thomomys* (Stein, 2000).

A escavação com dentes em cinzel é descrita por alguns autores como executada primariamente pelos incisivos superiores (papel de romper o solo), enquanto os inferiores teriam como função predominante manipular o solo (Hildebrand, 1998). Apesar desse entendimento, seriam exceção quanto a esse uso funcional os gêneros de Bathyergidae (*Heliophobius*, *Heterocephalus*, *Georychus*, *Fukomys*) e *Spalax* (anteriormente *Nannospalax*) em que as metades da mandíbula não estão anquilosadas. Assim, os incisivos inferiores, intimamente envolvidos em cavar, são capazes de se mover separadamente (Eloff, 1951; Hildebrand, 1998). Entretanto, parece haver uma considerável variação entre espécies (Wake, 1993; Hildebrand, 1998) ou, ainda, pelo uso dos incisivos superiores e inferiores numa mesma espécie. Assim, segundo Stein (2000), a escavação com dentes em cinzel seria executada preferencialmente pelos incisivos inferiores, apesar dos superiores apresentarem maior variabilidade no seu grau de procumbência. Essa aparente contradição seria explicada em parte por uma grande expansão anterior da fossa glenoide na maior parte dos roedores subterrâneos. Certo grau de expansão estando presente em todos os roedores, permitindo que a mandíbula deslize anteriormente e os incisivos inferiores se aproximem dos incisivos superiores. Essa expansão sendo aparentemente maior nas formas fossoriais, mas não havendo estudos quantificando tal variação estrutural quanto aos diferentes usos primários dos dentes incisivos (Stein, 2000).

A articulação entre o côndilo mandibular e fossa glenoide é excepcionalmente frouxa nos roedores subterrâneos, possibilitando movimentação adicional no plano anteroposterior (Stein, 2000), de forma que a mandíbula e os dentes inferiores são mais facilmente manipulados. Isso resulta em um desgaste mais rápido dos incisivos mandibulares, que exibem uma taxa de crescimento quase duas vezes maior que os superiores (Stein, 2000). Esses valores, nos “gophers” (Geomysidae), são 248 mm/ano para os dentes superiores e 445 mm/ano para os inferiores (Hildebrand, 1998), representando de 2,5 a 3 vezes os valores registrados para os roedores não fossoriais.

A redução no número de substituições da dentição nos mamíferos para apenas duas (difiodontia) foi fundamental para o desenvolvimento de oclusão dentária precisa e mastigação presente nesses animais (Pought *et al.*, 2009). Porém, o desgaste dentário representou uma nova dificuldade para os mamíferos que já não contavam com a possibilidade de substituir a dentição várias vezes ao longo da vida. Além de dentes com coroas altas ou de crescimento contínuo, a substituição da hidroxiapatita por algum mineral mais duro representaria uma estratégia adicional para reduzir o desgaste dentário (Janis *et al.*, 1988). Para aumentar a resistência dos dentes, muitos roedores incorporaram pigmentos de ferro no esmalte dos incisivos, o que fica muito evidente na cor alaranjada do dente. Outra característica intrigante dos roedores subterrâneos é a relação aparente entre o empalidecer do esmalte e o incremento da procumbência dos incisivos (Stein, 2000). Em *Rhizomys*, *Ctenomys* e *Geomys*, a coloração do esmalte é laranja intensa e os incisivos são menos procumbentes; já em *Thomomys*, *Spalax* e *Spalacopus*, a cor é laranja pálida e há um aumento relativo na procumbência; em Bathyergidae e *Ellobius*, por sua vez, o esmalte é branco e a procumbência é a maior entre os táxons citados. Dentro do gênero *Thomomys*, observa-se a mesma relação, com as espécies de dentes com maior protrusão tendo o esmalte mais claro (Stein, 2000). Tal característica levanta a questão de se há diferença na taxa de deposição entre os esmaltes laranja e os mais claros. A cor e a composição do esmalte sugerem também outros questionamentos sobre o esmalte dentário. Assume-se que o requerimento de cálcio dos táxons que usam os dentes para cavar seja mais alto (Stein, 2000). Porém, segundo Buffenstein (2000), os dentes de Bathyergidae, típicos escavadores com os dentes, representam um dreno não apenas para o cálcio, mas também para magnésio e fósforo. Assim, animais que consomem dieta com elevado conteúdo de cálcio, como os tubérculos da curcubitácea *Acanthosicyus naudinianus*, ou outros minerais podem evitar níveis séricos tóxicos através da deposição desses minerais no esmalte (Skinner *et al.*, 1991). O exemplo ilustra uma das tantas particularidades que devem estar presentes na fisiologia dos roedores subterrâneos.

Muito já foi escrito sobre a microestrutura do esmalte dos roedores e a sua relação com a história filogenética do grupo (Koenigswald, 1985). Porém, se sabe ainda muito pouco sobre a relação que essa microestrutura do esmalte tem com a função dos incisivos. Nevo *et al.* (1987) examinaram o esmalte dos incisivos em diferentes espécies de roedores subterrâneos e concluíram que a espessura e a composição das camadas de esmalte nos táxons estudados tem correlação com o quanto os incisivos são usados para cavar. O estudo comparativo de Buzas-Stephens *et al.* (1991) com diferentes gêneros de Geomyidae concluiu que as diferenças na ultraestrutura do esmalte entre os dentes incisivos, pré-molares e molares está relacionada com a função primária de cada dente (incisivos usados para cavar e pós-caninos usados para mastigar).

A presença de ranhuras na superfície anterior dos incisivos superiores tem sido interpretada de múltiplas maneiras (Stein, 2000). As hipóteses propostas são conflitantes entre si em alguns casos, estando relacionadas com dieta e mesmo com reforço estrutural nas espécies que – paradoxalmente - não usam os dentes para cavar, uma vez que, nestas, os incisivos não seriam naturalmente tão fortes, justamente por não estarem envolvidos com a atividade de cavar. De forma geral, as razões propostas para a presença dessas ranhuras parecem pouco consistentes e novos estudos serão necessários para elucidar o tema.

A variação no número e morfologia dos dentes molares entre roedores tem sido relacionada com história evolutiva das diferentes linhagens dessa ordem (Stein, 2000). A morfologia difere significativamente entre os gêneros das espécies fossoriais. Contudo, a única modificação presente nos molares que parece estar ser associada ao ecótopo subterrâneo é a tendência da série molariforme ser mais longa que aquela presente nos táxons não subterrâneos (Stein, 2000).

2.1.8 Membros Anteriores e Posteriores

Os membros, nas formas subterrâneas, são curtos e robustos, já que a força para cavar é mais importante que a rapidez no deslocamento (Shirmer, 1903). Os membros também seguem a tendência geral de redução no todo e expansão (hipertrofia) de algumas estruturas (Nevo, 1979, 2007). Os membros e garras são menos desenvolvidos nos escavadores com dentes em cinzel (*Spalax*, Bathyergidae), de tamanho intermediário naqueles que escavam tanto com os dentes como as garras (Ctenomyidae) e grandes nas formas que escavam com os membros anteriores (*Notoryctes*, insetívoros). Nos casos em que os membros são a estrutura primária para cavar, os anteriores são robustos, curtos, altamente musculosos e providos de grandes garras (Nevo, 1979). A garra central da mão

de um “gopher” pode crescer a uma taxa de 90 mm/ano e a de um tuco-tuco (*Ctenomys*) a uma taxa de 72 mm/ano (Hildebrand, 1998). Esses valores são bem maiores que aqueles de seus equivalentes não fossoriais.

Em forte contraste ao que se observa em relação aos membros dos animais cursoriais, os segmentos distais dos organismos fossoriais são relativamente curtos (Hildebrand, 1998). O padrão é que o rádio seja mais curto do que o úmero. A mão, por sua vez (não incluída a falange distal com sua garra), é notoriamente mais curta que o rádio. Os metacarpais são bem desenvolvidos, mas podem ser muito curtos – *Talpa*, *Tachyglossus* (equidna); as falanges proximais podem ser até mesmo mais largas que longas – *Talpa*, *Manis* (pangolim), *Tachyglossus* – (Hildebrand, 1998).

Os grandes músculos dos escavadores têm suas origens e inserções longe das articulações giradas por eles (Hildebrand, 1998). Essa alteração no braço de alavanca resulta em significativa vantagem biomecânica, tendo surgido em diferentes partes do corpo relacionadas a funções distintas, como aparato de mastigação e extremidades (Wake, 1993).

Outra característica comum aos mamíferos subterrâneos é a presença de patas largas (Stein, 2000). Essa modificação aumenta a superfície disponível para movimentar o solo. Um caso extremo é o da toupeira (*Talpa*) que cava por rotação umeral. Suas mãos são muito largas e providas de garras extremamente grandes (Hildebrand, 1998). A face ventral das patas é geralmente desprovida de pelos, apresentando um grande coxim palmar, plantar e frequentemente digital. Na sua borda, incluindo os dígitos, está presente uma franja de pelos rígidos e grossos que aumentam a superfície ventral, auxiliando a prender o solo desagregado que será removido dos túneis (Stein, 2000). Esses pelos são bem desenvolvidos nos membros anteriores de *Ctenomys*, *Spalacopus*, *Geomys* e *Thomomys*. São bastante evidentes nos membros posteriores de *Ctenomys*, *Tachyoryctes*, *Spalax*, *Ellobius* e *Prometheomys*.

2.2 Sistema Sensorial

Convergência adaptativa compreende reduções e expansões (hipertrofias) estruturais e funcionais através de ajustes evolutivos moleculares e organizacionais (Nevo, 2007). As reduções e expansões envolvem a construção de galerias e adaptações respiratórias e do metabolismo energético que desencadeiam modificações moleculares, morfológicas, fisiológicas e comportamentais em comparação com os mamíferos de pequeno porte acima do solo. O ambiente escuro leva a um notável desenvolvimento da percepção da

fotoperiodicidade, afetando o ritmo circadiano através da evolução em mosaico dos olhos e do cérebro. O isolamento e a territorialidade constituem pressões seletivas para o surgimento do comportamento agressivo e comunicação sísmica, afetando a reorganização do encéfalo. A comunicação sísmica está relacionada à expansão do sistema somatossensorial no córtex visual, em *Spalax*, mas possivelmente em diferentes graus em outros mamíferos subterrâneos.

A maioria das espécies de mamíferos subterrâneos reteve seus olhos, mas sofreu uma redução progressiva da visão. Assim, a estrutura e funcionalidade dos olhos diferem muito entre eles (Nevo, 2007). É verdade que hábito subterrâneo está relacionado com a redução da visão (Stein, 2000). Contudo, embora essa noção tradicional não esteja equivocada, ela parece ser ao menos, generalizada demais. Estudos recentes, abrangendo um espectro maior de espécies de mamíferos subterrâneos, revelaram uma diversidade surpreendente de características oculares e da retina (Nemec *et al.*, 2007). Do mesmo modo, demonstrou-se que nem todos os núcleos visuais do cérebro nesses animais estão degenerados no mesmo grau. Tomados em conjunto, estes resultados sugerem capacidades visuais e adaptações distintas em diferentes roedores subterrâneos, desafiando a ideia de que a visão é um sentido dispensável para esse modo de vida. Isso fica claro em dois estudos da função visual no gênero *Talpa*. O primeiro trabalho envolveu a toupeira européia (*Talpa europaea*) cujos indivíduos adultos possuem olhos pequenos, com cerca de 1 mm de diâmetro, cobertos pela pelagem e pálpebras funcionais. A presença de pigmentos com diferentes sensibilidades nos cones de *T. europaea* sugere não apenas a presença de visão ultravioleta como visão fotópica com significado funcional nesse táxon (Glösmann *et. al.*, 2008). O foco do segundo estudo foi a toupeira ibérica (*T. occidentalis*). Esta e outras espécies estreitamente relacionadas – *T. caeca*, *T. romana* e *T. stankovi* – são comumente consideradas completamente cegas, por terem seus olhos permanentemente recobertos por pele (Nevo, 1979; Glösmann *et. al.*, 2008). Para testar esta hipótese, Carmona *et. al.* (2009) analisaram a visão em *T. occidentalis*. Nesse estudo, foi caracterizado o padrão de diferenciação dos principais tipos celulares da retina e o comportamento de resposta a estímulos luminosos nessa espécie. Os resultados indicaram que, apesar da cobertura ocular permanente e das alterações presentes na retina e cristalino, a retina de *T. occidentalis* é potencialmente funcional, sendo a função do sistema visual dessa espécie provavelmente limitada à detecção de luz solar e manutenção dos ritmos circadianos.

Da mesma forma que o hábito subterrâneo está relacionado com a redução progressiva da visão, ele exerce pressão seletiva para o desenvolvimento de um conjunto de adaptações que irão compensar essa deficiência (Nevo, 2007). A mecanorrecepção se não está de fato

melhor desenvolvida, pelo menos o sentido táctil é usado com mais frequência pelos mamíferos subterrâneos do que pelas formas epígeas (Francescoli, 2000). Nariz, vibrissas e coxins dos pés são usados para detectar estímulos externos como comida, parceiros reprodutivos e a presença de predadores. Além disso, as cordas vocais ou os pés podem ser usados para gerar sons ou sinais vibratórios (Stein, 2000).

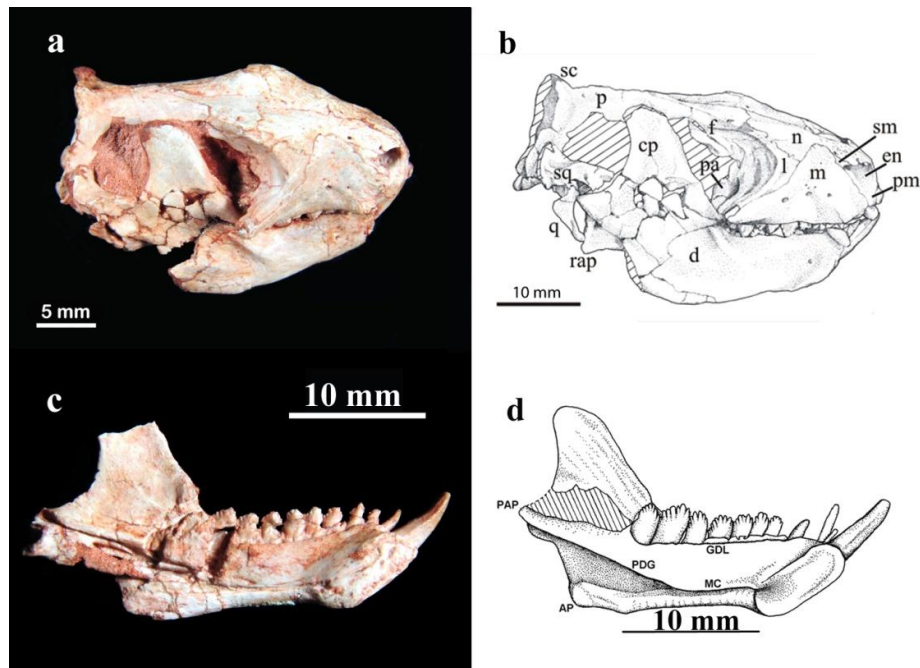
O olfato é um sentido importante nos mamíferos subterrâneos, embora ocorra uma variação entre táxons no grau de desenvolvimento (Stein, 2000). Segundo Begall *et al.* (2007) o ecótopo subterrâneo não representaria uma foça seletiva para aumento ou para a redução no desenvolvimento do sistema quimirreceptor. Nesse sentido, os autores apontam que os centros olfativos no cérebro são bem desenvolvidos em *Spalax*, cujos olhos não estão visíveis (estão cobertos), mas que estão reduzidos em quantidade em *Fukomys* (anteriormente *Cryptomys*), um gênero em que os olhos estão apenas parcialmente reduzidos.

Ainda há muito para ser estudado no sistema sensorial de roedores subterrâneos. São necessários estudos descritivos e funcionais em um grande número de taxóons (Stein, 2000).

3 A Possibilidade da Presença de Hábito Fossorial/ Subterrâneo em Cinodontes Triássicos

Cabreira (2009) analisou, em sua Tese de Doutorado, a morfologia craniana e mandibular, com ênfase na dentição, de um pequeno cinodonte triássico do RS, denominado *Riograndia guaibensis* Bonaparte *et al.* (2001) (Figura 7). Segundo aquele autor, *Riograndia* já seria “um pequeno mamífero primitivo, herbívoro e homeotérmico” sendo que a natureza mamaliana deste táxon era sobejamente externada pelos atributos encontrados em sua dentição e pela organização de sua ATM (articulação Temporo-Mandibular), que também atestariam a sua adaptabilidade à herbivoria e à durofagia.

Figura 7. Foto e esquema do crânio e mandíbula de *Riograndia guaibensis*.



- a) UFRGS–PV0596T, em vista dorsolateral. (modificado de Cabreira, 2009).
 b) UFRGS–PV0596T em vista lateral (modificado de Soares *et al.*, 2011).
 c) MNCP-PV0224T em vista medial da mandíbula esquerda (modificado de Cabreira, 2009).
 d) MNCP-PV2265 em vista medial da mandíbula esquerda (modificado de Bonaparte *et al.*, 2001).
 Processo angular (AP).

Ademais, a endotermia neste táxon poderia igualmente ser inferida pelos diversos caracteres anatômicos e histológicos dentários diagnosticados e que estão diretamente associados à mastigação.

Entre algumas destas características dentárias “mamalianas” encontradas em *Riograndia*, Cabreira (2009) listou:

- 1 – Padrão de substituição dentária difiodonte;
- 2 – Esmalte dentário prismático com BHS (Bandas de Hunter-Schreger);
- 3 – Presença de mastigação;
- 4 – Presença de euhipsodontia e comportamento alimentar “roedor”;
- 5 – Redução no número de incisivos;
- 6 – Redução no número de pré-molariformes;
- 7 – Redução no tamanho dos pré-molariformes (alometria negativa);
- 8 – Heterodontia coronal e radicular ao longo das fileiras dentárias.

Outros caracteres mencionados como bons indicadores metabólicos e de endotermia foram as taxas Respiratórias mais elevadas (Rodrigues, 2004).

Com base nesse conjunto de características, Cabreira (2009) propôs que *Riograndia* deveria ter assumido hábitos de vida fossoriais, pela natureza extremamente proodonte de seus incisivos centrais inferiores, tal como ocorre com a grande maioria dos pequenos mamíferos roedores atuais. Ainda segundo o mesmo autor, a pressão ecológica que poderia estar por trás da adoção desse hábito seria a possibilidade de fugir das altas temperaturas que ocorrem durante as horas de luz solar e a maior retenção corporal de água pelos maxilo-turbinais respiratórios, que permitiria a vida nos ambientes xeromórficos do Triássico Superior. Além disso, a possibilidade de estocagem de alimentos nas galerias subterrâneas possibilitaria que *Riograndia* tivesse acesso constante aos alimentos, uma necessidade imperiosa em pequenos vertebrados endotérmicos.

Segundo Cabreira (2009), muitos caracteres osteológicos encontrados em *Riograndia guaibensis* Bonaparte *et al.* (2001) representam aspectos biológicos mamalianos muito derivados, resultantes de tendências evolucionárias que foram estabelecidas já ao início da evolução dos Synapsidas. Entre estes elementos osteológicos podemos citar a redução e fusionamento dos ossos cranianos, com diminuição do cinetismo e a conseqüente possibilidade de estabelecimento de padrões mastigatórios mais precisos. Este sistema ósteo-dentário, por sua vez, deveria ser controlado e movimentado por um sistema neuromiomotor mais complexo, que regulava e gerenciava os movimentos mastigatórios, promovendo as trajetórias oclusais mais adequadas e a correta movimentação do bolo alimentar.

A presença de um Sistema Nervoso Central mais complexo, similar ao presente em *Brasilitherium*, como o diagnosticado por Rodrigues (2004), seria fundamental para o necessário controle das estruturas esqueléticas com atividades mastigatórias mais elaboradas.

A presença de um esmalte dentário prismático em *Riograndia* foi causa e consequência do incremento dos processos evolucionários da mastigação. Entretanto, a existência da difiodontia seria a condição pré-existente determinante no sentido de estabelecer uma dentição permanente mamaliana, com todas as qualidades e possibilidades evolucionárias que podemos hoje observar.

Riograndia guaibensis também apresenta evidências de um sistema respiratório mais derivado, pela presença dos maxilo-turbinais respiratórios (Rodrigues, 2004). Elevadas taxas metabólicas basais seriam necessárias para o processamento mastigatório dos alimentos, para manter a endotermia/homeotermia e para a lactação. A lactação estaria diretamente relacionada à possibilidade ontogênica de surgimento da difiodontia e de um Sistema Nervoso Central mais derivado. Em *Riograndia* pode-se encontrar este complexo sistema anátomo-fisiológico integrado, proposto pela sinopse de Kemp (2005), que dinamizaria e potencializaria a emergência de caracteres apomórficos mamalianos.

Em relação à “miniaturização” como mais um caráter “mamaliano” emergente (Gow, 1985 e Kemp, 2005), Cabreira (2009) propôs uma abordagem diferente. Segundo este, é óbvio que o surgimento e o aumento do número de táxons de cinodontes de pequeno volume corporal (ocorrido no Triássico) foram determinantes para a evolução e surgimento das formas mamalianas mais derivadas. Isto ocorreu porque estes táxons apresentavam-se essencialmente pedomórficos e potencialmente capazes de gerar novas linhagens filogenéticas. Entretanto, parece razoável supor que estas formas pequenas devem ter evoluído primeiramente em resposta a fatores ambientais, como formas adaptadas aos ambientes cada vez mais quentes e xeromórficos que surgiram e progrediram durante Período Triássico. O surgimento de formas endotérmicas de pequeno volume corporal seria uma consequência natural, como forma de permitir um melhor equilíbrio entre o volume de massa física e a superfície externa do corpo, garantindo uma boa capacidade de perda de temperatura corporal. Outras adaptações estariam relacionadas à aquisição de hábitos noturnos e à vida fossorial.

No intuito de aprofundar esta discussão, o presente estudo pretendeu comparar as observações feitas por Cabreira (2009) com aquelas compiladas da bibliografia, referentes aos hábitos fossoriais subterrâneos dos mamíferos atuais.

É possível reconhecer uma série de aspectos morfológicos presentes no crânio e mandíbula de *Riograndia* que são descritos na literatura como característicos dos mamíferos subterrâneos.

1 – Forma do crânio é triangular em vista superior, com ápice voltado para frente. Achatamento dorso-ventral, rostro afilado e arcos zigomáticos expandidos também contribuem para esse padrão geral de formato cuneiforme.

2 – Cristas interorbital e temporal fusionadas sobre os ossos frontal e parietal, formando uma crista dorsal contínua e eminente, que frequentemente se expande posteriormente na superfície do interparietal;

3 – Rostro massivo e pré-maxila expandida;

4 – Tamanho e posição do forâmen incisivo;

5 – Crista nugal (lambdoidal) aumentada para a inserção da musculatura cervical;

6 – Mandíbula mais longa e alta em relação se comparada com formas não subterrâneas;

7 – Crista massetérica proeminente;

8 – Processo angular bem desenvolvido;

9 – Primeiro, segundo e terceiro incisivos procumbentes, sendo o primeiro inferior (incisivo central) o mais hipertrofiado.

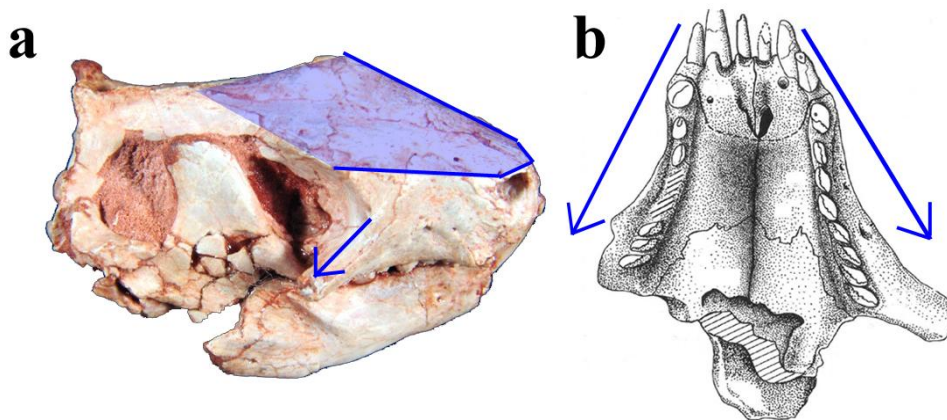
Outro aspecto morfológico notável que merece destaque no âmbito dessa discussão é a presença de bossas ósseas elevadas presentes na região sinfissal mandibular de *Riograndia*.

Antes de iniciar as comparações deve-se questionar até que ponto o material fossilizado é informativo quanto às questões propostas pelo presente estudo. Em relação à anatomia, as principais adaptações morfofossoriais envolvem a estrutura (ossos e músculos) e a função dos dentes incisivos, cabeça, pescoço, membros anteriores e cintura peitoral, que são as principais estruturas escavadoras e locomotoras desses organismos (Nevo, 1979). Os fósseis, em geral, preservam os ossos e dentes permitindo uma análise direta de muitas das características morfológicas presentes em material não fossilizado. Quanto aos músculos, as marcas das inserções musculares nas superfícies ósseas (rugosidade, área, presença de estruturas anatômicas) fornecem dados indiretos para a reconstrução da musculatura relevante. Dependendo do processo de fossilização pelo qual os vestígios passaram, até mesmo detalhes da micro-estrutura interna dos ossos e dentes são preservados. Para ilustrar o quão bom é o estado de preservação do material de *Riograndia*, basta considerar que ele permitiu a adoção do modelo de estudo empregado por Cabreira (2009), no qual foram confeccionadas lâminas petrográficas para análise através de microscopia de luz e de luz polarizada, sendo possível observar, até mesmo, aspectos da micro-estrutura dos dentes e dos ossos. A partir disso, fica claro que o material está muito bem preservado, sendo bastante apropriado para o tipo de comparação necessária. Quanto às regiões anatômicas mais diagnósticas referidas anteriormente, apenas os membros anteriores e a cintura peitoral não estão disponíveis para análise no material utilizado. Também nesse aspecto, o

material mostra-se adequado para responder a muitos dos questionamentos propostos. Tendo essas observações sido feitas pode-se tratar das comparações.

A forma triangular em vista superior com ápice voltado para frente é bastante evidente no crânio de *Riograndia*, podendo ser observada na visão ventral do crânio (Figura 8 – b). A partir do rostró afilado, observa-se um alargamento da cabeça que se torna mais pronunciado com a origem e projeção látero-caudal dos arcos zigomáticos (Figura 8 – a). O achatamento dorso-ventral também contribui para o padrão geral triangular ou cônico (Figura 8 – a). A cabeça cuneiforme facilita a escavação dos túneis, estreitos de início, pois o rostró afilado não está tão sujeito a roçar nas laterais da galeria, tendo maior alcance e liberdade de movimento. O formato e a superfície superior do crânio achatada aliadas ao rostró massivo e a pré-maxila expandida permitem que a cabeça funcione como uma pá nas espécies que escavam por elevação da cabeça, frequentemente suportando um rinário cornificado (Stein, 2000). O rostró e o pré-maxilar de *Riograndia* exibem tal morfologia e poderiam executar essa função.

Figura 8. Composição de foto e esquema do crânio de *Riograndia guuibensis*.

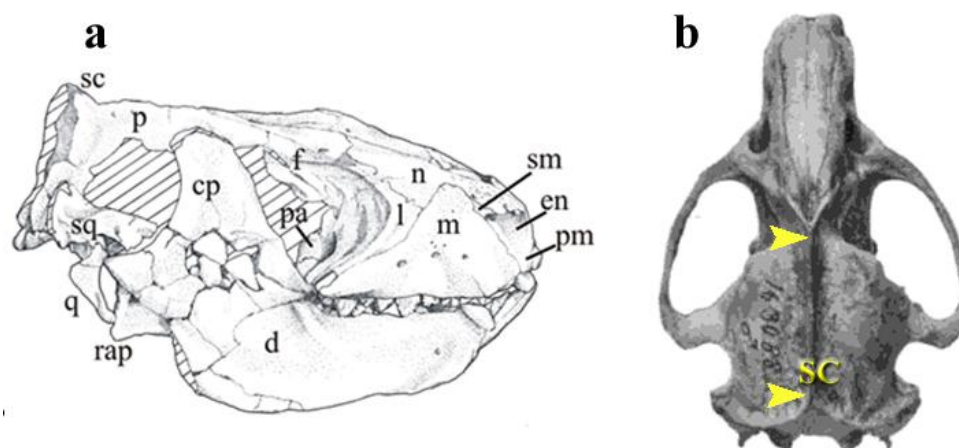


- a) UFRGS–PV0596T em vista dorsolateral. A área hachurada destaca o achatamento da parte superior do crânio, bem como a forma triangular. A seta indica o arco zigomático (preservado parcialmente) que se projeta no sentido látero-caudal (modificado de Cabreira, 2009).
- b) MCN–PV2264 em vista ventral. As setas indicam o sentido do alargamento do crânio a partir do rostró, mais evidente no lado esquerdo do crânio em que o arco zigomático está mais bem preservado (modificado de Bonaparte *et al.*, 2001).

Riograndia (Figura 9 – a), assim como geralmente ocorre nos roedores subterrâneos (Figura 9 – b), exibe uma crista dorsal de cada lado do crânio que tendem a aumentar próximo da linha média, a formam uma crista única (sagital) expandida na porção mais posterior do topo do crânio. Ao longo dessa estrutura, originam-se as fibras do músculo

temporal hipertrofiado que movimenta a mandíbula que, mesmo nos casos em que os dentes não são estrutura primária para cavar, auxilia a escavar. Na margem superior do occipício, estende-se uma proeminente crista lambdoidal. Essa modificação osteológica resulta da presença de potentes músculos cervicais que movimentam e estabilizam a cabeça, mais intensamente durante o comportamento de cavar (Hildebrand, 1998; Stein, 2000).

Figura 9. Composição esquemática do crânio de *Riograndia guaibensis* e de *Tachyoryctes rex*.



- a) UFRGS–PV0596T em vista lateral. A crista sagital (sc) é visível na linha média do topo do crânio (modificado de Soares *et al.*, 2011).
- b) Vista superior do holótipo de *Tachyoryctes rex* (rato-toupeira alpino). A crista sagital (sc) bastante proeminente é indicada pelas cabeças de seta.

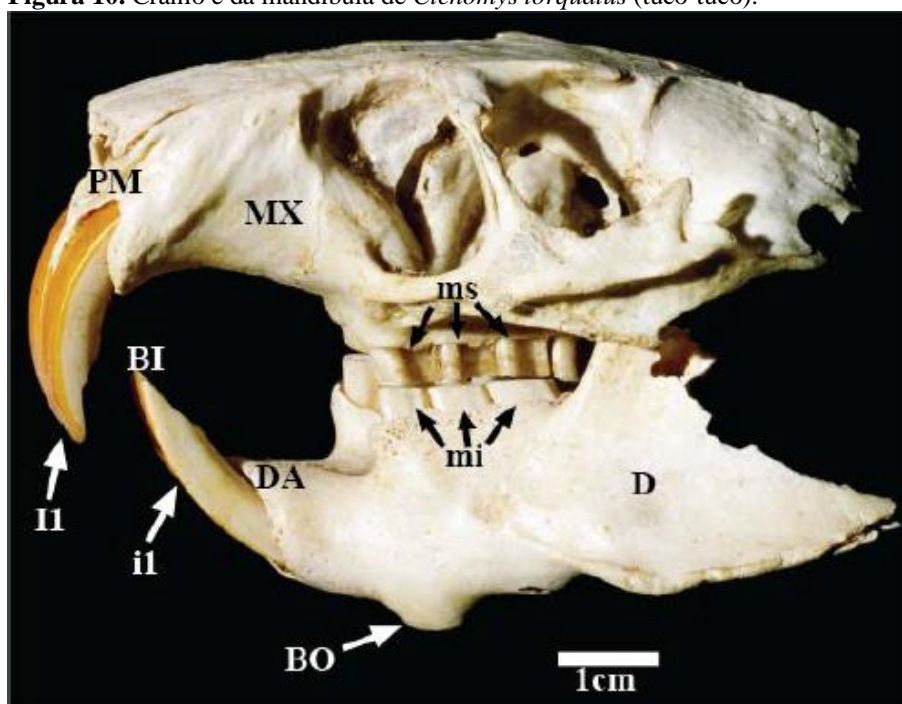
Assim como o crânio, a mandíbula de *Riograndia* apresenta várias especializações morfológicas presentes em mamíferos com hábito escavador. Além de ser bastante robusta, a mandíbula é longa e o ramo horizontal é alto em toda sua extensão (Bonaparte *et al.*, 2001). Em roedores subterrâneos, estas modificações osteológicas representam espaço adicional para acomodar incisivos inferiores longos, bem como área extra para a inserção dos músculos mandibulares hipertróficos usados para cavar (Stein, 2000). A presença dos incisivos extremamente procumbentes e grandes na mandíbula de *Riograndia* indicam que a morfologia mandibular pode representar uma adaptação convergente para escavar. Outras estruturas mandibulares proeminentes são a crista massetérica e o processo angular. Nos roedores subterrâneos, ambas representam adaptações para o hábito fossorial relacionadas ao músculo masseter bem desenvolvido (Figura 7).

A posição e o tamanho do forâmen incisivo em *Riograndia* (Figura 8 – b) podem estar, da mesma forma que ocorre nos roedores subterrâneos, relacionadas com o grau em que a

quimiorrecepção é desenvolvida nas formas hipógeas. O forâmen é percorrido pelo ducto nasopalatino e provê uma via de acesso indireto a cavidade oral para o órgão vomeronasal (órgão de Jacobson) (Hillenius, 2000).

Estão presentes também bossas ósseas elevadas sobre a região rostro-ventral do dentário associadas às grandes raízes dos incisivos centrais. A principal função das bossas seria abrigar e nutrir a raiz hipertrófica do incisivo central inferior (Cabreira, 2009). A arquitetura óssea complexa (são formadas por osso esponjoso e lacunas) indica que seriam estruturas sujeitas a enormes tensões e pressões. Em roedores e lagomorfos, bossas ósseas semelhantes propiciam a dispersão dos estresses mecânicos aos quais os incisivos inferiores são submetidos quando roem ou escavam galerias (Cabreira 2009). Bossas ósseas desse tipo também estão presentes na mandíbula de *Ctenomys torquatus* junto dos incisivos (Figura 10).

Figura 10. Crânio e da mandíbula de *Ctenomys torquatus* (tuco-tuco).



Fotografia em vista lateral mostrando os incisivos centrais superiores (II) bastante procumbentes, bem como as bossas ósseas (BO) da mandíbula, próximas à região radicular do incisivo central inferior (il) (modificado de Cabreira, 2009).

Se nós formos considerar que a série de semelhanças entre não só *Riogradia*, mas também de outros Tritheledontidae, são indicativas de uma adaptação a um modo de vida semelhante ao dos atuais mamíferos, é coerente pensar que esses pequenos cinodonte não-mamalianos ocupariam nichos ecológicos similares, desde que disponíveis, aos ocupados

pelos seus equivalentes atuais. É particularmente ilustrativo disso o que se verifica ao observarmos a atual fauna de marsupiais da Austrália e aquela de mamíferos placentários de outros continentes. Para cada nicho disponível, há uma forma marsupial equivalente, muitas vezes apresentando notável semelhança morfológica. Assim, podemos citar as semelhanças entre a espécie australiana mirmecóbio (*Myrmecobius*) e os tamanduás (*Tamandua*, *Myrmecophaga*) ou pangolim (*Manis*). Todos esses animais compartilham mandíbulas alongadas, redução ou ausência dos dentes, glândulas salivares aumentadas e línguas extremamente longas que possibilitam a captura de formigas e cupins em grande número (Pough *et al.*, 2009). Outro bom exemplo desse tipo de convergência seria a marmota (*Marmota*) e o vombate (*Vombatus*). Embora o vombate seja algo maior, ambos são competentes escavadores que cavam as próprias tocas e desenvolveram incisivos de crescimento contínuo (Pough *et al.*, 2009). Se considerarmos a radiação de mamíferos subterrâneos em escala global que originou os atuais roedores e insetívoros subterrâneos, veremos que esse evento é vinculado ao surgimento de ambientes abertos em decorrência das mudanças climáticas progressivas a partir do Oligoceno Médio (Nevo, 1979). O Triássico Superior se caracterizou por ser um período de ambientes mais xeromórficos, no qual as grandes áreas abertas devem ter representado uma oportunidade semelhante para os pequenos cinodontes não-mamalianos colonizarem o ecótopo subterrâneo. Tendo em vista os vários exemplos conhecidos, não faria sentido do ponto de vista evolutivo, se alguma forma com adaptações convergentes, como a que constatamos existirem em *Riograndia* e os pequenos mamíferos subterrâneos, não ocupasse o mesmo nicho existindo tal oportunidade.

A análise comparativa do presente trabalho resultou em um grande número de evidências que sustentam a hipótese de que *Riograndia guaibensis* teria hábito fossorial ou subterrâneo. Esses resultados estão de acordo com aqueles encontrados por Cabreira (2009) e demonstram que um conjunto significativo evidências pode ser obtido com abordagens simples como a revisão bibliográfica, principalmente se essas abordagens estiverem aliadas a hipóteses originais ou inovadoras. Os resultados obtidos nesse tipo de estudo são também relevantes por representarem uma diretriz para considerar a validade da realização de estudos mais aprofundados e que demandam mais tempo e recursos.

4 Referências Bibliográficas

AIROLDI, J-P.; ALTROCCHI, R.; MEYLAN A. 1976. **Le comportement fouisseur du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia).** Revue Suisse de Zoologie, 82 (2), p. 282-286.

BECERRA, F.; CASINOS, A.; VASSALLO, A. I. 2013. **Biting performance and skull biomechanics of a chisel tooth digging rodent (*Ctenomys tuconax*; Caviomorpha; Octodontoidea).** Journal of Experimental Zoology, 319, p. 74-85.

BEGALL, S.; BURDA, H.; SCHLEICH, C.; **Subterranean Rodents: Underground.** In: _____. New York: Springer, 2007. p. 3-9.

BEGALL, S.; LANGE, S.; SCHLEICH, C.; BURDA, H. **Acoustics, Audition and Auditory System.** In: Subterranean Rodents: News from Underground. BEGALL, S. BURDA, H. SCHLEICH, C. New York: Springer, 2007. p. 97-111.

BUFFENSTEIN, R. **Ecophysiological Responses of Subterranean Rodents to Underground Habitats.** In: Subterranean Rodents: News from Underground. BEGALL, S. BURDA, H. SCHLEICH, C. New York: Springer, 2007. p. 62-110.

BUZAS-STEPHENS, P.; DALQUEST, W. 1991. Enamel ultrastructure of incisors, premolars, and molars. In: ***Thomomys, Cratogeomys, and Geomys*** (Rodentia: Geomyidae). Texas Journal of Science, 43, p. 65-74.

CAMIN, S.; MADOERY, L.; ROIG, V. 1995. **The Burrowing behavior of *Ctenomys mendocinus*** (Rodentia). Mammalia 59, 9-17.

CARMONA, F.; GLÖSMANN, M.; OU, J.; JIMÉNEZ, R.; COLLINSON, J. 2010. **Retinal development and function in a ‘blind’ mole.** Proceedings of the Royal Society B, 277. p. 1513-1522.

CABREIRA, S. **Anátomo-histologia ósteo-dentária básica do Tritheledontidae Riograndia Guaibensis Bonaparte et al.** 2001 (Therapsida, Eucynodontia): implicações no estudo da emergência e integração dos caracteres mamalianos / Sérgio Furtado Cabreira. Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2009.

CARLETON, M.; HAPPOLD, D. 2013. **The Order Rodentia.** In: Mammals of Africa: An Introduction Guide, vol. 3. KINGDON, J.; HAPPOLD, D.; BUTYNSKI, T.; HOFFMANN, M.; KALINA, J. London: Bloomsbury Publishing. p. 27-37. Disponível em: < <http://books.google.com.br/books> >

COOK, J.; ANDERSON, S.; YATES, T. 1990. **Notes on Bolivian mammals 6.** The genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) in the Highlands. *American Museum Novitates*, 2980, p. 1-27.

ELOFF, G. 1957. **Adaptation in rodent moles and insectivorous moles, and the theory of convergence.** Nature 165, p. 1001-1002.

FLYNN, L.; NEVO, E.; HETH, G. 1987. **Incisor enamel microstructure in blind mole rat:** Adaptive and phylogenetic significance. *Journal of Mammalogy*, 68, p. 500-507.

FRANCESCIOLI, G. **Sensory Capabilities and Communication in Subterranean Rodents.** In: Life underground: the biology of subterranean rodents. LACEY, E. PATTON, J. CAMERON G. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 111-144.

GAMBARYAN, P. P.; GASC. J-P. 1993. **Adaptive properties of the musculoskeletal system in the mole-rat *Myospalax* (Mammalian, Rodentia):** Cinefluorographical, anatomical, and biomechanical analyses of burrowing. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere.* 123, p. 363-401.

GLÖSMANN, M.; STEINER, M.; PEICHL, L.; AHNELT, P. 2008. **Cone photoreceptors and potential UV vision in a subterranean insectivore, the European mole.** *Journal of Vision*. 8, p. 1-12.

GOW, C. E. 1985. **Apomorphies of the Mammalia.** *South African Journal of Science*, v. 81, p. 558-560.

HILDEBRAND, M. **Analysis of Vertebrate Structure.** 5th ed. New York: Wiley, 1998.

HINTON, M. **Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct.** London: British Museum, 1926. p. 99-101.

HOOPER, E. 1968. **Anatomy of middle-ear walls and cavities in nine species of microtine rodents.** *Occasional papers, Museum of Zoology, University of Michigan*, 657, p. 1-28.

HULBERT, A.J. 1980. **The evolution of energy metabolism in mammals.** In: *Comparative physiology: primitive mammals*, SCHMIDT-NIELSEN, K.; BOLIS, L.; TAYLOR, C. Cambridge: Cambridge University Press. p. 130–139.

JANIS, C.; FORTELIUS, M. 1988. **On the Means Whereby Mammals Achieve Increased Functional Durability of Theirs Dentitions, With Special Reference To Limiting Factors.** *Biological Reviews* 63, p. 197-230.

KEMP, T. S. 2005. **The Origin and Evolution of Mammals.** Oxford. Oxford University Press. 331p.

KEMP, T. S. 2006. **The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis.** *Journal of Evolutionary Biology* 19, p. 1231-1247.

KLAUER, G.; BURDA, H.; NEVO, E. 1997. **Adaptive Differentiations of the Skin of the Head in a Subterranean Rodent, *Spalax ehrenbergi***. *Journal of Morphology*, 233, p. 53–66.

KOENIGSWALD, Wv. 1985. Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In: **Evolutionary Relationships Among Rodents**. In W. P. LUCKETT, HARTENBERGER, J. Plenum Press, New York. p. 403–422

LACEY, E.; PATTON, J.; CAMERON, G. Introduction. In: **Life underground: the biology of subterranean rodents**. LACEY, E. PATTON, J. CAMERON G. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 1-14.

LANDRY, S. 1957. **Factors Affecting the Procumbency of Rodent Upper Incisors**. *Journal of Mammalogy* 38, p. 223-234.

LESSA, E.; THAELE, C. 1989. **A reassessment of morphological specialization for digging in pocket gophers**. *Journal of Mammalogy* 70, p. 689-698.

LESSA, E.; STEIN, B. 1992. **Morphological constrains in the digging apparatus of pocket gophers (Mammalia: Geomyidae)**. *Biological Journal of the Linnean Society* 47, p. 439-453.

LUO, Z. **Sister-group relationships of mammals and transformation of diagnostic mammalian characters**. In: *In the shadow of the dinosaurs*. FRASER, N. C.; SUES, H. D. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. p. 98-128.

LUO, Z.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z.; CIFELLI, R. L. 2002. **In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals**, *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(1), p. 1-78.

LUO, Z.; WIBLE, J. R. 2005. **A Late Jurassic Digging Mammal and Early Mammalian Diversification**. *Science*, 308, p. 103-107.

MERRIAM, C. H. 1895. **Monographic revision of the pocket gopher, family Geomyidae, exclusive of the species of *Thomomys***. *North American Fauna*, 8. 1-213.

MILLER, R. S. 1958. **Rate of incisor growth in the mountain pocket gopher**. *Journal of Mammalogy* 39, p. 380-385.

NEMEC, P.; CVEKOVÁ, P.; BURDA, H.; BENADA, O.; PEICHL, L. **Visual Systems and the Role of Vision in Subterranean Rodents: Diversity of Retinal Properties and Visual System Designs**. In: *Subterranean Rodents: News from Underground*. BEGALL, S. BURDA, H.; SCHLEICH, C. New York: Springer, 2007. p. 129-160.

NEVO, E. 1979. **Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals**. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 10, p. 269-308.

NEVO, E. **Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Tinkering, Regression, Progression, and Global Convergence**. In: *Subterranean Rodents: News from Underground*. BEGALL, S. BURDA, H. SCHLEICH, C. New York: Springer, 2007. p. 375-388.

PARK T.J.; CATANIA K.C.; SAMAN D.; COMER C.M. **Adaptive Neural Organization of Naked Mole-Rat Somatosensation (and Those Similarly Challenged)**. In: *Subterranean Rodents: News from Underground*. BEGALL, S. BURDA, H. SCHLEICH, C. New York: Springer, 2007. p. 175-193.

POUGH, F. H.; JANIS C. M.; HAISER J. B. **Vertebrate Life**. 8th ed. San Francisco: Pearson Benjamin Cummings, 2009.

RODRIGUES, P. G. **Endotermia em cinodontes não-mamlianos: a busca por evidências osteológicas**. 2004. 132f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências. Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

ROWE, T.; MACRINI, T.; LUO, Z. 2011. **Fossil Evidence on Origin of the Mammalian Brain**. *Science*, v. 332, 20. p. 955-957.

RUSSEL, A.; THOMASON, J. 1993. **Mechanical Analysis of the Mammalian Head Skeleton**. In: *The Skull*, v. 3, HANKEN, J. HALL, B. Chicago: The University of Chicago Press. p. 345-383.

SCHULTZ, C. L.; LANGER, M. C. 2007. **Tetrápodes triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil**. *Paleontologia: Cenários de Vida*. Editora Interciência, p. 269-281. ISBN 978-85-7193-184-8.

SEWALL, W. 1943. **Isolation by Distance**. *Genetics*, 28, p.114-138.

SHIRMER, H. **Adaptations to Aquatic, Arboreal, Fossorial and Cursorial Habits in Mammals**. III. Fossorial Adaptations. *The American Naturalist*. v. 37, n. 444 (Dec., 1903). The University of Chicago Press. p. 819-825.

SKINNER, D.; MOODLEY, G.; BUFFENSTEIN, R. 1991. **Is Vitamin D₃, essential for mineral metabolism in the Damara mole-rat (*Cryptomys damarensis*)?**. *General and Comparative Endocrinology*, 81, p. 500-505.

SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. 2011. **New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications**. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83. p. 329-354.

STEIN, B. **Morphology of Subterranean Rodents.** In: **Life underground: the biology of subterranean rodents.** LACEY, E. PATTON, J. CAMERON G. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 19-61.

VASSALLO, A. 1998, **Functional morphology, comparative behavior, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae).** Journal of Zoology. (London) 244, p. 415-427.

WAKE, M. 1993. **The Skull as a Locomotor Organ.** In: The Skull. v. 3. HANKEN, J. HALL, B. Chicago: The University of Chicago Press. p. 195-240.

WILKINS, K.; WOODS, C. 1983. **Modes of mastication in pocket gophers.** Journal of Mammalogy 64, p. 636-641.