



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Leonardo Lobo Ribeiro

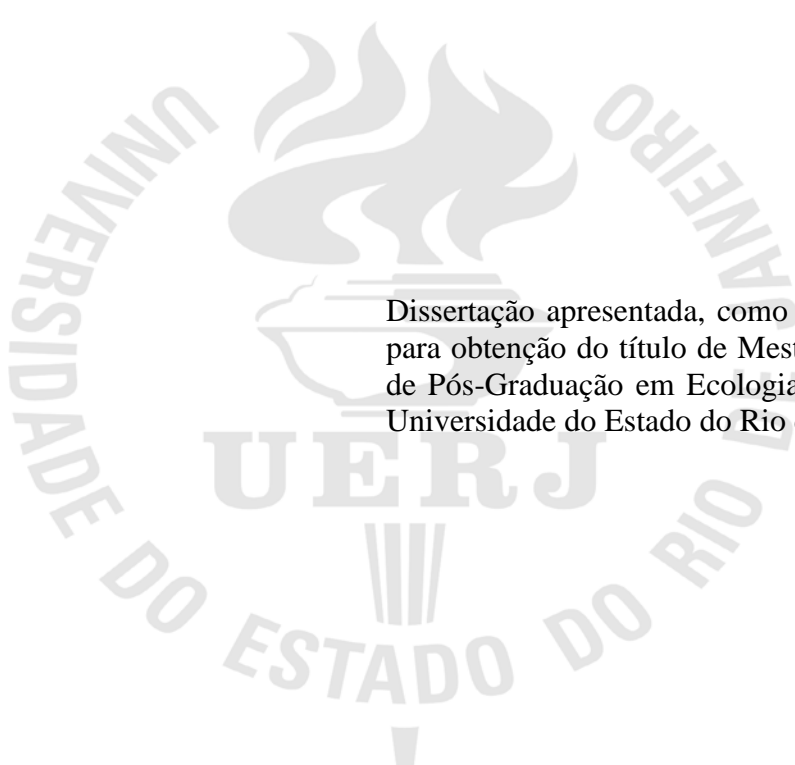
**Locomoção de *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): um estudo com
câmera de alta velocidade**

Rio de Janeiro

2017

Leonardo Lobo Ribeiro

Locomoção de *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): um estudo com câmera de alta velocidade



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Oscar Rocha Barbosa

Coorientador: Prof. Dr. Aldo Iván Vassallo

Rio de Janeiro

2017

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

R484 Ribeiro, Leonardo Lobo.
Locomoção de *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): um estudo com
câmera de alta velocidade / Leonardo Lobo Ribeiro. – 2017.
58f.: il.

Orientador: Oscar Rocha Barbosa.

Coorientador: Aldo Iván Vassallo.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do
Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes.

1. Roedor - Buenos Aires (Argentina) - Teses. 2. Ctenomys - Comportamento -
Teses. 3. Locomoção animal - Teses I. Barbosa, Oscar Rocha. II. Vassallo, Aldo
Iván. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto
Alcantara Gomes. IV. Título.

CDU 599.32(821.0)

Rosalina Barros *CRB/7 - 4204* - Responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial deste projeto
final.

Assinatura

Data

Leonardo Lobo Ribeiro

Locomoção de *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): um estudo com câmera de alta velocidade

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 8 de março de 2017.

Coorientador:

Prof. Dr. Aldo Iván Vassallo
Universidad Nacional de Mar Del Plata

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Oscar Rocha Barbosa (Orientador)
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Jayme Augusto Prevedello
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Marcelo Abidu Figueiredo
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Ricardo Tadeu Santori
Faculdade de Formação de Professores – UERJ

Rio de Janeiro

2017

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, João Francisco Lobo Ribeiro e Eliana Mara Carneiro, e irmãos, Fernando Lobo Ribeiro e Helena Carneiro Ribeiro, pelo carinho e apoio que sempre me deram.

Ao Prof. Dr. Oscar Rocha Barbosa, por guiar meus passos nesses três anos de trabalho no Lazoverte. Sua orientação, que sempre envolveu seriedade e respeito, também se fez de maneira leve e descontraída. Essas qualidades são o reflexo da excelente pessoa que você é, e disso sempre me lembrarei.

Aos integrantes do grupo Morfología Funcional y Comportamiento, da Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. Prof. Dr. Aldo Ivan Vassallo, Dra. Alejandra Isabel Echeverría, Dr. Federico Becerra e Ldo. Guido Buezas, a colaboração de vocês foi essencial para o desenvolvimento deste projeto.

Ao Me. Leandro dos Santos Lima Hohl, amigo, afilhado e colega de laboratório. Não é sempre que nos esbarramos, mas você sempre se fez presente quando precisei de ajuda.

À Dra. Marcia Martins Dias Ferraz, colaboradora e estimada amiga, por todo o suporte em questões relacionadas ao estudo do comportamento. Nossas conversas, e suas valiosas contribuições, expandiram minha visão no campo da etologia.

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. Jayme Augusto Prevedello, Profa. Dra. Lena Geise, Prof. Dr. Marcelo Abidu Figueiredo, Dra. Mariana Fiuza de Castro Loguercio e Prof. Dr. Ricardo Tadeu Santori. Obrigado por me prestigiarem nesse momento tão importante. Suas contribuições serão imensamente apreciadas.

Ao corpo docente do PPGEE, que por meio das disciplinas oferecidas forneceu subsídios para o meu aprimoramento em pesquisa.

À CAPES, pela ajuda financeira.

RESUMO

RIBEIRO, Leonardo Lobo. *Locomoção de Ctenomys talarum (Rodentia: Ctenomyidae): um estudo com câmera de alta velocidade*. 2017. 58f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

Ctenomys talarum é um roedor subterrâneo que se distribui em solos arenosos na costa atlântica e interior da Província de Buenos Aires, Argentina. Esses animais desempenham a maior parte das suas atividades diárias no interior das galerias subterrâneas que escavam. Além disso, realizam breves visitas à superfície em alguns momentos do dia, principalmente para forragear. A maioria dos estudos sobre a motricidade de roedores subterrâneos tem seu enfoque no comportamento escavatório. Por outro lado, pouco se sabe a respeito da locomoção desses animais. O presente estudo se propõe a identificar e caracterizar os padrões locomotores desempenhados por *C. talarum*. Para tal, cinco fêmeas foram colocadas uma a uma em uma câmara de acrílico contendo uma esteira rolante improvisada. Em seguida, cada fêmea foi filmada com uma câmera de alta velocidade (Casio Exilim EXF1) enquanto realizava exercício na esteira. Os filmes obtidos foram analisados em um programa de computador que permite que observações quadro-a-quadro sejam feitas. Dessa forma, 139 ciclos locomotores (25-30 por fêmea) tiveram os seguintes parâmetros extraídos para a análise: duração do ciclo (s); duração das fases de apoio e suspensão (s); frequência (Hz); comprimento da passada (cm); e velocidade (cm/s). O momento da aterrissagem de cada membro e o fator de carga também foram mensurados para a descrição dos padrões locomotores. A velocidade média variou entre 41,7 e 85 cm/s, com máximo de 105,6 cm/s. Trote foi o único padrão locomotor desempenhado, havendo, na maioria dos casos, a aterrissagem do membro posterior precedendo a do anterior. Não foram observadas fases aéreas. As velocidades mais altas encontradas superaram aquelas registradas em estudo anterior, o que demonstra que a espécie tem seu potencial locomotor subestimado. O uso do trote provavelmente reflete a escolha por um padrão locomotor com ganho em estabilidade, tendo em vista que foi desempenhado em um amplo intervalo de velocidades exibindo padrões de suporte bastante estáveis. Por outro lado, é bastante plausível que o pequeno tamanho da câmara de acrílico utilizada tenha comprometido o uso de padrões tipicamente assimétricos, que costumam envolver movimentos verticais da coluna vertebral associados com o animal desempenhando passadas maiores. De fato, as tocas desses animais apresentam um espaço interno estreito, o que significa que os resultados aqui apresentados também devem refletir a locomoção no interior das galerias subterrâneas. A baixa ocorrência de fases aéreas é típica da locomoção de pequenos mamíferos, cujos membros flexionados e a postura plantígrada tendem a prolongar a duração do apoio. Alternativamente, o uso de uma esteira rolante relativamente curta pode ter influenciado no comprimento da passada. Essa é a primeira vez em que uma abordagem nos padrões locomotores é utilizada para descrever os movimentos de uma espécie de ctenomídeo. Como seus congêneres, *C. talarum* também depende do ambiente epígeo, o que explicaria semelhanças com a locomoção de pequenos mamíferos que habitam a superfície. Nesse sentido, futuros estudos sobre a locomoção de ctenomídeos devem levar em consideração a “vida dupla” desses animais.

Palavras-chave: Locomoção de pequenos mamíferos. Padrões locomotores. *Gait analysis*.

Tuco-tuco.

ABSTRACT

RIBEIRO, Leonardo Lobo. *Use of a high speed camera for assessing gaits and locomotor performance in a subterranean rodent (Ctenomys talarum, Ctenomyidae)*. 2017. 58f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

Ctenomys talarum (tuco-tuco) is a subterranean rodent from South America that inhabits sand dunes in the Atlantic coast of Buenos Aires, Argentina. These animals perform most of their activities into the underground environment, though surface excursions also occur for brief periods in a few contexts – mainly forage. Studies on the motor behavior of subterranean rodents generally concentrate on digging. On the other hand, little is known about how these animals move, particularly regarding the gaits they use. The present study aims to describe gaits and locomotor performance of *C. talarum*. One at a time, five adult females were put inside a Plexiglas chamber containing an improvised treadmill and then filmed with a high-speed camera (Casio Exilim EXF1) during treadmill exercise. Data on different locomotor parameters were taken from records through frame-by-frame observations of 139 strides (25-30 strides each female). The analysis was based on the following parameters: stride duration (s); stance duration (s); swing duration (s); stride frequency (Hz); stride length (cm); and speed (cm/s). In addition, limb-phase and duty factor of fore and hind limbs were taken for gait identification. Mean speed ranged from 41.7 to 85 cm/s, with maximum of 105.6 cm/s. Trot was the only symmetrical gait performed. Similarly, asymmetrical gaits (16.5 %) also resembled a trot-like pattern. Most gaits were found to happen with the touchdown of forelimbs preceding that of hind limbs, and very few have shown a true aerial phase. Stride frequency and stride length were both highly correlated to speed. In this study *C. talarum* surpassed maximum speeds previously estimated for locomotion in artificial burrows. Preference for trot probably mirror gain in stability since this gait was found to occur in a broad range of speeds while exhibiting very stable support patterns. On the other hand, it is very plausible that the small size of the Plexiglas chamber compromised the use of typically asymmetrical gaits, which are expected to involve vertical movements of the spine associated with the animal taking longer strides. In fact, natural burrows for this species also present a narrow inner space, so these results must reflect gait patterns performed inside subterranean galleries as well. The low frequency of aerial phase during fast locomotion – namely “grounded-running” – is typical of small mammals, whose flexed limbs and plantigrade feet tend to prolong stance phase. On the other hand, the use of a treadmill short in length may have caused gait abnormalities regarding stride length. This is the first time an approach on gaits is used to describe movements of a ctenomyid species. Like its congeners, *C. talarum* also depends on epigeous environment, what partially explain retention of primitive locomotor traits shared by surface-dwelling small mammals. In this sense, future studies should focus on the meaning that locomotor behavior has on the dual life of these animals.

Keywords: Locomotion of small mammals. Tuco-tuco. Gait analysis. Spatio-temporal parameters. Footfall patterns.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Morfologia geral de <i>Ctenomys talarum</i>	11
Figura 2 -	Comportamento de <i>C. talarum</i> na superfície.....	13
Figura 3 -	Padrões locomotores quadrúpedes.....	16
Figura 4 -	Modelos para entendimento da locomoção bípede e quadrúpede.....	17
Figura 5 -	Padrões locomotores com exemplos em roedores caviomorfos.....	18
Figura 6 -	Área de coleta de exemplares de <i>C. talarum</i>	20
Figura 7 -	Reconhecimento de área ocupada por <i>C. talarum</i>	21
Figura 8 -	Procedimento de filmagem do exercício em esteira rolante.....	23
Figura 9 -	Procedimento para a construção dos diagramas de locomoção.....	25
Figura 10 -	Diagramas representativos da série locomotora de cada animal.....	29
Figura 11 -	Proporção de padrões simétricos e assimétricos.....	29
Figura 12 -	Padrões locomotores de <i>C. talarum</i>	30
Figura 13 -	Coordenação entre membros diagonais.....	31
Figura 14 -	Padrões de suporte × velocidade de deslocamento.....	32
Tabela 1 -	Velocidades de cada fêmea de <i>C. talarum</i> na esteira rolante.....	28
Tabela 2 -	Médias e desvios dos parâmetros locomotores analisados.....	28

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	8
1	REVISÃO DA LITERATURA.....	10
1.1	O Tuco-tuco <i>Ctenomys talarum</i> (Thomas, 1898).....	10
1.2	Adaptações motoras em roedores subterrâneos.....	14
1.3	Padrões de locomoção quadrúpede em mamíferos.....	14
2	OBJETIVOS.....	19
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	20
3.1	Captura e condições de cativeiro.....	20
3.2	Exercício em esteira rolante e filmagens.....	22
3.3	Observações, diagramas de locomoção e parâmetros analisados...	24
3.4	Análise dos parâmetros de locomoção.....	25
4	RESULTADOS.....	27
5	DISCUSSÃO.....	33
	CONCLUSÃO.....	40
	REFERÊNCIAS.....	41
	APÊNDICE A - Massa e medidas corporais dos tuco-tucos capturados.....	46
	APÊNDICE B - Referenciamento dos ciclos analisados no software <i>Tracker</i>...	47
	APÊNDICE C - Relação dos parâmetros extraídos para cada ciclo analisado...	53

INTRODUÇÃO

No grupo dos roedores, adaptações para a vida no subsolo surgiram diversas vezes ao longo do Cenozoico seguindo episódios globais de resfriamento e aridização do ambiente (Busch *et al.*, 2000). Como resultado deste processo histórico, os roedores subterrâneos – *i.e.*, aquelas espécies que desempenham a maior parte de suas atividades diárias no interior de túneis no subsolo (Lessa *et al.*, 2008) – hoje tendem a ocupar habitats abertos, áridos ou semiáridos.

Atualmente, existem pelo menos 250 espécies de roedores subterrâneos espalhadas por diversas regiões do globo (Begall *et al.*, 2007). Esses animais têm como atividades centrais a construção, o uso e a manutenção de suas tocas. Estas, por sua vez, apresentam múltiplas câmaras e saídas para a superfície, servindo como locais de refúgio, depósito de alimento e abrigo para a prole em desenvolvimento. Em última análise, as tocas desempenham um papel de grande importância na ecologia dessas espécies (Busch *et al.*, 2000; Begall *et al.*, 2007).

Nessa conjuntura, é possível que a distribuição dos roedores subterrâneos no globo seja um reflexo do custo com a escavação de seus túneis, o que limitaria a ocorrência desses animais a locais onde a atividade seja energeticamente viável (Busch *et al.*, 2000). De fato, a escavação pode exigir até 3400 vezes mais energia do que a necessária para percorrer a mesma distância na superfície (Busch *et al.*, 2000). Assim, para descompactar e remover o solo de suas galerias, os roedores subterrâneos exibem adaptações locomotoras que favorecem a geração de força em detrimento da velocidade (Garland, 1983). Estas se concentram particularmente nos membros anteriores, que costumam se apresentar curtos, robustos e portando garras longas e resistentes (Stein, 2000).

Por outro lado, é importante considerar que os roedores subterrâneos realizam muitos de seus movimentos no interior dos túneis sem que para isso precisem escavar continuamente o solo. De um ponto de vista mecânico, por exemplo, as paredes estreitas das galerias subterrâneas poderiam exigir do animal estratégias de locomoção diferentes daquelas esperadas em ambiente de superfície.

Todos os vertebrados, sem exceção, dependem da locomoção, que frequentemente é o comportamento motor mais complexo que desempenham (Grillner *et al.*, 2000). Entretanto, por questões logísticas (dificuldade de visualização principalmente), ainda se sabe muito pouco sobre as atividades dos roedores subterrâneos no interior de suas galerias. Nesse cenário, a investigação em ambiente controlado de laboratório é de grande utilidade na

descrição de alguns comportamentos que não podem ser observados em estudos de campo (Shanas *et al.*, 1995; Gazit *et al.*, 1996; Gazit e Terkel, 1998, 2000; Zenuto *et al.*, 2001).

1 REVISÃO DA LITERATURA

1.1 O tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Thomas, 1898)

O gênero *Ctenomys* (tuco-tucos) é o mais numeroso em espécies de roedores subterrâneos, compreendendo mais de 60 espécies viventes. Quase todos os representantes do grupo possuem hábitos solitários, a exceção de uma espécie (*C. sociabilis*). Dessa forma, a interação entre coespecíficos se resume a poucas situações, como o acasalamento, cuidado com a prole (apenas fêmeas) e confronto entre indivíduos de mesmo sexo. Esses animais são herbívoros e sua alimentação consiste eminentemente de partes aéreas da vegetação rasteira. Os tuco-tucos são endêmicos da América do Sul, tendo sua distribuição concentrada no cone sul deste continente, principalmente na Argentina (Eisenberg e Redford, 1992).

Ctenomys talarum (Figura 1) é uma das menores espécies do gênero e um das mais bem estudadas sob diversos aspectos, dentre os quais se destacam sua fisiologia, ecologia e comportamento (Busch *et al.*, 1989; Vassallo *et al.*, 1994; Vassallo, 1998; Malizia *et al.*, 1995; Malizia e Busch, 1997; Malizia, 1998; Zenuto *et al.*, 1999; Busch, 2000; Luna *et al.*, 2002; Luna e Antinuchi, 2003; Cutrera *et al.*, 2006, 2010; Brachetta *et al.*, 2014, 2015, 2016; Mastrangelo *et al.*, 2014; Echeverría *et al.*, 2016, e muitos outros). Sua morfologia externa se caracteriza por um corpo cilíndrico, com a porção anterior mais pesada, especialmente em torno dos ombros. O pescoço é curto e robusto e o corpo afunila até a cauda. A pelagem é castanha escura avermelhada, com partes brancas nas regiões inguinais e axilares. Apresenta olhos e ouvidos reduzidos. As patas portam garras curvas e longas. Já a cauda é curta e densamente coberta de pelos. O comprimento total do corpo é de $233,4 \pm 12,2$ mm (comprimento da cauda = $66,7 \pm 4,3$ mm) (Reig *et al.*, 1965), embora os machos sejam ligeiramente maiores e mais pesados do que as fêmeas – machos e fêmeas adultos pesam, respectivamente, $176,62 \pm 26,87$ e $137,52 \pm 14,57$ g (Justo *et al.*, 2003).

Figura 1 – Fotografia destacando a estrutura do corpo e a morfologia externa de *Ctenomys talarum*



Legenda: Indivíduo monitorado por radiotelemetria para estudo sobre a área de vida de uma população da espécie.

Nota: A região encoberta pelo rádio-colar não apresenta nenhuma característica marcante para a identificação da espécie.

Fonte: Matías Mora, 2006.

Esta espécie pode ser encontrada ao longo da região costeira da província de Buenos Aires, Argentina, onde a maioria dos estudos se refere basicamente a duas populações (Mar de Cobo e Necochea). As regiões em que estas populações se encontram apresentam diferenças quanto às características do solo, altitude e clima (Busch *et al.*, 1989; Malizia *et al.*; 1995; Malizia e Busch 1997; Malizia, 1998), que se refletem em suas demografias. Nesse contexto, a população de Mar de Cobo apresenta altas densidades, com mais adultos do que jovens e proporção sexual favorecendo as fêmeas (Busch *et al.*, 1989). A espécie apresenta sistema de acasalamento poligínico, no qual o padrão é o macho estar cercado de uma ou mais fêmeas. Em Mar de Cobo, essa poliginia é ainda mais acentuada, o que poderia se justificar pela alta densidade populacional desta região aumentando a competição entre os machos (Zenuto *et al.*, 1999).

Ambas as regiões apresentam tamanho populacional relativamente constante ao longo das estações do ano (Busch *et al.*, 1989; Malizia, 1998). Ao contrário da maioria das espécies de roedores, que possuem grande número de filhotes por ninhada, o tamanho médio da prole de *C. talarum* é relativamente baixo ($4 \pm 0,18$ filhotes por gestação). Nesse contexto, a taxa de mortalidade dos jovens é maior que a dos adultos, sendo os primeiros intensamente predados

no período em que abandonam as tocas maternas. Ainda, a estação reprodutiva da espécie (julho a março) é marcada por longas gestações (95 a 102 dias), com cada fêmea podendo ter no máximo duas ninhadas por ano (Malizia e Busch, 1997). Em contrapartida, os tuco-tucos têm expectativa de vida relativamente alta quando comparados a outros grupos de pequenos roedores – os adultos de *C. talarum* que conseguem se estabelecer na população vivem em média de 22 a 25 meses. Diante dessas características, alguns autores consideram esta espécie um modelo k estrategista, no qual a sobrevivência dos adultos estaria diretamente ligada à segurança de suas galerias subterrâneas, garantindo a estabilização do tamanho populacional (Busch *et al.*, 1989; Malizia *et al.*, 1995; Malizia e Busch, 1997; Malizia, 1998). As tocas são usadas como refúgio, protegendo o tuco-tuco contra a predação, e também para estocar alimentos.

De fato, os sistemas de túneis dos roedores subterrâneos são uma ferramenta eficaz contra a intensiva predação (Nevo, 1979; Reig *et al.*, 1990). Em *C. talarum*, esta afirmação condiz com a escassez de registros de predação no interior dos túneis (Luna e Antinuchi, 2003). Por outro lado, foi demonstrado que a predação sobre esta espécie pode ser bastante acentuada na superfície, onde os tuco-tucos são predados principalmente por aves de rapina (*e.g.*, corujas e gaviões), sendo alvos também de raposas, gatos selvagens e inclusive cães e gatos domésticos nas regiões de periferia urbana (Vassallo *et al.*, 1994; Busch *et al.*, 2000; Baladrón *et al.*, 2009). Isso porque, como em outras espécies do gênero, a maior parte do forrageamento de *C. talarum* ocorre na superfície do solo (Figura 2), enquanto as partes subterrâneas da vegetação somam apenas 20% de sua dieta (Comparatore *et al.*, 1995). Os tuco-tucos fazem seu caminho até os locais de forrageamento através de túneis que compreendem de 80-95% da área total do sistema de galerias (Antinuchi e Busch, 1992), com cada visita à superfície tomando não mais do que alguns segundos. Nessa conjuntura, a pressão de predação sobre *C. talarum* parece ter uma importância maior na superfície do que no subsolo, onde predadores mais velozes, como aves de rapina, exerceriam forte pressão de seleção sobre esses roedores por velocidades mais altas (Luna e Antinuchi, 2003).

Figura 2 – Fotografias evidenciando comportamentos de *Ctenomys talarum* na superfície



Legenda: No topo, *Ctenomys talarum* em estado de vigília. Abaixo, o animal se alimentando de uma gramínea junto à saída da toca.

Nota: A foto abaixo teve as configurações de brilho manipuladas para melhor visualização.

Fonte: Foto do topo: Alejandro Sanchez, 2009; Foto da posição inferior: Alejandra Echeverría, 2013.

1.2 Adaptações motoras em roedores subterrâneos

Roedores subterrâneos são capazes de cavar complexos sistemas de galerias, nas quais passarão praticamente toda a sua vida, e delas dependerão quase que de modo exclusivo (Busch *et al.*, 2000; Begall *et al.*, 2007). Este elaborado sistema de túneis é construído pelo próprio roedor, que tem como principal ferramenta de escavação as suas patas dianteiras (Lehmann, 1963; Vassallo, 1998).

O ato de cavar exige força do animal para remover obstáculos, vencer a resistência do solo e transportá-lo para a superfície. Tais demandas funcionais conduziram a adaptações da musculatura dos membros anteriores dos roedores subterrâneos (Lehmann, 1963; Hildebrand e Goslow, 2006; Stein, 2000). Nessa linha, os músculos *teres major* e *triceps lateralis* são mais desenvolvidos em *C. talarum* e em outras espécies de roedores escavadores (ver Vassallo, 1998). Ainda, esses mesmos músculos apresentam uma composição de fibras que confere vantagem mecânica ao antebraço de *C. talarum*, possibilitando uma escavação rápida e otimizada (Alvarez *et al.*, 2012).

Os tuco-tucos também fazem uso dos membros posteriores no comportamento escavatório. Durante a escavação, o tuco-tuco empurra o solo descompactado para trás à medida que este se acumula sob o seu corpo (Vassallo, 2006). Dessa forma, o solo é transportado até a saída do túnel através de uma locomoção em marcha-ré. Estudos demonstram que o comportamento escavatório em *C. talarum* é inato e que esses animais estão aptos a construção de um sistema complexo de galerias logo após o desmame (Vassallo, 2006; Echeverría *et al.*, 2016). Todavia, embora a escavação constitua um comportamento motor de suma importância para o deslocamento do animal no interior das galerias subterrâneas, este não pode ser considerado um comportamento locomotor propriamente dito.

1.3 Padrões de locomoção em mamíferos quadrúpedes

A locomoção é de extrema importância para a sobrevivência de todos os vertebrados, dotando-os da capacidade de realizar diversos outros comportamentos, como o forrageamento, a fuga de predadores, a corte, entre outros. Ao longo do tempo, desenvolver habilidades e aperfeiçoar estratégias resulta, na maioria das vezes, em alterações nas

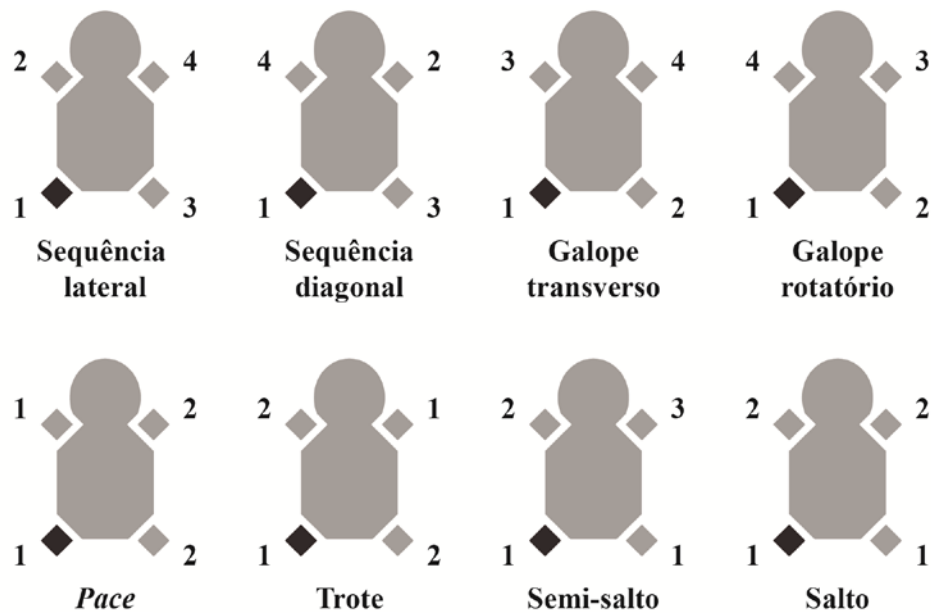
estruturas ósseas, musculares e neurais que alteram os padrões locomotores desses animais. No contexto da locomoção, velocidade, aceleração, manobrabilidade, resistência, estabilidade e gasto energético são fatores suscetíveis à seleção natural (Hildebrand e Goslow, 2006).

A locomoção resulta da aplicação rítmica de forças no ambiente, que gera forças de reação, que, por sua vez, desencadeiam o movimento (Ijspeert, 2002). Este comportamento envolve o controle de um grande número de músculos, cada qual coordenado em um padrão motor específico que se repete de maneira cíclica. Entretanto, a locomoção não depende somente da competência do animal em gerar impulso para o movimento. Um deslocamento bem sucedido requer também o controle da postura e a capacidade de vencer obstáculos (Grillner *et al.*, 2000). Assim, com base nesses mecanismos de controle, os animais desenvolveram modos de locomoção aplicáveis a diferentes contextos de vida, sendo empregado o termo “*gaiit*” para tratar das estratégias locomotoras comumente utilizadas (Hildebrand, 1976). Tendo em vista a falta de uma tradução adequada para o português, esses movimentos de uso habitual serão referidos, daqui em diante, como *padrões de locomoção* ou *padrões locomotores*.

Em animais articulados, cada perna realiza movimentos cíclicos (passadas) que compreendem a colocação (ou aterrissagem) e permanência da pata no substrato (fase de apoio), seguidas da retirada e avanço da pata na direção de um novo ponto de apoio (fase de suspensão). Nesse sentido, o padrão locomotor resultante deriva de um movimento conjunto das pernas que se coordena com o movimento do restante do corpo. Nos vertebrados quadrúpedes, cada padrão pode ser facilmente identificado pela sucessão dos membros no decorrer do tempo, sendo reconhecidos diversos tipos, como marchas, trotes e galopes. De fato, os quadrúpedes apresentam a maior variedade de padrões locomotores dentre os animais com membros articulados (vertebrados e invertebrados) (Kar *et al.*, 2003).

Na sequência lateral, os quatro membros têm seus movimentos intercalados em tempos aproximadamente iguais, em uma sucessão na qual cada membro anterior segue o posterior do mesmo lado do corpo (homolateral). A sequência diagonal segue uma linha parecida a esta, com a diferença que cada membro anterior sucede o posterior do lado oposto do corpo (contralateral ou diagonal). No trote, membros diagonalmente opostos movem-se sincronicamente, enquanto no “*pace*” o sincronismo ocorre entre membros homolaterais (Hildebrand, 1976; Cartmill *et al.*, 2002). Além desses padrões locomotores, também podem ser desempenhados os saltos e os galopes, que são geralmente utilizados em corridas de alta velocidade. Os padrões de locomoção mais disseminados entre os tetrápodes, em especial os mamíferos, podem ser visualizados na figura 3.

Figura 3 – Esquema ilustrando os padrões de locomoção quadrúpede de acordo com a sucessão dos membros

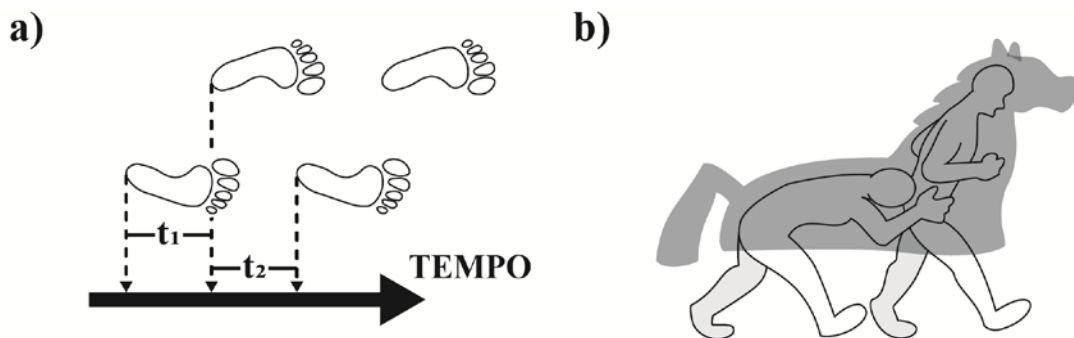


Legenda: Em cada padrão, a sucessão dos membros segue a sequência de numeração. Números repetidos indicam membros sincronizados. Membro de referência (*i.e.*, que inicia a sucessão de passadas) em destaque.

Fonte: O autor, 2017.

Tradicionalmente, os padrões de locomoção quadrúpede são divididos em dois grupos: simétricos (*i.e.*, sequências, trote e “*pace*”) e assimétricos (*i.e.*, saltos e galopes). Esta divisão leva em conta o modo como os membros direito e esquerdo de cada par se alternam no tempo (Figura 4). Nos padrões simétricos, as passadas de membros homólogos (*i.e.*, que dividem a mesma cintura, escapular ou pélvica) realizam movimentos igualmente alternados. Já nos padrões assimétricos, esses membros passam a funcionar de maneira mais ou menos sincronizada (Hildebrand, 1976 1977; Cartmill *et al.*, 2002; Renous *et al.*, 2004).

Figura 4 – Modelos didáticos para a compreensão do funcionamento dos padrões básicos de coordenação dos membros em bípedes e quadrúpedes



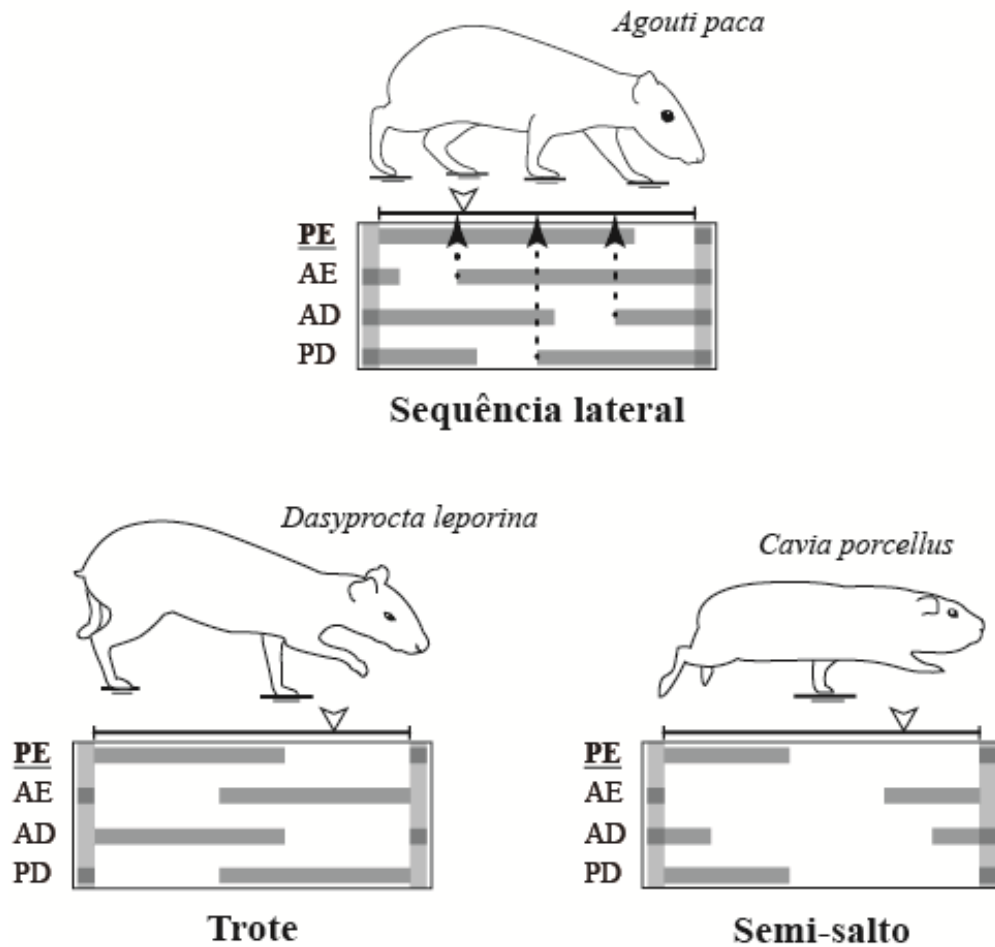
Legenda: Na locomoção bípede (a), o padrão locomotor será tido como simétrico se ambas as pernas se alternarem de maneira aproximadamente igual no tempo ($t_1 = t_2$), ou como assimétrico caso esta condição não seja satisfeita ($t_1 \neq t_2$). A locomoção quadrúpede (b), por sua vez, pode ser entendida através de um modelo bípede duplicado em que devemos levar em consideração dois pares de membros, o anterior e o posterior.

Fonte: (a) O autor, 2017; (b) modificado de Cartmill *et al.* 2002.

Duas regiões do tronco encefálico estimulam as redes de interneurônios medulares responsáveis pela expressão dos padrões locomotores. Nesse sistema, o animal incrementa a sua velocidade à medida que a intensidade do estímulo sobre a medula aumenta, de modo que, em determinado momento, ocorre a transição de um padrão simétrico para outro assimétrico (Grillner *et al.*, 2000) – o que por sua vez envolve o aumento da frequência e/ou do tamanho da passada (Heglund *et al.*, 1974 *apud* Alexander, 2003).

O estudo dos padrões locomotores envolve a análise de diversos parâmetros espaço-temporais (Herbin *et al.*, 2004), e embora esses padrões sejam concebidos como entidades discretas, são descritos por meio de variáveis contínuas (Cartmill *et al.*, 2002). Os protocolos utilizados na análise dos padrões de locomoção quadrúpede costumam se basear nos eventos de aterrissagem das patas e no tempo em que estas encontram-se apoiadas no substrato (fase de apoio) (Hildebrand, 1976, 1977; Alexander, 1984; Abourachid, 2003; Biknevicius e Audrone, 2006). Ambos os parâmetros são geralmente expressos como um percentual da duração do ciclo locomotor, que corresponde ao intervalo de tempo entre duas aterrissagens consecutivas de um membro de referência no substrato. Estes e outros parâmetros de caráter temporal podem ser facilmente obtidos através de registros gráficos denominados diagramas de locomoção (Figura 5), que ilustram a sequência de ação dos membros no intervalo de um ciclo (Hildebrand, 1976, 1977).

Figura 5 – Exemplos de padrões locomotores em roedores caviomorfos



Legenda: Membros posterior esquerdo (**PE**), anterior esquerdo (**AE**), anterior direito (**AD**) e posterior direito (**PD**); barras acinzentadas = fase de apoio dos respectivos membros. Acima do diagrama, a linha do tempo do ciclo de **PE** (referencial). A região delimitada pelo ciclo de **PE** ilustra o padrão desempenhado. As setas vazias apontam o momento do ciclo a que cada figura corresponde. As setas verticais tracejadas (seqüência lateral) indicam o tempo de atraso de cada membro em relação a **PE**.

Fonte: O autor, 2017.

2 OBJETIVOS

O presente estudo tem como objetivos identificar e descrever o comportamento locomotor de *Ctenomys talarum*, mais especificamente quanto aos padrões de sucessão dos membros (“*gaits*”), com base na análise de vídeos obtidos por meio de filmagem em alta velocidade. Além disso, também se propõe a analisar o desempenho locomotor de *C. talarum* relacionando a velocidade de deslocamento e os parâmetros espaço-temporais subjacentes. Os resultados serão discutidos no universo das formas não-cursoriais, que incluem animais de pequeno porte (<1kg) com membros em postura flexionada e que se movimentam fora do plano parassagital (Stein e Casinos, 1997). Dessa forma, pretende-se inferir sobre as estratégias locomotoras utilizadas por *C. talarum* em seu habitat natural.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Captura e condições de cativeiro

Os exemplares de *Ctenomys talarum* (tuco-tucos) utilizados neste estudo foram obtidos através de coleta realizada pelo grupo Morfología Funcional y Comportamiento, da Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP), Argentina, em conjunto com equipe do Laboratório de Zoologia de Vertebrados – Tetrapoda (LAZOVERTE), da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). A coleta foi efetuada em abril de 2013, durante o período não reprodutivo da espécie (Malizia & Busch, 1997). Os animais foram capturados em uma área litorânea próxima ao vilarejo de Mar de Cobo, cerca de 30 km ao norte da cidade de Mar del Plata, Argentina (37°45'S, 57°56'W). A fitofisionomia local é marcada pela presença de uma vegetação rasteira, constituída principalmente de gramíneas e herbáceas que crescem sobre as dunas de areia ao longo da costa. Ainda, edificações baixas compõem a paisagem assinalando a presença e a expansão humana nesta localidade (Figura 6).

Figura 6 – Fotografia da paisagem do local em que foram capturados os exemplares de *Ctenomys talarum*



Fonte: O autor, 2013.

No cenário delineado, pequenos montes de areia distribuídos por entre a cobertura vegetal indicam as áreas ocupadas pelos tuco-tucos bem como os pontos por onde se dão suas incursões na superfície (Figura 7). Tais modificações no micro-habitat refletem o

comportamento escavatório do animal, que ocasiona na formação dos “montinhos” descritos ao se fazer a remoção do solo do interior da toca para o meio externo.

De posse dessas informações, armadilhas cilíndricas de captura-viva foram implantadas em acessos recém utilizados pelos tuco-tucos, sendo estes identificados pela presença de solo remexido no entorno. Os dispositivos utilizados são de confecção própria do grupo colaborador, e seguem um padrão similar ao modelo “*tomahawk*” em sua estrutura e funcionamento.

Figura 7 – Fotografias de reconhecimento da área ocupada por *Ctenomys talarum*



Legenda: Na fotografia do topo, as setas apontam os “montinhos” de areia formados pelo animal durante a construção dos túneis; abaixo desta, a saída de uma galeria subterrânea mantida fechada pelo seu ocupante.

Nota: Fotografia em P&B para facilitar a visualização.

Fonte: O autor, 2013.

No total, foram capturados sete indivíduos (N=7), dois machos e cinco fêmeas, saudáveis e em fase adulta – pesos e medidas corporais no apêndice A. Os sítios de captura

foram georreferenciados e marcados com pistas visuais, prevendo a posterior soltura de cada animal em seu exato local de origem. Os tuco-tucos foram então levados para o laboratório do grupo colaborador, na UNMdP, onde tiveram sua locomoção registrada através de filmagens com câmera de alta velocidade.

Os tuco-tucos permaneceram em cativeiro por cerca de uma semana. Durante esse tempo, os animais foram mantidos em terrários individuais visando: (i) adaptá-los às condições do ambiente de laboratório; e (ii) prevenir interações agonistas entre os coespecíficos. Os terrários foram alocados em uma sala com temperatura controlada (21 ± 2 °C) e ciclo claro/escuro igual ao natural. Em cada um desses microambientes foi garantido provisão alimentar *ad libitum* com itens compatíveis com a dieta de *C. talarum* (ver a dieta), não havendo necessidade de se suprir água através de bebedouros – a espécie obtém o recurso da própria alimentação. Todos os procedimentos envolvendo o uso de animais no estudo foram encarregados mediante autorização prévia do comitê de bioética local.

3.2 Exercício em esteira rolante e filmagens

O exercício em esteira rolante foi escolhido para o estudo da locomoção de *C. talarum* devido à conveniência que traz na obtenção dos dados – estimula uma movimentação contínua em um espaço restrito (Kregel *et al.*, 2006; Herbin *et al.*, 2007). Para tal, o grupo colaborador dispunha de uma esteira rolante motorizada, de fabricação própria, contida em uma estrutura (caixa de acrílico) montada para impedir a fuga do animal durante o exercício (Figura 10).

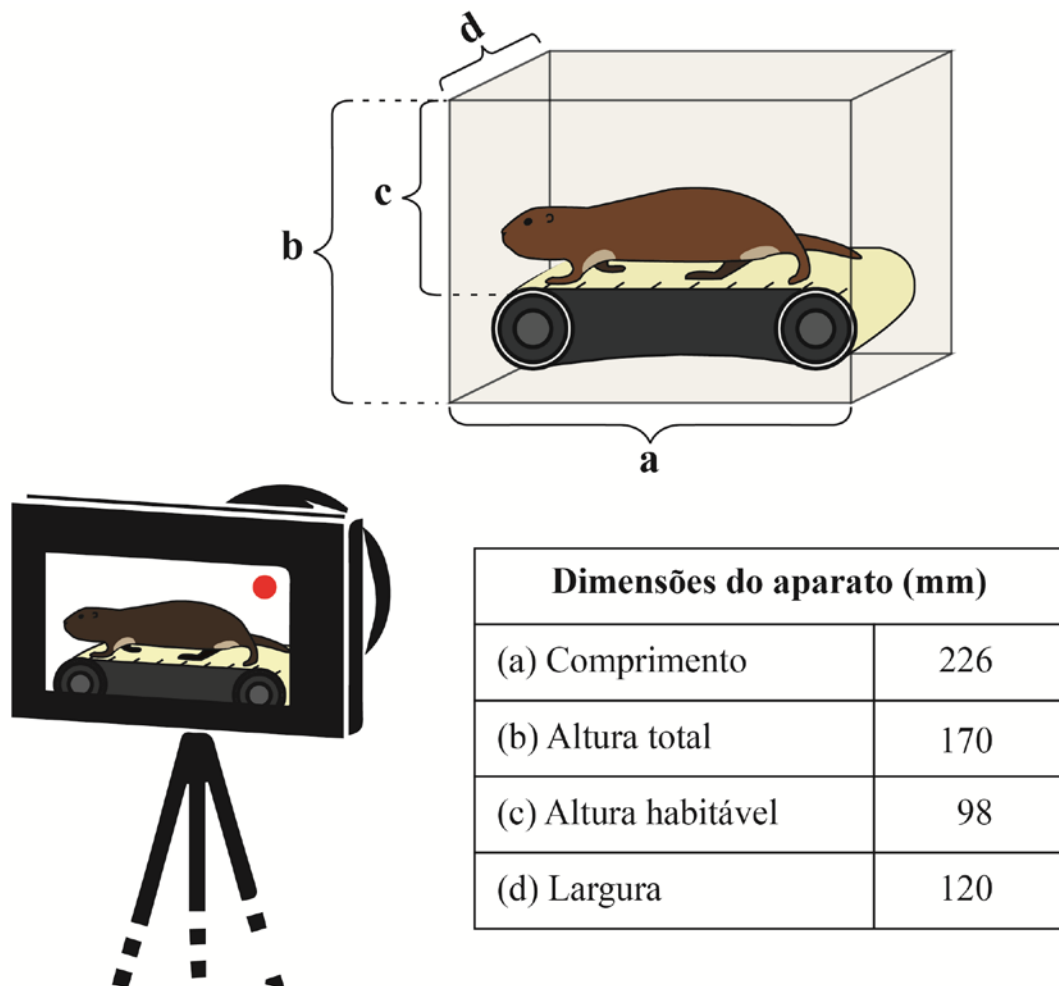
A pista de corrida somava 160 mm x 80 mm de área disponível para a prática do exercício e apresentava marcações em sua superfície indicando intervalos de vinte milímetros. A altura habitável do espaço de confinamento era aproximadamente igual ao diâmetro dos túneis construídos pela espécie em seu habitat natural (80 ± 9 mm; Antinuchi e Busch, 1992), servindo adequadamente ao objetivo do estudo. Por outro lado, o comprimento da caixa limitou o uso dos machos no experimento, de modo que apenas as fêmeas puderam ser submetidas ao exercício.

As fêmeas foram submetidas ao exercício na esteira no mesmo dia, na parte da manhã – *C. talarum* tende a ser mais ativo no período diurno (Luna e Antinuchi, 2002; Cutrera *et al.*, 2006). Cada fêmea passou por um período de habituação com o aparato desligado (cerca de

10 min). Em seguida, a esteira era ligada e sua velocidade ajustada de modo que o animal mantivesse o ritmo imposto durante a atividade – uma das fêmeas foi forçada ao seu limite de velocidade. Cada sessão de exercício teve duração aproximada de 10 min por animal.

As fêmeas de *C. talarum* foram filmadas com uma câmera de alta velocidade (CASIO EXILIM F1), propriedade do LAZOVERTE/UERJ (Figura 8). Esta foi fixada a um tripé e posicionada de modo a tomar a vista lateral do animal durante o exercício. A distância da câmera em relação à esteira foi mantida ao longo de todo o procedimento de filmagem. As imagens foram capturadas a 300 imagens por segundo (i/s) e automaticamente salvas no formato MOV.

Figura 8 – Esquema ilustrando o procedimento de filmagem do exercício em esteira para estudo da locomoção de *Ctenomys talarum*



Fonte: O autor, 2017.

3.3 Observações, diagramas de locomoção e parâmetros analisados

As séries locomotoras selecionadas não poderiam conter pausas e os animais deveriam manter uma posição central na esteira sem apresentar indícios de comportamento exploratório durante a atividade – movimentos de elevação da cabeça e o ato de farejar são demonstrações típicas deste viés comportamental. Em seguida, cada série locomotora foi analisada com base no ciclo locomotor – no presente estudo se faz referência aos eventos de apoio do membro posterior esquerdo sobre a superfície da esteira. As séries locomotoras continham pelo menos oito ciclos de locomoção, somando um total de 40 ciclos por animal ($N_{TOTAL}=200$).

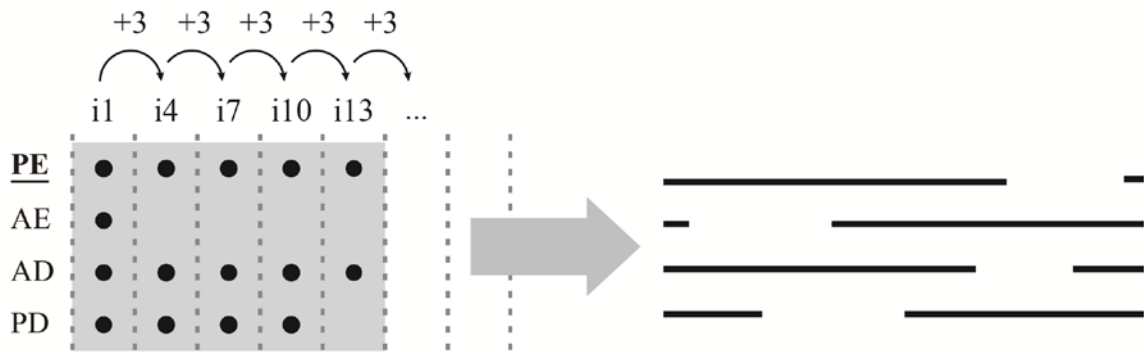
Cada ciclo locomotor teve a velocidade calculada multiplicando-se o comprimento da passada – distância percorrida pela pata (cm) do primeiro ponto de apoio até o ponto de apoio seguinte – pela sua frequência – número de ciclos por segundo (Hz). As marcas na superfície da esteira serviram de base para a mensuração do comprimento da passada, enquanto a frequência foi calculada como o inverso da duração do ciclo. Este parâmetro foi usado não apenas para inferir sobre a velocidade do animal, mas também com o objetivo de minimizar a amostragem de passadas irregulares, fenômenos comuns quando o animal não acompanha a velocidade da esteira (Herbin *et al.*, 2004). Desse modo, foram considerados na análise apenas os ciclos cuja velocidade estivesse compreendida no intervalo de ± 1 desvio padrão em torno da média da sequência a que pertenciam.

As observações foram realizadas através do software “*Tracker Video Analysis and Modeling Tool*” (v. 4.8), disponível para download gratuito na internet. Este programa fragmenta o filme em quadros ou imagens individuais (imagem por imagem), possibilitando um exame detalhado do movimento. Os ciclos foram analisados de três em três quadros tomando-se nota sobre quais membros estavam em contato com a superfície da esteira. O procedimento descrito foi utilizado para a confecção de diagramas de locomoção seguindo as proposições de Hildebrand (1976) (Figura 9). O mesmo se mostrou menos laborioso quando comparado a uma análise quadro-a-quadro, permitindo a transcrição da informação contida no registro de imagem sem acarretar em perda apreciável na aquisição dos dados – visão do observador.

Diferentes parâmetros foram obtidos a partir da leitura dos diagramas gerados, como o momento da aterrissagem (ou início do apoio = “Iapoio”) dos membros anterior direito (AD), anterior esquerdo (AE) e posterior direito (PD), e a duração dos ciclos e das fases de apoio e suspensão dos membros anteriores e posteriores. A duração de cada ciclo e suas subfases foi

medida em segundos a partir da divisão do número de imagens pela velocidade de gravação (300 qps).

Figura 9 – Esquema ilustrando o método usado para a construção dos diagramas de locomoção



Legenda: A cada três imagens (i) fez-se o registro de quais membros [posterior esquerdo (**PE**) (membro de referência), posterior direito (**PD**), anterior esquerdo (**AE**) e anterior direito (**AD**)] estavam apoiados sobre a superfície da esteira (círculos cheios). Colunas sombreadas indicam imagens já analisadas. À direita, o diagrama de locomoção resultante.

Fonte: O autor, 2017.

3.4 Análise dos parâmetros de locomoção

Os parâmetros analisados foram descritos quanto a média e desvio padrão. Considerando que o conjunto de dados de cada animal se refere a uma série locomotora estável, estes foram resumidos em cinco diagramas de locomoção médios. Os diagramas foram construídos com base nas médias do Iapoio de AD, AE e PD e do fator de carga dos membros anteriores e posteriores (% de apoio medido em função da duração do ciclo). A extensão dos padrões de suporte mais relevantes foi obtida a partir dos diagramas, e então representada graficamente. foi conduzida uma análise exploratória dos diferentes padrões de coordenação dos membros que cada animal empregou durante o exercício na esteira. Os ciclos selecionados poderiam corresponder a um padrão locomotor ou simétrico, ou assimétrico. Assim, com base no Iapoio do membro posterior direito (PD), contralateral do membro de referência (posterior esquerdo = PE), os padrões simétricos foram determinados tal que Iapoio_PD fosse igual $50 \pm 5\%$ da duração do ciclo; valores fora deste intervalo foram atribuídos aos padrões assimétricos (Hildebrand, 1976, 1977; Cartmill *et al.*, 2002). A

frequência relativa desses padrões foi quantificada para cada animal. Em seguida, o momento de aterrissagem dos membros anteriores (esquerdo = AE; e direito = AD) foi também mensurado como um percentual da duração do ciclo para uma melhor compreensão da coordenação dos quatro membros. Para tal, esses dados foram plotados juntamente com o Iapoio_PD em um gráfico XYZ (NCSS 11: Statistical Software), que possibilita a visualização de qualquer padrão de coordenação quadrúpede em um único espaço tridimensional (contribuição do autor, 2017). Ainda, a análise contemplou os pormenores da coordenação motora quantificando a diferença entre o Iapoio dos membros de cada par anterior-posterior contralateral, ou par diagonal (*i.e.*, PE/AD e PD/AE).

4 RESULTADOS

As fêmeas utilizadas desempenharam o exercício na esteira de maneira satisfatória, sendo possível obter séries locomotoras com mais de cinco ciclos consecutivos. As imagens que marcam o início e o término dos ciclos amostrados encontram-se relacionadas no Apêndice B. As velocidades variaram entre 27,08 cm/s e 105,14 cm/s, com médias entre 41,69 cm/s e 84,99 cm/s (Tabela 1). A maior velocidade registrada (fêmea #3) corresponde também a maior variação em torno da média. Com base na média e no desvio padrão da velocidade, foram selecionados para o estudo 139 dos 200 ciclos inicialmente amostrados (25-30 por indivíduo). A tabela 2 apresenta as médias e os desvios referentes a os parâmetros analisados, a exceção da fase de suspensão, que pode ser facilmente obtida por meio de cálculo da diferença entre a duração do ciclo e o intervalo de apoio – o Apêndice C apresenta a relação de cada parâmetro por ciclo analisado.

Os diagramas na Figura 10 foram gerados a partir das médias dos parâmetros I_{apoio} e F_{carga} a fim de retratar a locomoção de cada fêmea estudada. A simples inspeção visual dos diagramas insinua a utilização de padrões simétricos similares, bastante alinhados com o trote. Por outro lado, o conjunto de dados do parâmetro I_{apoio_PD} aponta tanto a ocorrência de padrões simétricos quanto a de padrões assimétricos (Figura 11). Estes representaram, respectivamente, 83,45 e 16,55 % do total de ciclos amostrados. Os padrões assimétricos foram mais recorrentes para a fêmea que desempenhou a maior velocidade (#3), constituindo 24,14 % dos ciclos; por outro lado, foram menos frequentes para uma das menores velocidades registradas (#2), somando apenas 10 % dos ciclos. A frequência relativa de padrões simétricos e assimétricos das fêmeas que desempenharam o exercício em velocidades intermediárias (#4 e #5) se sobrepôs tanto a daquelas que desempenharam o exercício nas velocidades mais baixas (#1 e #2), quanto a da fêmea que desempenhou na velocidade mais alta (#3).

Tabela1 – Velocidades de cada fêmea de *C. talarum* utilizada no estudo e ciclos selecionados para a análise

Indiv. (♀)	V _{MÍN} (cm/s)	V _{MÁX} (cm/s)	V _{MÉD} ± DP (cm/s)	Nº de ciclos selecionados
#1	27,08	52,38	41,69 ± 6,61	27
#2	34,62	56,09	46,26 ± 4,91	30
#3	62,94	105,63	84,99 ± 9,33	29
#4	55,00	74,38	63,71 ± 4,65	28
#5	52,11	71,76	62,75 ± 5,26	25

Legenda: Velocidade mínima (V_{MÍN}); velocidade máxima (V_{MÁX}); velocidade média (V_{MÉD}); desvio padrão (DP). Foram selecionados para análise apenas ciclos dentro do intervalo V_{MÉD} ± DP.

Fonte: O autor, 2017.

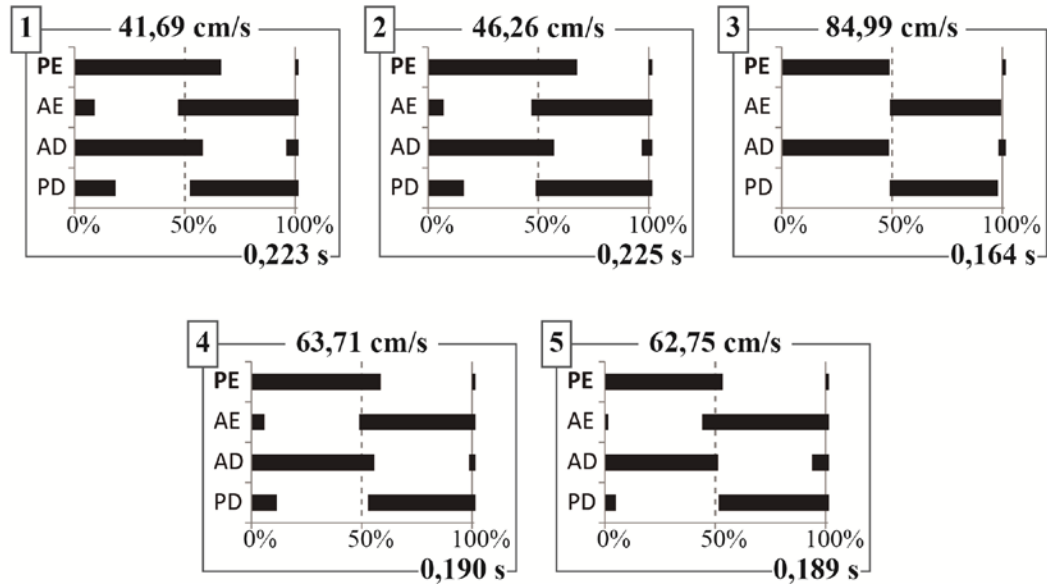
Tabela 2 – Média (M) e desvio padrão (DP) dos parâmetros espaço-temporais da locomoção de *C. talarum* (N=139 ciclos)

Ind (♀) / Dado	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	Iapoio_AD (%)	Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
#1 M	0,223	0,139	0,149	4,49	9,45	96,02	46,87	52,37	62,18	66,42
#1 DP	0,012	0,014	0,014	0,24	0,57	3,68	4,12	3,21	5,18	3,64
#2 M	0,225	0,136	0,152	4,45	10,49	96,88	46,86	48,77	60,14	67,45
#2 DP	0,010	0,013	0,009	0,19	0,51	4,43	3,29	3,71	3,90	2,60
#3 M	0,164	0,082	0,080	6,12	14,17	98,35	49,20	49,02	50,22	48,87
#3 DP	0,007	0,006	0,006	0,27	1,09	4,42	4,32	4,28	4,69	3,41
#4 M	0,190	0,108	0,111	5,27	12,03	98,63	48,87	52,90	56,93	58,58
#4 DP	0,009	0,007	0,008	0,25	0,61	4,81	3,96	3,62	3,77	4,10
#5 M	0,189	0,108	0,101	5,31	11,88	93,88	44,17	51,50	57,37	53,44
#5 DP	0,010	0,010	0,008	0,27	0,85	5,14	6,04	3,22	6,01	4,04

Legenda: Duração do ciclo locomotor (Dur); frequência (Freq); comprimento da passada (Pas); velocidade (V); duração da fase de apoio dos membros anteriores (A_A) e posteriores (A_P); fator de carga (Fcarga) dos membros anteriores (A) e posteriores (P); momento de início do apoio (Iapoio) dos membros anterior direito (AD), anterior esquerdo (AE) e posterior direito (PD). Os parâmetros Iapoio e Fcarga foram medidos como um percentual da duração do ciclo.

Fonte: O autor, 2017.

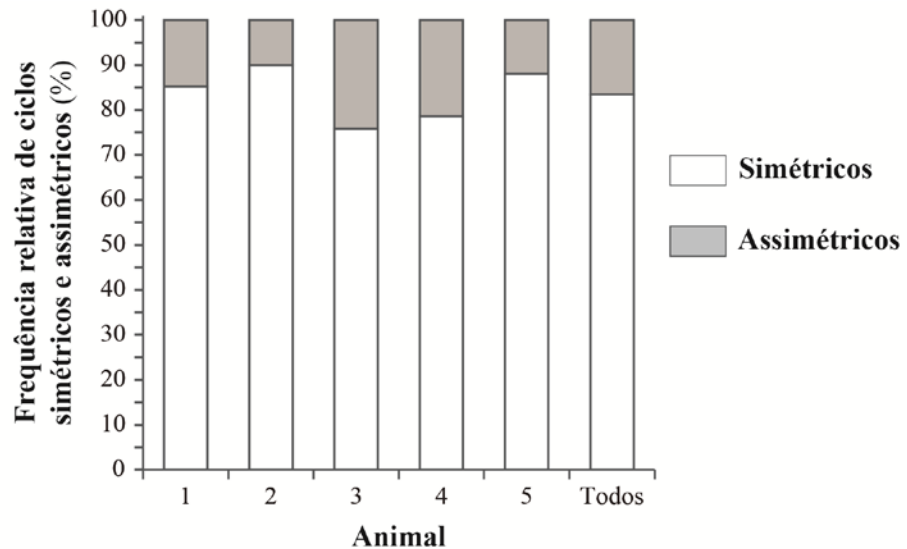
Figura 10 – Diagramas de locomoção representativos das séries locomotoras



Legenda: No canto superior esquerdo de cada diagrama, a identificação da fêmea correspondente; no topo, centralizado, a velocidade média da série locomotora; próximo ao canto inferior direito, a duração média do ciclo. Membros posterior esquerdo (PE), anterior esquerdo (AE), anterior direito (AD) e posterior direito (PD). Membro de referência (PE) em negrito. Diagramas baseados nas médias de Fcarga e Iapoio.

Fonte: O autor, 2017.

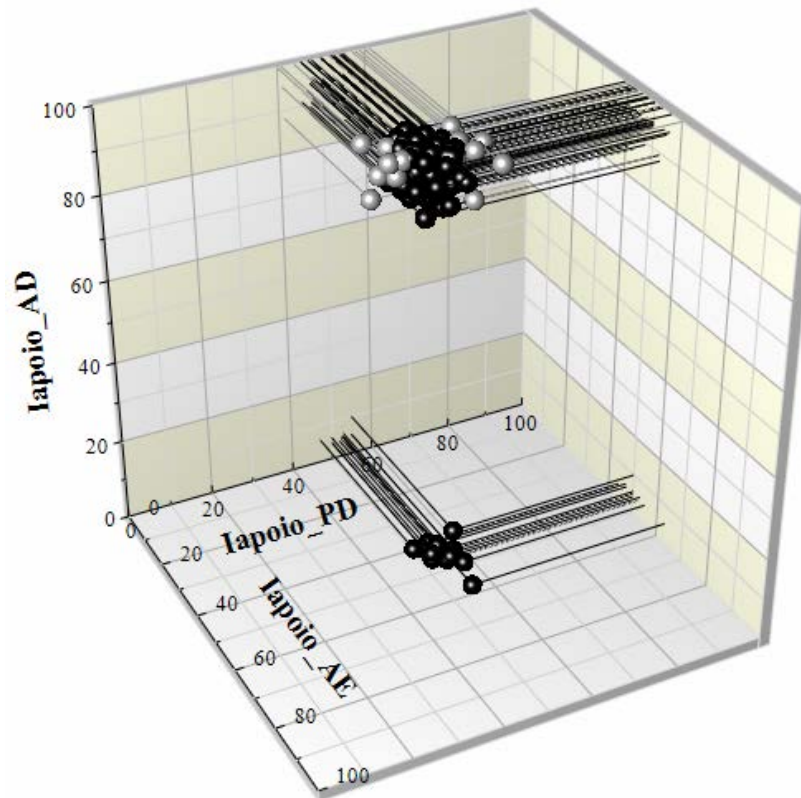
Figura 11 – Gráfico apresentando a frequência relativa de ciclos correspondentes a padrões simétricos e assimétricos (*sensu* Hildebrand, 1976)



Fonte: O autor, 2017.

A figura 12 relaciona os parâmetros Iapoio em um espaço 3D, permitindo, assim, a inspeção visual dos padrões de coordenação desempenhados por *Ctenomys talarum*. Iapoio_PD e Iapoio_AE variaram de maneira semelhante, com o primeiro ocorrendo entre 40 e 61,11 % da duração do ciclo, e o segundo entre 35,29 e 63,16 % da duração deste mesmo intervalo. Já Iapoio_AD teve ocorrências em ambos os extremos de seu respectivo eixo, variando de 0 a 10 % e de 85 a 100 % da duração do ciclo. Tomando a maneira como os dados se distribuem no gráfico, é razoável considerar que os animais estudados manifestaram trotes mesmo nos casos em que, por definição (*sensu* Hildebrand, 1976), os valores de Iapoio_PD determinariam padrões tipicamente assimétricos (*i.e.*, saltos e galopes).

Figura 12 – Gráfico apresentando os padrões de coordenação de *Ctenomys talarum*



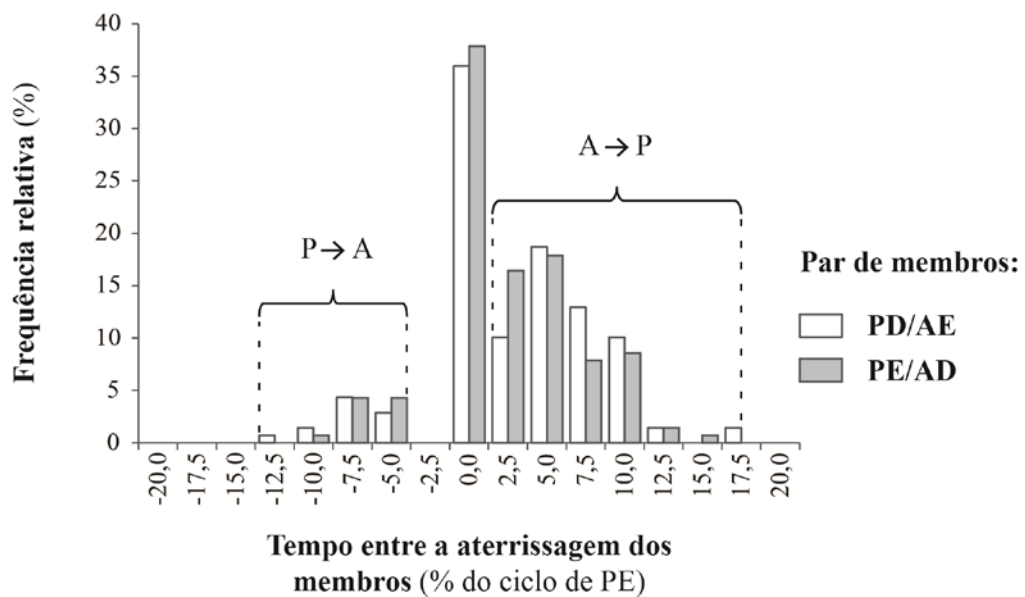
Legenda: Em preto, padrões simétricos; em cinza, padrões assimétricos.
Momento de aterrissagem (Iapoio) dos membros anterior direito (AD), anterior esquerdo (AE) e posterior direito (PD) medidos como percentual da duração do ciclo.

Fonte: O autor, 2017.

Na Figura 13, o intervalo entre a aterrissagem de membros diagonais caracteriza, em termos quantitativos, a coordenação estabelecida entre membros anteriores e posteriores. Esse tempo de atraso entre a aterrissagem de um membro e outro foi igual 0 % da duração do ciclo

em 35,97 e 37,86 % dos casos para PD/AE e PE/AD, respectivamente, indicando o apoio simultâneo dos membros anterior e posterior de cada par. A aterrissagem do membro anterior precedeu a do posterior em 54,68 e 52,86 % dos casos para PD/AE e PE/AD, respectivamente, com a quase totalidade desses (PD/AE = 94,74 % e PE/AD = 95,95 %) ocorrendo no intervalo entre 0 e 10 % da duração do ciclo. Por outro lado, o membro posterior tomou a frente no tempo em poucas ocasiões, somando apenas 8,63 e 9,29 % dos casos para PD/AE e PE/AD, nesta ordem. Da mesma forma, o intervalo entre 0 e 10 % da duração do ciclo compreendeu a quase totalidade dos casos para PD/AE (= 92,30 %) e a totalidade dos casos para PE/AD.

Figura 13 – Gráfico ilustrando a coordenação estabelecida entre os membros anteriores e os posteriores nos padrões desempenhados por *Ctenomys talarum*



Legenda: Quando o tempo entre a aterrissagem dos membros anterior (A) e posterior (P) de um par diagonal é igual a zero, ambos se encontram totalmente sincronizados; se esse tempo apresenta valores negativos, P precede A; e se os valores forem positivos, A precede P. Membros posterior esquerdo (PE), anterior esquerdo (AE), anterior direito (AD) e posterior direito (PD).

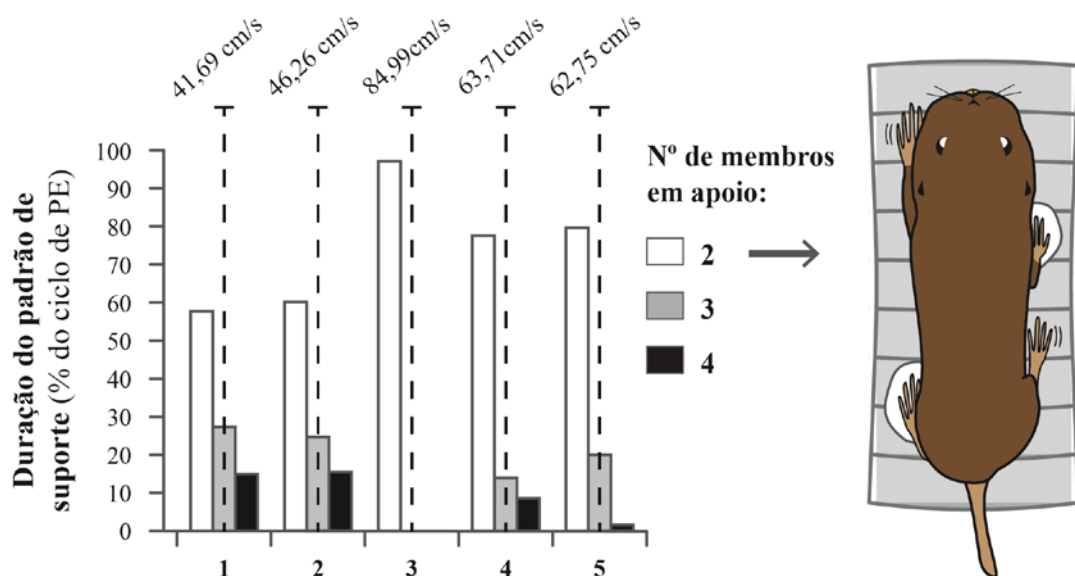
Fonte: O autor, 2017.

Os padrões observados foram desempenhados entre intervalos de 0,164 e 0,225 s. Nesse cenário, a fase de apoio variou entre 0,082 e 0,139 s para os membros anteriores, e entre 0,080 e 0,152 s para os posteriores, o que, em todos os casos, evidencia uma já esperada correlação negativa com a velocidade (Tabela 3). Como também esperado, a fase de suspensão pouco variou, apresentando médias entre 0,081 e 0,090 s para os membros anteriores, e entre 0,073 e 0,088 s para os posteriores. Visto sob outro ângulo, isso significa

que o apoio foi a única fase do ciclo locomotor a exercer alguma influência sobre a velocidade.

Este comportamento resultou em diferenças na extensão dos padrões de suporte observados (Figura 14). Tais diferenças se deveram ao adiantamento dos eventos de retirada da pata do substrato, que refletiu na redução da fase de apoio de cada membro e, conseqüentemente, no tempo de sobreposição entre estes intervalos. Nas velocidades mais baixas, ocorreram intervalos de apoio sobre dois, três e quatro membros, com o primeiro destes a uma proporção maior que os demais. Situação parecida foi observada em velocidades intermediárias, nas quais se notou uma diferença maior entre a duração do apoio bípede e a dos apoios tri- e tetrapodal. Por fim, o apoio sobre dois membros passou a representar a quase totalidade do ciclo na velocidade mais alta, não sendo mais observados os intervalos de apoio sobre três ou quatro membros.

Figura 14 – Padrões de suporte e velocidade de *Ctenomys talarum* na esteira rolante



Fonte: O autor, 2017.

A frequência média de ciclos variou entre 4,45 e 6,12 Hz, apresentando valores mínimo e máximo iguais a 4,00 e 6,67 Hz, respectivamente. Já o comprimento médio da passada esteve entre 8,2 e 14,2 cm, com mínimo e máximo de 7,5 e 16 cm, nesta ordem.

5 DISCUSSÃO

Ctenomys talarum se mostrou capaz de atingir velocidades superiores às máximas registradas em estudo anterior (0,75 m/s; Luna e Antinuchi, 2003), podendo ultrapassar a marca de 1,0 m/s em alguns ciclos isolados. A diferença entre estes resultados pode ser entendida a luz do delineamento experimental empregado em cada estudo. Luna e Antinuchi (2003) determinaram a velocidade máxima de *C. talarum* no interior de um túnel artificial. Neste ambiente simulado, os animais tinham liberdade para transitar de um lado a outro da maneira que preferissem. Já no presente estudo, os tuco-tucos foram submetidos ao exercício em esteira, modalidade na qual o animal tem sua locomoção incitada pelo plano em movimento. Assim, embora o resultado aqui discutido faça jus a performance de um único indivíduo, este foi encorajado a desenvolver o seu potencial locomotor, o que não se passou no estudo anterior.

Em todo caso, é provável que nenhuma dessas velocidades seja representativa do quanto *C. talarum* é capaz de desenvolver. A velocidade máxima tem sua importância concebida dentro de três contextos ecológicos distintos: predação, fuga de predadores e defesa de território (Irschick *et al.*, 2005). Com base nessa premissa, Husack e Fox (2006) analisaram o desempenho locomotor do lagarto-de-colar *Crotaphytus collaris* quanto a velocidade empregada nas três situações comentadas. Os autores observaram que *C. collaris* utiliza velocidades entre 60-80% de sua capacidade máxima sob estímulo de predação, o que corresponde a uma velocidade superior ao dobro da usada durante o forrageamento. Ainda, machos da espécie desempenharam taxas muito próximas de sua capacidade locomotora máxima ao afugentarem outros machos em defesa do território, sendo esta performance sugerida como um fator de seleção sexual na espécie (Husack e Fox, 2006). Nesse sentido, é esperado que *C. talarum* demonstre um padrão bastante similar ao de *C. collaris* na expressão de sua performance locomotora, tanto na condição de espécie presa quanto na defesa do próprio território. A este respeito, a literatura apresenta apenas um relato de possível predação de *C. talarum* no interior dos túneis, no qual se comenta a ocorrência de serpentes *Bothrops alternatus* em alguns acessos bloqueados (Luna e Antinuchi, 2003). Esse dado reforça o fato de que o túnel representa um ambiente relativamente seguro para os tuco-tucos, além do que sugere que outra estratégia comportamental, que não necessariamente a fuga em grandes velocidades, esteja envolvida na evitação de predadores no subsolo. Já o uso de velocidades máximas no encontro entre coespecíficos do mesmo sexo parece bastante razoável, sobretudo

entre os machos, tendo em vista o estilo de vida solitário e o comportamento territorial de *C. talarum* (Zenuto *et al.*, 2002). Em particular, os machos da população de Mar de Cobo estabelecem hierarquias de dominância pelo acesso às fêmeas, de modo que, no encontro entre um macho dominante e outro submisso, o segundo geralmente evade para garantir a sua sobrevivência (Zenuto *et al.*, 1999, 2002).

Além disso, diferenças de tamanho entre os indivíduos poderiam acarretar em uma performance locomotora diferenciada tanto entre machos e fêmeas quanto entre jovens e adultos. Nessa linha, Luna e Antinuchi (2003) não encontraram diferenças de velocidade entre machos e fêmeas no túnel artificial, o que poderia se explicar pelo fato de os animais não terem sido expostos a nenhum outro estímulo além da presença de alimento em uma câmara anexa. Já no presente estudo, os dados referentes às velocidades mais altas correspondem a performance locomotora do menor indivíduo da amostra (85 g). Essa diferença de tamanho poderia acarretar em diferenças de capacidade locomotora (velocidade máxima).

Em geral, se espera que indivíduos maiores e/ou mais desenvolvidos apresentem uma capacidade máxima de locomoção superior a de indivíduos menores e/ou mais jovens. Por outro lado, considerando a locomoção em um espaço estreito como o do túnel, é possível que a relação entre tamanho do corpo e velocidade opere de maneira inversa. Nesse sentido, apesar de *C. talarum* apresentar diferença de tamanho bastante evidente entre os sexos, foi demonstrado que o diâmetro do túnel não tem relação com o tamanho de seu habitante (Antinuchi e Busch, 1992). Isto se alinha ao fato de que os túneis são construídos priorizando a proteção do animal e não uma ótima performance. Já no caso de indivíduos jovens, estes decerto se locomovem em um espaço relativamente amplo enquanto residem na toca materna, condição que poderia lhes conferir maior mobilidade em comparação aos adultos.

Os jovens desta espécie constituem a classe de idade mais predada por aves de rapina (Vassallo *et al.*, 1994; Busch *et al.*, 2000; Baladrón *et al.*, 2009). Tal fato é atribuído à possível inexperiência desses indivíduos quanto ao desenvolvimento de estratégias comportamentais defensivas ou táticas antipredatórias (Baladrón *et al.*, 2009). Os jovens então se tornam alvos fáceis de predadores no momento em que abandonam a toca natal (~2 meses) para se estabelecerem em outro local. Diante do exposto, a história de vida de *C. talarum* suscita a seguinte pergunta: seria a velocidade máxima um fator determinante na sobrevivência dos tuco-tucos jovens?

Nessa linha, foi demonstrado que a sobrevivência dos filhotes do lagarto *C. collaris* depende inteiramente da velocidade máxima de corrida usada para alcançar um local seguro, desse modo sendo selecionados os indivíduos mais aptos (mais velozes) (Husack, 2006a).

Este cenário parece condizente com a situação vivida pelos jovens de *C. talarum* ao abandonarem a toca natal. Levando em conta o tamanho da prole desta espécie, é possível que adaptações para uma boa performance locomotora prevendo um rápido assentamento na população sejam determinantes na seleção dos jovens, como é o caso de do surgimento precoce de adaptações morfológicas e comportamentais para a construção de túneis complexos (Echeverría *et al.*, 2014, 2016).

Por outro lado, é importante destacar que tanto neste quanto em outros contextos a velocidade máxima pode não ser um fator determinante na sobrevivência dos indivíduos. Os adultos de *C. collaris* e de outra espécie de lagarto, *Sceloporus woodi*, mantêm uma distância segura do refúgio, ao mesmo tempo em que demonstram pouca tolerância à aproximação de possíveis predadores. Logo, esses animais não se apoiam em sua velocidade máxima para garantir a sobrevivência, preferindo evitar o gasto energético com a fuga em grandes velocidades (Husack, 2006b; Stiller e McBrayer, 2013). Esse parece ser o caso do porquinho-da-índia e de muitas outras espécies de mamíferos, conforme atestado por Trillmich e colaboradores (2003). Da mesma forma, os tuco-tucos mantêm uma distância segura da toca quando vão à superfície para forragear. Durante esta atividade, os animais permanecem em estado de vigília próximo a toca, para onde imediatamente regressam em marcha ré diante de uma situação de risco (Echeverría *et al.*, 2016). Ainda, foi observado em laboratório que, diante de estímulos que simulam a presença de um predador (odor de urina e de pêlo de gatos domésticos), *C. talarum* demonstra uma redução de sua atividade motora (Brachetta *et al.*, 2015). Esta resposta é coerente com a presença do animal na superfície, onde seus predadores costumam se orientar através da visão e um comportamento críptico poderia evitar sua detecção pelos mesmos.

A ocorrência de passadas assimétricas durante movimentos tipicamente simétricos já havia sido relatada no trote do porquinho-da-índia doméstico *Cavia porcellus* (Rocha-Barbosa *et al.*, 1996) e na locomoção de camundongos black (Herbin *et al.*, 2004; Lemieux *et al.*, 2016) em esteira rolante. A representatividade de ciclos com passadas assimétricas nesses estudos e na locomoção de *C. talarum* poderia ser interpretada como um artefato gerado pela esteira. Se por um lado a aplicação do exercício em esteira confere vantagem na aquisição de dados de um maior número de ciclos consecutivos, por outro, a interpretação de seus resultados demanda parcimônia quando se trata de inferir sobre a locomoção em um ambiente natural. Conforme já mencionado, a esteira em movimento impõe uma velocidade ao animal, que é levado para trás enquanto estabelece contato com a sua superfície móvel. Essa interação com a esteira acaba gerando conflito entre os “inputs” visual, vestibular e proprioceptivo do

animal, podendo causar alterações nas características da sua locomoção – mesmo em animais treinados (Herbin *et al.*, 2007). Entretanto, a ocorrência de assimetrias durante o deslocamento é um fenômeno natural na locomoção bípede dos humanos, refletindo diferenças naturais de função dos membros neste comportamento. Tais diferenças funcionais estariam relacionadas à contribuição de cada membro na propulsão e suporte (Sadeghi *et al.*, 2000). Em quadrúpedes esse comportamento não seria diferente, com a preferência entre um lado ou outro tornando-se mais evidente na utilização de padrões tipicamente assimétricos (saltos e galopes).

Estes, por sua vez, não foram observados. Padrões locomotores assimétricos são empregados em altas velocidades, de modo que sua não utilização poderia significar que o estímulo (*i.e.*, velocidade da esteira) não foi suficiente para desencadear esta resposta no animal. Entretanto, as velocidades mais altas se traduziram no desvio padrão mais elevado, sugerindo que a fêmea em questão talvez estivesse no limite de velocidade suportado pelo padrão locomotor desempenhado (trote). Nesse caso, é possível que a altura do espaço de confinamento da esteira tenha impossibilitado que os tuco-tucos desempenhassem os movimentos parassagitais da coluna típicos dos padrões assimétricos (Hildebrand, 1977; Rocha-Barbosa, 1997).

Ao analisarem a locomoção do roedor subterrâneo *Spalax ehrenbergi* (rato toupeira) no interior de um tubo transparente, Eilan e Shefer (1992) identificaram a ocorrência de movimentos simétricos (sequência lateral e diagonal) e assimétricos (galope transversal e rotatório). Entretanto, a interpretação dos autores parece bastante controversa, sobretudo no tocante à ocorrência de movimentos assimétricos em um espaço limitado como o do túnel. Tendo em vista que a fase relativa dos membros não foi considerada na identificação dos padrões locomotores desses animais, grande parte, se não a totalidade dos padrões assinalados poderia corresponder ao trote. Essa hipótese ganha força quando consideramos que o apoio simultâneo de membros diagonais constitui um evento raro, mesmo em animais treinados para executar um trote preciso (Biknevicius e Audrone, 2006). Trotes podem apresentar uma sucessão de passadas compatível com a sequência lateral ou com o galope transversal dependendo de qual membro alcança o substrato primeiro – anterior ou posterior, respectivamente. Nesse contexto, os possíveis padrões assimétricos de *S. ehrenbergi* foram representados exclusivamente por galopes transversos, enquanto o padrão simétrico mais frequente na locomoção progressiva foi a sequência lateral (Eilan e Shefer, 1992). Este fenômeno também foi observado no presente estudo, embora os trotes dos tuco-tucos tenham sido marcados por uma preferência pela sequência lateral. Um estudo recente com ratazanas

comuns (*Rattus norvegicus*) demonstrou que essa variação, aparentemente típica de pequenos mamíferos, não ocorre de maneira aleatória, podendo inclusive ser predita. Durante o trote, esses animais frequentemente alternavam a sequência de aterrissagem das patas diagonais no substrato, desse modo acelerando e desacelerando o movimento entre um passo e outro, ao mesmo tempo em que mantinham uma velocidade média estável (Schmidt & Biknevicius, 2014). Da mesma forma, a cada andamento os ratos toupeira regularmente alternavam entre diferentes sequências de passadas (Eilan e Shefer, 1992), sugerindo um padrão similar ao observado em ratazanas, podendo este ser o caso do tuco-tuco e de muitas outras espécies de pequenos mamíferos que se locomovem de maneira intermitente.

O uso do trote em diferentes faixas de velocidade sugere que este movimento seja empregado em diferentes contextos na vida de *C. talarum*. Durante o trote, a linha imaginária que liga os membros diagonais em apoio passa rente ao centro de massa do corpo do animal, de modo que este padrão de suporte confere estabilidade ao movimento (Cartmill *et al.*, 2002). Além disso, foi demonstrado em um estudo recente que estes movimentos podem ser mantidos por mais ciclos consecutivos do que outros (Lemieux *et al.*, 2016). No presente estudo, os trotes foram interpretados através de uma abordagem mais simplista, tendo em vista que algumas classes de movimento tradicionalmente reconhecidas na literatura (Hildebrand, 1976; Cartmill *et al.*, 2002) carregam ambiguidade em suas definições (Biknevicius e Audrone, 2006). Dessa maneira, tipos intermediários como a sequência lateral-diagonal, que corresponderia justamente a um trote menos sincronizado, foram descartados. Movimentos como estes estão geralmente associados às velocidades mais lentas, sendo, portanto, denominados “marchas”. Entretanto, não foi observada relação entre o sincronismo de membros diagonais e a velocidade.

A diferença entre a contribuição da frequência de ciclos e do comprimento da passada para o aumento da velocidade é uma questão crucial na distinção entre padrões simétricos e assimétricos, podendo, inclusive, ser um dos principais mecanismos envolvidos na transição entre um padrão e outro (Maes *et al.*, 2008). Nesse contexto, mamíferos geralmente aumentam tanto a frequência quanto o comprimento da passada enquanto aceleram através de padrões simétricos. Por outro lado, quando transitam para o uso de padrões assimétricos, o aumento da velocidade passa a depender principalmente do comprimento da passada, com a frequência se mantendo mais ou menos constante (Heglund *et al.*, 1974 *apud* Alexander, 2003). Em pequenos mamíferos, o papel da frequência no aumento da velocidade é ainda maior, o que implica em um maior gasto energético para a ciclagem dos membros (Biknevicius *et al.*, 2013). No presente estudo, as correlações entre velocidade e frequência e

velocidade e comprimento da passada retratam o padrão diferente do esperado em movimentos tipicamente simétricos. Por outro lado, um estudo comparando a locomoção de camundongos na esteira e em um plano estático revelou que, quando os animais estão devidamente familiarizados com o aparato, diferentes conflitos no sistema sensorial induzidos pela esteira acarretam em (i) aumento na frequência de ciclos e (ii) uma redução do comprimento da passada (Herbin *et al.*, 2007). Ainda, os autores deste mesmo estudo também sugerem uma resposta inversa quando o indivíduo não está familiarizado com o aparato ou mesmo quando este não é grande o suficiente para comportar o animal. Nesse caso, o estresse gerado resulta no desenvolvimento de passadas mais largas, o que pode ter acontecido com as fêmeas utilizadas no presente estudo devido ao comprimento da esteira.

Ainda assim, *C. talarum* respondeu de maneira similar a *C. porcellus* nos parâmetros de apoio e suspensão de cada par de membros, revelando a manutenção do estado de suspensão e a redução do estado de apoio em velocidades crescentes (Rocha-Barbosa, 2005). Análises dos parâmetros temporais da locomoção de cães pastores-belga permitiram elucidar o papel do apoio e da suspensão na transição entre padrões locomotores simétricos e assimétricos. Nesse contexto, a duração do apoio estaria envolvida no controle mecânico da locomoção, em que o membro deve equilibrar a troca de forças com o substrato. Nessa situação, a dinâmica do corpo em movimento restringe a ação do membro que, conseqüentemente, tem sua habilidade de responder reduzida. Ao mesmo tempo, um feedback sensorial informa aos centros geradores de padrões motores da medula sobre a carga suportada pelo membro e sua posição (Maes e Abourachid, 2013). Este parâmetro, portanto, estaria mais envolvido com mudanças na velocidade, aumentando a estabilidade durante uma locomoção mais lenta (Cartmill *et al.*, 2002) ou garantindo a dinâmica do movimento em alta velocidade - por exemplo, promovendo a ocorrência de fases aéreas. A suspensão, por sua vez, se relaciona com mudanças de um padrão locomotor para outro por meio de modificações pontuais em sua duração. Nesse caso, o membro, livre de restrições mecânicas, pode ajustar o seu movimento de acordo com a situação (Maes e Abourachid, 2013). Os dados do presente estudo correspondem a locomoção em velocidades estáveis, nas quais os tuco-tucos mantiveram o mesmo padrão de movimento no decorrer das séries locomotoras analisadas. Dessa forma, alterações na duração da fase de suspensão não seriam previstas. Por outro lado, resultados de outros estudos divergem desta narrativa. Herbin e colaboradores (2004) observaram redução da fase de suspensão na locomoção de camundongos black durante a aceleração, atribuindo a este fenômeno uma contribuição significativa para o aumento da velocidade. De maneira inversa, a literatura relata aumento da duração da

suspensão durante o galope de cães pastores em altas velocidades, o que estaria relacionado a um aumento da duração das fases aéreas (Maes *et al.*, 2008). No caso dos tuco-tucos, os animais muito provavelmente estariam impossibilitados de adotar uma estratégia como esta. Apesar disso, foram observadas pequenas fases aéreas em alguns ciclos, sugerindo que esses animais talvez não tenham seus movimentos tão limitados quanto se imagina no interior dos túneis.

CONCLUSÃO

A literatura carece de dados sobre a locomoção de roedores subterrâneos, sendo este o primeiro estudo a abordar o comportamento e o desempenho locomotor de um roedor ctenomídeo. Os resultados aqui apresentados demonstram que *Ctenomys talarum* tem seu potencial locomotor subestimado, talvez pelo consenso de que, como outros roedores subterrâneos, possui pouca mobilidade em seu habitat (Busch *et al.*, 2000). Nesse contexto, possíveis diferenças entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos são questões que merecem atenção. Por outro lado, *C. talarum* conserva características locomotoras típicas de espécies de pequenos mamíferos que habitam a superfície. Isso provavelmente ocorre porque, embora apresentem um modo de vida predominantemente subterrâneo, os ctenomídeos também dependem do ambiente de superfície para sobreviverem. Tendo em vista essas considerações, futuros estudos devem concentrar esforços no entendimento do papel da performance locomotora no “*fitness*” desses animais, para tal levando em consideração fatores como a ecologia e história de vida da espécie estudada.

REFERÊNCIAS

- ABOURACHID, A. 2003. A new way of analysing symmetrical and asymmetrical gaits in quadrupeds. *Comptes Rendus Biologies*, 326(7): 625-630;
- ALEXANDER, R. M.; JAYES, A. S. 1983. A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *Journal of Zoology* (London), 201: 135-152;
- ALEXANDER, R. M. 1984. The gaits of bipedal and quadrupedal animals. *The International Journal of Robotics Research*, 3: 49-59;
- ALEXANDER, R. M. Walking, running, and hopping. In: Alexander, R. M. (a.). *Principles of animal locomotion*. New Jersey: Princeton University Press, 2003. p 103-145;
- ALVAREZ, A. I.; DÍAZ, A. O.; LONGO, M. V.; BECERRA, F.; VASSALLO, A. I. 2012. Histochemical and morphometric analyses of the musculature of the forelimb of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Octodontoidea). *Journal of Veterinary Medicine*, 1-9;
- ANTINUCHI, C. D.; BUSCH, C. 1992. Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 57: 163-168;
- BALADRÓN, A. V.; MALIZIA, A. I.; BÓ, M. S. 2009. Predation upon the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tucos) by *Buteo polyosoma* (red-backed hawks) in coastal grassland of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 44(2): 61-65;
- BIKNEVICIUS, A. R.; REILLY, S. M. 2006. Correlation of symmetrical gaits and whole body mechanics - debunking myths in locomotor biodynamics. *Journal of Experimental Zoology A*, 305(11): 923-934;
- BIKNEVICIUS, A. R.; REILLY, S. M.; MCELROY, E. J.; BENNET, M. B. 2013. Symmetrical gaits and center of mass mechanics in small-bodied, primitive mammals. *Zoology*, 116: 67-74;
- BRACHETTA, V.; SCHLEICH, C. E.; ZENUTO, R. R. 2014. Effects of acute and chronic exposure to predatory cues on spatial learning capabilities in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Ethology*, 120(6): 563-576;
- BRACHETTA, V.; SCHLEICH, C. E.; ZENUTO, R. R. 2015. Short-term anxiety response of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* to odors from a predator. *Physiology and Behavior*, 151, 596-603;
- BRACHETTA, V.; SCHLEICH, C. E.; ZENUTO, R. R. 2016. Source odor, intensity, and exposure pattern affect antipredatory responses in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Ethology*, 122: 1-14;
- BUSCH, C.; MALIZIA, A. I.; SCAGLIA, O. A.; REIG, O. A. 1989. Spatial distribution and attributes of a population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 70: 204-208;

- BUSCH, C.; ANTINUCHI, C. D.; VALLE, J. C.; KITTLEIN, M. J.; MALIZIA, A. I.; VASSALLO, A. I. & ZENUTO, R. R. Population Ecology of Subterranean Rodents. In: LACEY, E. A.; PATTON, J. L.; CAMERON, G. N. (Eds.). *Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 183-218;
- CARTMILL, M.; LEMELIN, P.; SCHMITT, D. 2002. Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zoological Journal of Linnean Society*, 136: 401-420;
- COMPARATORE, V. M.; MACEIRA, N. O.; BUSCH, C. 1995. Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent population in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 197-206;
- CUTRERA, A. P.; ANTINUCHI, C. D.; MORA, M. S.; VASSALLO, A. I. 2006. Home-range and activity patterns of the south american subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Journal of Mammalogy*, 87(6): 1183-1191;
- ECHEVERRÍA, A. I.; BECERRA, F.; VASSALLO, A. I. 2014. Postnatal ontogeny of limb proportions and functional indices in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Journal of Morphology*, 0: 1-12;
- ECHEVERRÍA, A. I.; BIONDI, L. M.; BECERRA, F.; VASSALLO, A. I. 2016. Postnatal development of subterranean habits in tuco-tucos *Ctenomys talarum* (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). *Journal of Ethology*, 34: 107-118;
- EILAN, M. D.; SHEFER, G. 1992. Reversal of interleg coupling in backward locomotion implies a prime role of the direction of locomotion. *The Journal of Experimental Biology* (173): 155-163;
- EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. 1992. Rodentia. In: *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*. The University of Chicago Press, Chgo, 362-403;
- GARLAND, T. 1983. The relationship between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *Journal of Zoology* (London), 199: 157-170;
- GAZIT, I.; SHANAS, U.; TERKEL, J. 1996. First successful breeding of the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in captivity. *Israel Journal of Zoology*, 42: 3-13;
- GAZIT, I.; TERKEL, J. 1998. Chronological development of behavior in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *International Journal of Comparative Psychology*, 11: 1-16;
- GAZIT, I.; TERKEL, J. 2000. Reproductive behavior of the blind mole-rat (*Spalax ehrenbergi*) in a seminatural burrow system. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 570-577;
- GRILLNER, S.; CANGIANO, L.; HU, G.-Y.; THOMPSON, R.; HILL, R.; WALLÉN, P. 2000. The intrinsic function of a motor system – from ion channels to networks and behavior. *Brain Research*, 886: 224-236;
- HEGLUND, N.C.; TAYLOR, C.R.; MCMAHON, T. A. 1974. Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science*, 186: 1112-1113;

- HERBIN, M.; GASC, J.-P.; RENOUS, S. 2004. Symmetrical and asymmetrical gaits in the mouse: patterns to increase velocity. *Journal of Comparative Physiology A*, 190: 895-906;
- HERBIN, M.; HACKERT, R.; GASC, J.-P.; RENOUS, S. 2007. Gait parameters of treadmill *versus* overground locomotion in mouse. *Behavioural Brain Research*, 181: 173-179;
- HILDEBRAND, M. 1976. Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits. In: HERMAN, R. M.; GRILLNER, S.; STEIN, P. S. G. & STUART, D. G (eds). *Advances in Behavioral Biology*, Plenum Press, 18: 203-236;
- HILDEBRAND, M. 1977. Analysis of asymmetrical gaits. *Journal of Mammalogy*, 58(2): 131-156;
- HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. E. Análise da estrutura dos vertebrados. São Paulo: Atheneu, 2006. 638 p.
- HUSACK, J. F. 2006a. Does speed help you survive? A test with collared lizards of different ages. *Functional Ecology*, 20(1): 174-179;
- HUSACK, J. F. 2006b. Does survival depend on how fast you *can* run or how fast you *do* run? *Functional Ecology*, 20(6): 1080-1086;
- HUSAK, J. F.; FOX, S. F. 2006. Field use of maximal sprint speed by collared lizards (*Crotaphytus collaris*): compensation and sexual selection. *Evolution*, 60(9): 1888-1895;
- IJSPEERT, A. J. Vertebrate locomotion. In: ARBIB, M. (ed.). *The handbook of brain theory and neural networks*. 2^o ed. Massachusetts, MIT Press, 2002. 6 p.;
- IRSCHICK, D. J.; HERREL, A.; VANHOODYDONCK, B.; HUYGHE, K.; VAN DAMME, R. 2005. *Evolution*, 59(7): 1579-1587;
- KAR, D. C.; ISSAC, K. K.; JAYARAJAN, K. 2003. Gaits and energetics in terrestrial locomotion. *Mechanism and Machine Theory*, 38: 355-366;
- KREGEL, K. C. 2006. Exercise protocols using rats and mice. In: *Resource book for the design of animal exercise protocols*. 137 p.;
- LACEY, E. A. 2000. The spatial and social systems of subterranean rodents. In: LACEY, E. A.; PATTON, J. L.; CAMERON, G. N. (eds). *Life underground: the biology of subterranean rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. 257-296;
- LEHMANN, W. H. 1963. The forelimb architecture of some fossorial rodents. *Journal of Morphology*, 113: 59-76;
- LESSA, E. P.; VASSALLO, A. I.; VERZI, D. H.; MORA, M. S. 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of Linnean Society*, 95: 267-283;
- LEMIEUX, M.; JOSSET, N.; ROUSSEL, M.; COURAUD, S.; BRETZNER, F. 2016. Speed-dependent modulation of the locomotor behavior in adult mice reveals attractor and transitional gaits. *Frontiers in Neuroscience*, 10: 1-16;

- LUNA, L.; ANTINUCHI, D.; BUSCH, C. 2002. Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas em condiciones seminaturales em *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 39-46;
- LUNA, F.; ANTINUCHI, C. D. 2003. Daily movements and maximum speed in *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) in artificial enclosures. *Journal of Mammalogy*, 84(1): 272-277;
- MAES, L. D.; HERBIN, M.; HACKERT, H.; BELS, V. L.; ABOURACHID, A. 2008. Steady locomotion in dogs: temporal and associated spatial coordination patterns and the effect of speed. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 138-149;
- MAES, L.; ABOURACHID, A. 2013. Gait transitions and modular organization of mammal locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, 216: 2257-2265;
- MALIZIA, A. I.; ZENUTO, R. R.; BUSCH, C. 1995. Demographic and reproductive attributes of dispersers in two population of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 732-738;
- MALIZIA, A. I.; BUSCH, C. 1997. Breeding biology of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of the Zoological Society of London*, 242: 463-471;
- MALIZIA, A. I. 1998. Population dynamics of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of the Zoological Society of London*, 244: 545-551;
- NEVO, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 269 – 308;
- REIG, O. A.; BUSCH, C.; ORTELLS, M. O.; CONTRERAS, J. R. 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. *Progress in Clinical Biological Research*, 335: 71-96;
- RENOUS, S.; HERBIN, M.; GASC, J.-P. 2004. Contribution to analysis of gaits: practical elements to complement the Hildebrand method. *Comptes Rendus Biologies*, 327(2): 99-103;
- ROCHA-BARBOSA, O.; RENOUS, S.; GASC, J.-P. 1996. Comparison of the fore and hind limbs kinematics in the symmetrical and asymmetrical gaits of a caviomorph rodent, the domestic guinea pig, *Cavia porcellus* (Linné, 1758) (Rodentia, Caviidae). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 17(4): 149-165;
- ROCHA-BARBOSA, O. Analyse morpho-fonctionnelle des convergences de l'appareil locomoteur de grands rongeurs Caviomorphes d'Amérique du Sud et des petits Artiodactyles d'Afrique et d'Asie. 1997. 237 f. Tese (Doutorado em Zoologie). Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris. 1997;
- ROCHA-BARBOSA, O.; LOGUERCIO, M. F. C.; RENOUS, S.; GASC, J.-P. 2005. Limb joints kinematics and their relation to increasing speed in the guinea-pig, *Cavia porcellus* (Mammalia: Rodentia). *Journal of Zoology*, 266: 293-305;

- SADEGHI, H.; ALLARD, P.; PRINCE, F.; LABELLE, H. 2000. Symmetry and limb dominance in able-bodied gait: a review. *Gait and Posture*, 12: 34-45;
- SCHMIDT, A.; BIKNEVICIUS, A. R. 2014. Structured variability of steady-speed locomotion in rats. *The Journal of Experimental Biology*, 217: 1402-1406;
- SHANAS, U.; HETH, G.; NEVO, E.; SHALGI, R.; TERKEL, J. 1995. Reproductive behavior in the female blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Journal of Zoology*, 237(2): 195-210;
- STEIN, B. R.; CASINOS, A. 1997. What is a cursorial mammal? *Journal of Zoology* (London), 242: 185-192;
- STEIN, B. R. Morphology of subterranean rodents. In: LACEY, E. A.; PATTON, J. L.; CAMERON, G. N. (Eds.). *Life underground: the biology of subterranean mammals*. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 19-61;
- STILLER, R. B.; MCBRAYER, L. D. 2013. The ontogeny of escape behavior, locomotor performance, and the hind limb in *Sceloporus woodi*. *Zoology*, 116(3): 175-181;
- TRILLMICH, F.; BIENECK, M.; GEISSLER, E.; BISCHOF, H.-J. 2003. Ontogeny of running performance in the wild guinea pig (*Cavia aperea*). *Mammalian Biology*, 68: 214-223;
- VASSALLO, A. I.; KITTLEIN, M. J.; BUSCH, C. 1994. Owl predation in two sympatric species of tuco-tuco (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 75:725-732.
- VASSALLO, A. I. 1998. Functional morphology, comparative behavior, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology* (London), 244: 415-427;
- VASSALLO, A. I. 2006. Acquisition of subterranean habits in tuco-tucos (Rodentia, Caviomorpha, *Ctenomys talarum*): role of social transmission. *Journal of Mammalogy*, 87(5): 939-943;
- ZENUTO, R. R.; MALIZIA, A. I.; BUSCH, C. 1999. Sexual size dimorphism, testes size and mating system in two populations of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Natural History*, 33(2): 305-314;
- ZENUTO, R. R.; VASSALLO, A. I.; BUSCH, C. 2001. A method for studying social and reproductive behavior of subterranean rodents in captivity. *Acta Theriologica*, 46(2): 161-170;
- ZENUTO, R. R.; VASSALLO, A. I.; BUSCH, C. 2002. Comportamiento social y reproductivo del roedor solitario *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) en condiciones de semicautiverio. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 165-177.

APÊNDICE A – Pesos e medidas corporais dos exemplares de *Ctenomys talarum* capturados no vilarejo de Mar de Cobo, região costeira da província de Buenos Aires, Argentina (Abril de 2013)

ID / Sexo	Massa (g)	CT (cm)	Cs/c (cm)	AT (mm)	As/u (mm)	PT (mm)	Ps/u (mm)
#1 ♀	110	204	154	24,200	17,990	28,205	25,675
#2 ♀	110	214	162	21,790	15,760	29,375	27,170
#3 ♀	85	203	143	20,445	15,170	27,810	26,160
#4 ♀	125	218	171	24,115	16,900	27,310	24,460
#5 ♀	115	219	162	22,845	15,720	26,820	24,510
#6 ♂	170	246	186	26,970	18,650	33,980	31,240
#7 ♂	165	243	188	25,500	16,810	31,570	29,360

Legenda: Identificação do animal capturado (ID); comprimento total do corpo (CT); comprimento do corpo sem a cauda (Cs/c); comprimento total da pata dianteira (AT); comprimento da pata dianteira sem a unha (As/u); comprimento total da pata traseira (PT); comprimento da pata traseira sem a unha (Ps/u).

Fonte: O autor, 2017.

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (continua)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		Quadro inicial	Quadro final
1.01	CIMG2283 (TC1)	60	135
1.02	CIMG2283 (TC1)	135	207
1.03	CIMG2283 (TC1)	207	282
1.04	CIMG2283 (TC1)	282	351
1.05	CIMG2283 (TC1)	351	420
1.06	CIMG2283 (TC1)	420	495
1.07	CIMG2283 (TC1)	495	573
1.08	CIMG2283 (TC1)	573	645
1.09	CIMG2283 (TC1)	4522	4597
1.10	CIMG2283 (TC1)	4597	4669
1.11	CIMG2283 (TC1)	4669	4738
1.12	CIMG2283 (TC1)	4738	4813
1.13	CIMG2283 (TC1)	5164	5233
1.14	CIMG2283 (TC1)	5233	5305
1.15	CIMG2283 (TC1)	5305	5371
1.16	CIMG2283 (TC1)	5371	5440
1.17	CIMG2283 (TC1)	5440	5512
1.18	CIMG2283 (TC1)	5512	5575
1.19	CIMG2283 (TC1)	5575	5641
1.20	CIMG2283 (TC1)	5641	5710
1.21	CIMG2283 (TC1)	14785	14848
1.22	CIMG2283 (TC1)	14848	14911
1.23	CIMG2283 (TC1)	14911	14974
1.24	CIMG2283 (TC1)	14974	15040
1.25	CIMG2283 (TC1)	15040	15103
1.26	CIMG2283 (TC1)	15103	15166
1.27	CIMG2283 (TC1)	15166	15232
1.28	CIMG2283 (TC1)	15232	15295
1.29	CIMG2283 (TC1)	15295	15358
1.30	CIMG2283 (TC1)	15358	15424
1.31	CIMG2283 (TC1)	15424	15490
1.32	CIMG2283 (TC1)	15490	15553
1.33	CIMG2283 (TC1)	15553	15619
1.34	CIMG2283 (TC1)	15619	15688

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (continuação)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		Quadro inicial	Quadro final
1.35	CIMG2283 (TC1)	15688	15751
1.36	CIMG2283 (TC1)	15751	15823
1.37	CIMG2283 (TC1)	15823	15889
1.38	CIMG2283 (TC1)	15889	15955
1.39	CIMG2283 (TC1)	15955	16018
1.40	CIMG2283 (TC1)	16018	16081
2.01	CIMG2277 (TC4)	2140	2218
2.02	CIMG2277 (TC4)	2218	2293
2.03	CIMG2277 (TC4)	2293	2374
2.04	CIMG2277 (TC4)	2374	2446
2.05	CIMG2277 (TC4)	2446	2518
2.06	CIMG2277 (TC4)	2518	2590
2.07	CIMG2277 (TC4)	2590	2659
2.08	CIMG2277 (TC4)	2659	2725
2.09	CIMG2277 (TC4)	2725	2794
2.10	CIMG2277 (TC4)	2794	2860
2.11	CIMG2277 (TC4)	2860	2923
2.12	CIMG2277 (TC4)	2923	2989
2.13	CIMG2277 (TC4)	2989	3055
2.14	CIMG2277 (TC4)	3055	3118
2.15	CIMG2277 (TC4)	3118	3187
2.16	CIMG2277 (TC4)	3187	3256
2.17	CIMG2277 (TC4)	3256	3319
2.18	CIMG2277 (TC4)	3319	3388
2.19	CIMG2277 (TC4)	3388	3451
2.20	CIMG2277 (TC4)	3451	3514
2.21	CIMG2277 (TC4)	3514	3580
2.22	CIMG2277 (TC4)	3580	3646
2.23	CIMG2277 (TC4)	3646	3715
2.24	CIMG2277 (TC4)	3715	3784
2.25	CIMG2277 (TC4)	3784	3850
2.26	CIMG2277 (TC4)	3850	3919
2.27	CIMG2277 (TC4)	3919	3988
2.28	CIMG2277 (TC4)	3988	4054
2.29	CIMG2277 (TC4)	4054	4120

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (continuação)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		Quadro inicial	Quadro final
2.30	CIMG2277 (TC4)	4120	4192
2.31	CIMG2277 (TC4)	4192	4258
2.32	CIMG2277 (TC4)	4258	4333
2.33	CIMG2277 (TC4)	4333	4399
2.34	CIMG2277 (TC4)	4399	4468
2.35	CIMG2277 (TC4)	4468	4537
2.36	CIMG2277 (TC4)	4537	4603
2.37	CIMG2277 (TC4)	4603	4672
2.38	CIMG2277 (TC4)	4672	4741
2.39	CIMG2277 (TC4)	4741	4807
2.40	CIMG2277 (TC4)	4807	4876
3.01	CIMG2271 (TC5)	21899	21950
3.02	CIMG2271 (TC5)	21950	21998
3.03	CIMG2271 (TC5)	21998	22052
3.04	CIMG2271 (TC5)	22052	22103
3.05	CIMG2271 (TC5)	22103	22151
3.06	CIMG2271 (TC5)	22151	22202
3.07	CIMG2271 (TC5)	22202	22256
3.08	CIMG2271 (TC5)	22256	22301
3.09	CIMG2271 (TC5)	22649	22700
3.10	CIMG2271 (TC5)	22700	22751
3.11	CIMG2271 (TC5)	22751	22799
3.12	CIMG2271 (TC5)	22799	22850
3.13	CIMG2271 (TC5)	22850	22898
3.14	CIMG2271 (TC5)	22898	22946
3.15	CIMG2271 (TC5)	22946	22997
3.16	CIMG2271 (TC5)	22997	23045
3.17	CIMG2271 (TC5)	23045	23096
3.18	CIMG2271 (TC5)	23096	23144
3.19	CIMG2271 (TC5)	23144	23195
3.20	CIMG2271 (TC5)	23195	23243
3.21	CIMG2271 (TC5)	23243	23291
3.22	CIMG2271 (TC5)	23291	23342
3.23	CIMG2271 (TC5)	23342	23393
3.24	CIMG2271 (TC5)	23393	23438

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (continuação)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		<u>Quadro inicial</u>	<u>Quadro final</u>
3.25	CIMG2271 (TC5)	23438	23492
3.26	CIMG2271 (TC5)	23492	23540
3.27	CIMG2271 (TC5)	23540	23588
3.28	CIMG2271 (TC5)	23588	23636
3.29	CIMG2271 (TC5)	23636	23687
3.30	CIMG2271 (TC5)	23687	23732
3.31	CIMG2271 (TC5)	23732	23780
3.32	CIMG2271 (TC5)	23780	23831
3.33	CIMG2271 (TC5)	23831	23879
3.34	CIMG2271 (TC5)	23879	23930
3.35	CIMG2271 (TC5)	23930	23978
3.36	CIMG2271 (TC5)	23978	24029
3.37	CIMG2271 (TC5)	25256	25307
3.38	CIMG2271 (TC5)	25307	25355
3.39	CIMG2271 (TC5)	25355	25406
3.40	CIMG2271 (TC5)	25406	25457
4.01	CIMG2288 (TC6)	9796	9850
4.02	CIMG2288 (TC6)	9850	9904
4.03	CIMG2288 (TC6)	9904	9958
4.04	CIMG2288 (TC6)	9958	10015
4.05	CIMG2288 (TC6)	10015	10075
4.06	CIMG2288 (TC6)	10075	10132
4.07	CIMG2288 (TC6)	10132	10189
4.08	CIMG2288 (TC6)	10189	10249
4.09	CIMG2288 (TC6)	10249	10303
4.10	CIMG2288 (TC6)	10303	10360
4.11	CIMG2288 (TC6)	10360	10417
4.12	CIMG2288 (TC6)	10417	10471
4.13	CIMG2288 (TC6)	10471	10531
4.14	CIMG2288 (TC6)	10531	10591
4.15	CIMG2288 (TC6)	10591	10645
4.16	CIMG2288 (TC6)	10645	10702
4.17	CIMG2288 (TC6)	10702	10759
4.18	CIMG2288 (TC6)	10759	10810

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (continuação)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		Quadro inicial	Quadro final
4.19	CIMG2288 (TC6)	10810	10870
4.20	CIMG2288 (TC6)	10870	10927
4.21	CIMG2288 (TC6)	11041	11095
4.22	CIMG2288 (TC6)	11095	11152
4.23	CIMG2288 (TC6)	11152	11206
4.24	CIMG2288 (TC6)	11206	11266
4.25	CIMG2288 (TC6)	11266	11329
4.26	CIMG2288 (TC6)	11329	11386
4.27	CIMG2288 (TC6)	11386	11443
4.28	CIMG2288 (TC6)	11443	11500
4.29	CIMG2288 (TC6)	11500	11560
4.30	CIMG2288 (TC6)	11560	11617
4.31	CIMG2288 (TC6)	11617	11680
4.32	CIMG2288 (TC6)	11680	11737
4.33	CIMG2288 (TC6)	11737	11797
4.34	CIMG2288 (TC6)	11797	11851
4.35	CIMG2288 (TC6)	11851	11899
4.36	CIMG2288 (TC6)	11899	11959
4.37	CIMG2288 (TC6)	11959	12019
4.38	CIMG2288 (TC6)	12019	12073
4.39	CIMG2288 (TC6)	12073	12130
4.40	CIMG2288 (TC6)	12130	12187
5.01	CIMG2306 (TC7)	3301	3358
5.02	CIMG2306 (TC7)	3358	3421
5.03	CIMG2306 (TC7)	3421	3481
5.04	CIMG2306 (TC7)	3481	3538
5.05	CIMG2306 (TC7)	3538	3598
5.06	CIMG2306 (TC7)	3598	3658
5.07	CIMG2306 (TC7)	3658	3709
5.08	CIMG2306 (TC7)	3709	3766
5.09	CIMG2306 (TC7)	3766	3820
5.10	CIMG2306 (TC7)	3820	3877
5.11	CIMG2306 (TC7)	3877	3934
5.12	CIMG2306 (TC7)	3934	3988
5.13	CIMG2306 (TC7)	3988	4039

APÊNDICE B – Quadro com a referência para os 200 ciclos considerados inicialmente para o estudo da locomoção de *Ctenomys talarum* (conclusão)

ID do ciclo	ID do arquivo de vídeo (.mov)	Referência no vídeo	
		Quadro inicial	Quadro final
5.14	CIMG2306 (TC7)	4039	4099
5.15	CIMG2306 (TC7)	4099	4153
5.16	CIMG2306 (TC7)	4153	4207
5.17	CIMG2306 (TC7)	4207	4264
5.18	CIMG2306 (TC7)	4264	4318
5.19	CIMG2306 (TC7)	14074	14131
5.20	CIMG2306 (TC7)	14131	14194
5.21	CIMG2306 (TC7)	14194	14251
5.22	CIMG2306 (TC7)	14251	14305
5.23	CIMG2306 (TC7)	14305	14368
5.24	CIMG2306 (TC7)	14368	14425
5.25	CIMG2306 (TC7)	14425	14482
5.26	CIMG2306 (TC7)	14482	14545
5.27	CIMG2306 (TC7)	14545	14602
5.28	CIMG2306 (TC7)	14602	14659
5.29	CIMG2306 (TC7)	14659	14716
5.30	CIMG2306 (TC7)	15109	15163
5.31	CIMG2306 (TC7)	15163	15214
5.32	CIMG2306 (TC7)	15214	15271
5.33	CIMG2306 (TC7)	15271	15325
5.34	CIMG2306 (TC7)	15325	15382
5.35	CIMG2306 (TC7)	15382	15436
5.36	CIMG2306 (TC7)	15436	15493
5.37	CIMG2306 (TC7)	15493	15550
5.38	CIMG2306 (TC7)	15550	15607
5.39	CIMG2306 (TC7)	15607	15664
5.40	CIMG2306 (TC7)	15664	15721

Nota: Cada arquivo de vídeo corresponde a um indivíduo.

Fonte: O autor, 2017.

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (continua)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
1.02	0,24	0,15	0,18	4,17	9,2	38,33	-	95,83	45,83	54,17	62,50	75,00
1.04	0,23	0,18	0,17	4,35	8,4	36,52	-	95,65	43,48	52,17	78,26	73,91
1.05	0,23	0,17	0,16	4,35	8,5	36,96	-	91,30	39,13	52,17	73,91	69,57
1.10	0,24	0,14	0,17	4,17	8,9	37,08	-	95,83	54,17	54,17	58,33	70,83
1.11	0,23	0,14	0,15	4,35	9,0	39,13	-	100,00	47,83	47,83	60,87	65,22
1.12	0,25	0,14	0,17	4,00	10,0	40,00	-	96,00	56,00	48,00	56,00	68,00
1.13	0,23	0,14	0,16	4,35	10,0	43,48	-	95,65	47,83	56,52	60,87	69,57
1.14	0,24	0,15	0,16	4,17	9,9	41,25	-	100,00	50,00	54,17	62,50	66,67
1.15	0,22	0,14	0,15	4,55	9,0	40,91	-	95,45	50,00	54,55	63,64	68,18
1.16	0,23	0,14	0,15	4,35	8,7	37,83	-	95,65	47,83	56,52	60,87	65,22
1.17	0,24	0,14	0,15	4,17	9,0	37,50	-	95,83	50,00	54,17	58,33	62,50
1.18	0,21	0,13	0,14	4,76	8,9	42,38	-	90,48	42,86	47,62	61,90	66,67
1.19	0,22	0,14	0,15	4,55	9,0	40,91	-	86,36	40,91	50,00	63,64	68,18
1.20	0,23	0,14	0,16	4,35	8,7	37,83	-	95,65	47,83	56,52	60,87	69,57
1.23	0,21	0,12	0,13	4,76	10,0	47,62	-	100,00	47,62	47,62	57,14	61,90
1.26	0,21	0,12	0,14	4,76	9,0	42,86	-	100,00	52,38	52,38	57,14	66,67
1.28	0,21	0,13	0,13	4,76	10,0	47,62	-	100,00	47,62	47,62	61,90	61,90
1.29	0,21	0,13	0,13	4,76	9,9	47,14	-	90,48	42,86	47,62	61,90	61,90
1.30	0,22	0,14	0,15	4,55	10,0	45,45	-	100,00	45,45	54,55	63,64	68,18
1.31	0,22	0,14	0,14	4,55	9,7	44,09	-	100,00	45,45	54,55	63,64	63,64
1.32	0,21	0,14	0,14	4,76	10,0	47,62	-	100,00	47,62	57,14	66,67	66,67
1.34	0,23	0,14	0,14	4,35	10,0	43,48	-	95,65	43,48	47,83	60,87	60,87
1.35	0,21	0,11	0,14	4,76	9,7	46,19	-	100,00	52,38	52,38	52,38	66,67
1.37	0,22	0,14	0,14	4,55	10,0	45,45	-	95,45	40,91	54,55	63,64	63,64
1.38	0,22	0,14	0,14	4,55	10,0	45,45	-	95,45	45,45	54,55	63,64	63,64
1.39	0,21	0,12	0,13	4,76	9,7	46,19	-	95,24	47,62	52,38	57,14	61,90
1.40	0,21	0,14	0,14	4,76	9,9	47,14	-	90,48	42,86	52,38	66,67	66,67

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (continuação)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
2.04	0,24	0,15	0,18	4,17	10,0	41,67	4,17	100,00	50,00	50,00	62,50	75,00
2.05	0,24	0,15	0,17	4,17	10,7	44,58	-	-	50,00	54,17	62,50	70,83
2.06	0,24	0,17	0,17	4,17	11,4	47,50	4,17	91,67	45,83	50,00	70,83	70,83
2.07	0,23	0,14	0,15	4,35	10,8	46,96	-	95,65	47,83	43,48	60,87	65,22
2.08	0,22	0,13	0,15	4,55	10,4	47,27	-	100,00	50,00	45,45	59,09	68,18
2.09	0,23	0,14	0,16	4,35	10,4	45,22	-	100,00	52,17	52,17	60,87	69,57
2.10	0,22	0,12	0,15	4,55	10,2	46,36	-	95,45	50,00	50,00	54,55	68,18
2.11	0,21	0,12	0,14	4,76	10,7	50,95	-	95,24	47,62	47,62	57,14	66,67
2.12	0,22	0,13	0,15	4,55	10,0	45,45	-	95,45	50,00	50,00	59,09	68,18
2.13	0,22	0,12	0,15	4,55	10,9	49,55	-	90,91	40,91	45,45	54,55	68,18
2.14	0,21	0,13	0,14	4,76	10,0	47,62	-	100,00	42,86	47,62	61,90	66,67
2.15	0,23	0,14	0,15	4,35	10,7	46,52	-	95,65	47,83	47,83	60,87	65,22
2.16	0,23	0,13	0,15	4,35	10,9	47,39	-	100,00	52,17	52,17	56,52	65,22
2.18	0,23	0,15	0,16	4,35	11,7	50,87	-	95,65	47,83	52,17	65,22	69,57
2.19	0,21	0,14	0,14	4,76	10,0	47,62	-	90,48	38,10	47,62	66,67	66,67
2.20	0,21	0,12	0,15	4,76	9,9	47,14	-	95,24	47,62	52,38	57,14	71,43
2.22	0,22	0,12	0,15	4,55	9,7	44,09	-	100,00	50,00	45,45	54,55	68,18
2.23	0,23	0,14	0,15	4,35	10,9	47,39	-	86,96	43,48	52,17	60,87	65,22
2.25	0,22	0,13	0,14	4,55	10,7	48,64	-	95,45	45,45	40,91	59,09	63,64
2.26	0,23	0,14	0,16	4,35	10,0	43,48	-	-	43,48	47,83	60,87	69,57
2.28	0,22	0,12	0,15	4,55	10,0	45,45	-	100,00	50,00	40,91	54,55	68,18
2.29	0,22	0,13	0,15	4,55	10,7	48,64	-	100,00	45,45	54,55	59,09	68,18
2.31	0,22	0,14	0,15	4,55	10,9	49,55	-	-	45,45	54,55	63,64	68,18
2.32	0,25	0,16	0,16	4,00	11,0	44,00	4,00	92,00	44,00	52,00	64,00	64,00
2.33	0,22	0,13	0,15	4,55	9,7	44,09	-	100,00	45,45	45,45	59,09	68,18
2.34	0,23	0,15	0,15	4,35	10,9	47,39	-	100,00	47,83	47,83	65,22	65,22

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (continuação)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
2.35	0,23	0,14	0,15	4,35	10,0	43,48	-	91,30	43,48	52,17	60,87	65,22
2.36	0,22	0,13	0,14	4,55	10,7	48,64	-	100,00	45,45	45,45	59,09	63,64
2.37	0,23	0,13	0,15	4,35	10,0	43,48	-	95,65	47,83	47,83	56,52	65,22
2.40	0,23	0,13	0,15	4,35	10,7	46,52	-	91,30	47,83	47,83	56,52	65,22
3.02	0,16	0,10	0,08	6,25	14,9	93,13	-	100,00	43,75	43,75	62,50	50,00
3.05	0,16	0,08	0,08	6,25	13,9	86,88	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.08	0,15	0,09	0,07	6,67	11,9	79,33	-	93,33	40,00	46,67	60,00	46,67
3.09	0,17	0,08	0,08	5,88	13,9	81,76	-	100,00	52,94	47,06	47,06	47,06
3.10	0,17	0,08	0,08	5,88	15	88,24	-	100,00	52,94	47,06	47,06	47,06
3.11	0,16	0,07	0,09	6,25	12,7	79,38	-	100,00	56,25	50,00	43,75	56,25
3.12	0,17	0,08	0,08	5,88	14,9	87,65	-	94,12	47,06	52,94	47,06	47,06
3.13	0,16	0,08	0,08	6,25	12,7	79,38	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.16	0,16	0,09	0,07	6,25	12,7	79,38	-	100,00	43,75	50,00	56,25	43,75
3.17	0,17	0,08	0,08	5,88	14,9	87,65	-	94,12	47,06	52,94	47,06	47,06
3.18	0,16	0,08	0,08	6,25	14	87,50	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.19	0,17	0,08	0,09	5,88	14,7	86,47	-	94,12	52,94	52,94	47,06	52,94
3.20	0,16	0,08	0,08	6,25	12,9	80,63	-	100,00	50,00	43,75	50,00	50,00
3.23	0,17	0,08	0,09	5,88	15,9	93,53	-	100,00	52,94	52,94	47,06	52,94
3.24	0,15	0,08	0,08	6,67	12,7	84,67	-	-	53,33	60,00	53,33	53,33
3.25	0,18	0,09	0,09	5,56	14,9	82,78	5,56	94,44	50,00	50,00	50,00	50,00
3.26	0,16	0,08	0,08	6,25	14	87,50	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.27	0,16	0,08	0,08	6,25	14,7	91,88	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.29	0,17	0,09	0,07	5,88	14,7	86,47	-	88,24	41,18	41,18	52,94	41,18
3.30	0,15	0,09	0,07	6,67	12	80,00	-	100,00	40,00	40,00	60,00	46,67
3.31	0,16	0,08	0,09	6,25	14,9	93,13	-	100,00	50,00	50,00	50,00	56,25
3.32	0,17	0,08	0,08	5,88	14,7	86,47	-	94,12	52,94	52,94	47,06	47,06
3.33	0,16	0,08	0,08	6,25	14,9	93,13	-	-	50,00	43,75	50,00	50,00

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (continuação)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
3.34	0,17	0,09	0,08	5,88	15,0	88,24	5,88	100,00	47,06	47,06	52,94	47,06
3.35	0,16	0,08	0,08	6,25	13,7	85,63	-	100,00	50,00	50,00	50,00	50,00
3.36	0,17	0,08	0,08	5,88	14,0	82,35	-	94,12	52,94	52,94	47,06	47,06
3.38	0,16	0,08	0,07	6,25	14,7	91,88	-	-	43,75	43,75	50,00	43,75
3.39	0,17	0,08	0,08	5,88	14,9	87,65	5,88	100,00	52,94	52,94	47,06	47,06
3.40	0,17	0,07	0,08	5,88	16,0	94,12	-	88,24	52,94	47,06	41,18	47,06
4.01	0,18	0,11	0,12	5,56	10,7	59,44	-	88,89	44,44	50,00	61,11	66,67
4.02	0,18	0,10	0,11	5,56	10,9	60,56	-	100,00	50,00	61,11	55,56	61,11
4.03	0,18	0,10	0,11	5,56	12,0	66,67	-	-	50,00	50,00	55,56	61,11
4.04	0,19	0,12	0,11	5,26	12,7	66,84	5,26	100,00	47,37	52,63	63,16	57,89
4.06	0,19	0,11	0,12	5,26	12,0	63,16	-	100,00	47,37	52,63	57,89	63,16
4.07	0,19	0,11	0,10	5,26	11,7	61,58	-	94,74	47,37	52,63	57,89	52,63
4.10	0,19	0,11	0,11	5,26	12,0	63,16	-	94,74	47,37	52,63	57,89	57,89
4.11	0,19	0,10	0,11	5,26	12,7	66,84	-	94,74	47,37	52,63	52,63	57,89
4.13	0,20	0,10	0,12	5,00	12,0	60,00	-	100,00	60,00	60,00	50,00	60,00
4.15	0,18	0,10	0,10	5,56	11,9	66,11	-	94,44	50,00	50,00	55,56	55,56
4.17	0,19	0,12	0,11	5,26	11,7	61,58	-	94,74	42,11	47,37	63,16	57,89
4.18	0,17	0,11	0,10	5,88	10,9	64,12	-	100,00	41,18	47,06	64,71	58,82
4.20	0,19	0,11	0,12	5,26	11,7	61,58	-	94,74	47,37	57,89	57,89	63,16
4.21	0,18	0,11	0,11	5,56	11,7	65,00	-	94,44	44,44	55,56	61,11	61,11
4.22	0,19	0,11	0,10	5,26	11,9	62,63	-	94,74	47,37	52,63	57,89	52,63
4.23	0,18	0,11	0,11	5,56	12,0	66,67	-	-	44,44	55,56	61,11	61,11
4.24	0,20	0,11	0,10	5,00	12,7	63,50	5,00	95,00	50,00	55,00	55,00	50,00
4.25	0,21	0,11	0,13	4,76	12,9	61,43	-	95,24	47,62	47,62	52,38	61,90
4.26	0,19	0,10	0,11	5,26	12,0	63,16	-	100,00	52,63	57,89	52,63	57,89
4.28	0,19	0,10	0,11	5,26	11,7	61,58	-	100,00	52,63	52,63	52,63	57,89
4.30	0,19	0,11	0,11	5,26	11,7	61,58	-	-	47,37	52,63	57,89	57,89

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (continuação)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
4.31	0,21	0,12	0,11	4,76	13,0	61,90	4,76	-	52,38	52,38	57,14	52,38
4.32	0,19	0,10	0,12	5,26	12,9	67,89	5,26	-	52,63	52,63	52,63	63,16
4.33	0,20	0,11	0,13	5,00	12,0	60,00	5,00	95,00	55,00	55,00	55,00	65,00
4.36	0,20	0,12	0,12	5,00	12,7	63,50	10,00	100,00	50,00	55,00	60,00	60,00
4.37	0,20	0,11	0,11	5,00	12,9	64,50	-	95,00	50,00	50,00	55,00	55,00
4.39	0,19	0,10	0,11	5,26	11,7	61,58	-	100,00	52,63	52,63	52,63	57,89
4.40	0,19	0,11	0,10	5,26	12,0	63,16	-	100,00	47,37	47,37	57,89	52,63
5.01	0,19	0,11	0,11	5,26	12,7	66,84	-	100,00	47,37	52,63	57,89	57,89
5.02	0,21	0,10	0,12	4,76	12,9	61,43	-	100,00	52,38	52,38	47,62	57,14
5.03	0,20	0,10	0,10	5,00	13,0	65,00	-	85,00	45,00	55,00	50,00	50,00
5.04	0,19	0,12	0,11	5,26	11,7	61,58	-	100,00	42,11	52,63	63,16	57,89
5.06	0,20	0,12	0,11	5,00	12,0	60,00	-	95,00	40,00	50,00	60,00	55,00
5.07	0,17	0,11	0,11	5,88	10,7	62,94	-	100,00	41,18	58,82	64,71	64,71
5.08	0,19	0,10	0,11	5,26	12,5	65,79	-	89,47	52,63	57,89	52,63	57,89
5.09	0,18	0,12	0,10	5,56	10,5	58,33	-	88,89	38,89	50,00	66,67	55,56
5.10	0,19	0,11	0,10	5,26	12,7	66,84	-	94,74	42,11	47,37	57,89	52,63
5.11	0,19	0,12	0,10	5,26	12,9	67,89	-	89,47	42,11	47,37	63,16	52,63
5.12	0,18	0,11	0,09	5,56	11,5	63,89	-	88,89	38,89	50,00	61,11	50,00
5.21	0,19	0,10	0,09	5,26	11,9	62,63	-	89,47	42,11	47,37	52,63	47,37
5.22	0,18	0,11	0,09	5,56	11,7	65,00	-	100,00	38,89	50,00	61,11	50,00
5.25	0,19	0,12	0,11	5,26	11,0	57,89	-	89,47	52,63	52,63	63,16	57,89
5.26	0,21	0,11	0,10	4,76	12,7	60,48	-	90,48	42,86	52,38	52,38	47,62
5.29	0,19	0,08	0,10	5,26	12,7	66,84	5,26	-	63,16	52,63	42,11	52,63
5.30	0,18	0,10	0,09	5,56	12,0	66,67	-	94,44	44,44	50,00	55,56	50,00
5.31	0,17	0,11	0,09	5,88	10,0	58,82	-	94,12	35,29	52,94	64,71	52,94
5.32	0,19	0,10	0,09	5,26	12,7	66,84	-	89,47	42,11	52,63	52,63	47,37
5.34	0,19	0,10	0,10	5,26	12,0	63,16	-	89,47	47,37	52,63	52,63	52,63

APÊNDICE C – Tabela apresentando dados referentes a parâmetros espaço-temporais extraídos de 139 ciclos locomotores (conclusão)

ID do ciclo	Dur (s)	A_A (s)	A_P (s)	Freq (Hz)	Pas (cm)	V (cm/s)	Iapoio_AD (%)		Iapoio_AE (%)	Iapoio_PD (%)	Fcarga_A (%)	Fcarga_P (%)
5.35	0,18	0,10	0,10	5,56	10,7	59,44	-	94,44	44,44	55,56	55,56	55,56
5.36	0,19	0,11	0,10	5,26	11,9	62,63	-	94,74	36,84	47,37	57,89	52,63
5.38	0,19	0,12	0,10	5,26	11,7	61,58	-	89,47	42,11	52,63	63,16	52,63
5.39	0,19	0,11	0,10	5,26	11,9	62,63	-	94,74	42,11	47,37	57,89	52,63
5.40	0,19	0,11	0,10	5,26	11,0	57,89	-	100,00	47,37	47,37	57,89	52,63

Legenda: Duração do ciclo (Dur) e do apoio dos membros anterior (A_A) e posterior (A_P); frequência (Freq); comprimento da passada (Pas); velocidade (V); Início do apoio (Iapoio) dos membros anterior direito (AD), anterior esquerdo (AE) e posterior direito (PD); fator de carga (Fcarga) dos membros anterior (A) e posterior (P). Ciclos identificados por animal. Em alguns ciclos, houve dois eventos de Iapoio_AD, enquanto em outros, nenhum ocorreu. Os parâmetros Iapoio e Fcarga foram medidos como um percentual da duração do ciclo.

Fonte: O autor, 2017.