

Universidade Federal de Pernambuco

Evolução da Força de Mordida, Encefalização e
Socialidade em Canídeos (Carnivora: Mammalia)

Elis Marina Damasceno Silva

Recife

2011

Evolução da força de mordida, encefalização e socialidade em canídeos (Carnivora: Mammalia)

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte do requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Diego Astúa de Moraes

Co-orientadora: Erika Hingst-Zaher

Recife

2011

Silva, Elis Marina Damasceno

Evolução da força de mordida, encefalização e socialidade em canídeos (Carnívora: Mammalia) / Elis Marina Damasceno Silva. – Recife: O Autor, 2011.

73 folhas : il., fig.

Orientador: Diego Astúa de Moraes

Co-orientador: Erika Hingst-Zaher

Monografia (graduação) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Ciências Biológicas. CCB. Ciências Biológicas / Ciências Ambientais, 2011.

Inclui bibliografia e anexos

- 1. Morfologia (Animais) 2. Animais – Comportamento – Evolução 3. Animais carnívoros I. Título.**

599.77

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2011-004

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA

ANIMAL

Orientador:

Dr. Diego Astúa de Moraes

Banca Examinadora

Titulares:

Dr. Antônio da Silva Souto (UFPE)

Dr. Alfredo Langguth Bonino (UFPB)

Dr. Marcus Vinícius Vieira (UFRJ)

Suplentes:

Dr. Enrico Bernard (UFPE)

Dra. Nichola Schiel (UFRPE)

Dedico este trabalho ao meu pai, quem sempre apoiou minhas decisões e sempre me deu forças para seguir a minha paixão pela biologia e pelos animais. Te amo Painho.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer primeiramente à minha família, à meus pais, que me deram a vida e todo o amor que uma criança poderia receber. Agradeço também todas vezes em que eles me disseram que o estudo era a coisa mais valiosa e que nada na vida se consegue sem esforço. Obrigada Amanda e Camila por me aguentarem esses 23 anos, principalmente os últimos anos “nerds” em que eu só falo de cachorros e coisas de biologia. Obrigada André e Margarida por todos os conselhos e momentos de alegria e descontração. Enfim, obrigada a todos os “piaufredenses” por fazerem eu me sentir parte da entidade mais importante do mundo.

Agradeço também à minha segunda família do Laboratório de Mastozoologia, que me deram muito apoio desde o começo desta empreitada: Carol, Thaís, Raul, Bella, Taci e Rafa. Gostaria de agradecer especialmente à Patrícia que viveu intensamente a seleção do mestrado, e mais intensamente ainda essa reta final, nunca vou esquecer ascoisas boas e ruins que aconteceram conosco.

Obrigada a Camila (Foka), Kalinne, Nathy e Gleice pela conversas, conselhos e broncas maravilhosas, apesar do pouco contato que tivemos esse ano. Obrigada Steel, Guilherme e André pelas conversas de bar, e todas as besteiras que me fizeram rir e ser mais feliz a cada vez que encontro vocês. Agradeço imensamente à Ernesto, por ouvir todas as minhas reclamações e aguentar minhas fases depressivas e de desespero. Ele me fez crer em almas gêmeas e amor fraternal entre homem e mulher.

Agradeço à Eliécer Gutierrez, Alejandro Ocegüera e Maito que me hospedaram em Nova York e fizeram eu me sentir em casa. Agradeço a Bruce Patterson (Field Museum of Natural History), John Flynn (American Museum of Natural History), Robert Voss (AMNH) e Robert Fisher (National Museum of Natural History) por me concederem acesso às coleções. E a Judy Galkin e Teresa Pacheco que me ajudaram diariamente no AMNH. Agradeço também ao Museum of Vertebrate Zoology em Berkeley, ao Los Angeles County Museum of Natural History, ao Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, ao Museu de Zoologia da USP/SP, ao Museu Paraense Emílio Goeldi/PA, ao Museu Nacional de História Natural/RJ.

Agradeço à minha turma do mestrado: Dai, Danilo, Cecília, Dani, Fernanda, Mica, Samuel, Lucas, Lili, Heyde e Ferrugem pelos ótimos momentos juntos, que espero que não cessem. Agradeço a Ju e Elô, minhas conselheiras oficiais desses dois anos de mestrado. Obrigada por tudo, dos momentos mais simples de pipocas e joguinhos até às conversas sérias e profundas.

Agradeço ao Programa de Biologia Animal por ter me aceitado e assim permitir que eu conhecesse a pessoa mais maravilhosa que já conheci. Que me fez tão feliz e também tão triste, mas que fez com que eu aprendesse muito, e com quem eu vivi os momentos mais inesquecíveis e mágicos que eu jamais sonhei viver com alguém. Obrigada Arthur, simplesmente por ser quem você é, e por me aceitar como eu sou.

Obrigada aos professores Verônica Genevois, Rodrigo Torres e Enrico Bernard pelos ensinamentos, conselhos, risadas e tempo gasto comigo. Obrigada Ana Fraga por todas as broncas resolvidas. Obrigada Erika por ter possibilitado o sonho que era este projeto, me cedendo as fotos no início. E muitíssimo obrigada a Diego que acreditou nas minhas idéias loucas (nem tanto) desde o princípio, por ter me apoiado e servido de exemplo de ética, caráter, tanto na vida profissional quanto na pessoal. E obrigada à pequena Lua por ter trazido alegria a quem mais merecia.

Obrigada aos cachorros, raposas, chacais, lobos, coiotes, pela beleza, graça e agilidade que me encantam, e em particular meu canídeo favorito que me inspira há quase 13 anos, Léo.

E claro, agradeço à FACEPE três vezes, por ter financiado o material usado na para fotografar os crânios, pela bolsa e por ter financiado minha viagem à Nova York.

Evolução da força de mordida, encefalização e socialidade em canídeos (Carnivora: Mammalia)

As formas em que as diferenças taxonômicas na morfologia, comportamento ou história de vida se relacionam uns com os outros têm sido usadas regularmente para testar idéias sobre forças seletivas envolvidas na sua evolução. A comparação entre espécies é a técnica mais utilizada para examinar como os organismos estão adaptados aos seus ambientes. Os objetivos deste trabalho são: testar a correlação entre força de mordida e volume encefálico a reconstruir os estados ancestrais para estes caracteres e para a dieta e para a socialidade nos canídeos. Para isso foi calculada a força de mordida bruta e seu quociente, baseada na teoria de vigas e o volume encefálico e seu quociente baseado em três medidas cranianas. As espécies que apresentaram o maior quociente de força de mordida (QFM) foram *Speothos venaticus* (155,89), *Cuon alpinus* (148,24), *Lycalopex fulvipes* (147,61) e *Lycaon pictus* (144,07) devido a várias adaptações adquiridas com a hipercarnivoria. As espécies com os maiores valores de quociente de volume encefálico (QVE) foram *S. venaticus*, *C. alpinus* e *L. pictus* com respectivamente 141,35; 139,01 e 131,61 possivelmente devido às mesmas adaptações que os fizeram possuir os maiores valores de QFM. Os maiores valores de força de mordida pertencem a *Canis lupus* (830,51Pa), *Lycaon pictus* (719,03Pa) e *C. rufus* (530,52Pa); e os menores a *Urocyon littoralis* (98,14Pa), *Vulpes macrotis* (92,53Pa) e *Vulpes zerda* (72,6Pa). *Canis lupus* (159,29mm³), *Lycaon pictus* (146,94mm³) e *Chrysocyon brachyurus* (120,84mm³) possuem os maiores volumes encefálicos brutos e *Nyctereutes procyonoides* (28,2mm³), *Vulpes rueppelli* (27,86mm³) e *Vulpes zerda* (20,65mm³). Tanto o volume encefálico quanto a força de mordida estão intimamente ligados ao tamanho corpóreo. A correlação dos contrastes independentes mostrou que não há correlação entre o QVE e o QFM ($r=0,049$) nem entre o QVE e o VE bruto ($r=0,076$), e uma correlação fraca entre QFM e FM ($r=0,37$), o que mostra eficácia na correção para o tamanho. A reconstrução dos estados ancestrais mostrou uma maior força de mordida no clado dos canídeos sul-americanos+*Canis* (130,86) e menor no clado das raposas (126,82). O ancestral com o maior valor de quociente do volume encefálico é o ancestral de *Speothos*+*Chrysocyon* (111,78) seguido do ancestral do clado *Canis*+*Cuon* (111,74) e *Lycaon*+*Canis*+*Cuon* (110,37). Já o QVE do ancestral das raposas (*Vulpes* e *Alopex*) é de 101,5 e do clado *Nyctereutes*+*Otocyon* é 100,34. Os

resultados mostram que há uma relação entre a especialização dietária e a encefalização além da co-evolução do QVE e a socialidade, mas não há correlação entre QFM e QVE. Os maiores valores de QFM e QVE, assim como a hipercarnivoria e a socialidade obrigatória surgem apenas nos ramos terminais.

Evolution of bite force, encephalization and sociality in canids (Carnivora: Mammalia)

The ways in which the taxonomic differences in morphology, behavior or life history relate to each other have been used regularly to test ideas about the selective forces involved in their evolution. The comparison between species is the most frequently used technique to

examine how organisms are adapted to their environment. The main goals of this study are to test the correlation between bite force and brain volume and reconstruct the ancestral states for those variables, as well as for diet and sociality in canids. For that, we calculated the bite force based on the beam theory, and the brain volume based on three cranial measurements. Those species who have the biggest values of bite force quotient (QFM) were *Speothos venaticus* (155.89), *Cuon alpinus* (148.24), *Lycalopex fulvipes* (147.61) and *Lycaon pictus* (144.07) due to innumerable adaptations acquired along with hypercarnivory. Those species with the highest values of brain volume quotient (QVE) were *S. venaticus*, *C. alpinus* and *L. pictus* with respectively 141.35; 139.01; 131.61 possibly due to the same adaptations that made them possess the highest values of QFM. The highest values of bite force belonged to *Canis lupus* (830.51Pa), *Lycaon pictus* (719.03Pa) and *C. rufus* (530.52Pa) and the smallest values belong to *Urocyon littoralis* (98.14Pa), *Vulpes macrotis* (92.53Pa) and *Vulpes zerda* (72.6Pa). *Canis lupus*, *Lycaon pictus* and *Chrysocyon brachyurus* possess the largest brain volumes with respectively 159.29; 146.94 and 120.84mm³ and the smallest values belong to *Nyctereutes procyonoides* (28.2mm³), *Vulpes rueppelli* (27.86mm³) and *V. zerda* (20.65mm³). The brain volume and bite force are closely related to body size. The independent contrasts correlation showed that there is no correlation between QVE and QFM ($r=0.049$), as well as no correlation between QFM and FM ($r=0.37$), which indicates the efficiency of the size correction. The ancestral states reconstruction showed a stronger bite force on the south American+*Canis* clade (130.86) and weaker on the foxes (126.82) clade. The ancestor with the highest QVE is the *Speothos*+*Chrysocyon* (111.78) followed by the *Canis*+*Cuon* clade ancestor (111.74) and *Lycaon*+*Canis*+*Cuon* (110.37). The QVE values for the foxes (*Vulpes* and *Alopex*) ancestor is 101.5 and for the *Nyctereutes*+*Otocyon* ancestor is 100.34. These results show a relation between dietary specialization and encephalization as well as a co-evolution of QVE and sociality but there is no correlation between QFM and QVE. The highest values of QFM and QVE as well as hypercarnivory and obligate sociality only appear on terminal taxa.

Sumário

Fundamentação teórica.....	1
1.0 Carnivora	
1.1 Características gerais.....	1
1.2 História Evolutiva.....	1
1.3 Relação presa-predador.....	2
1.4 Biomecânica.....	3
1.5 Filogenia.....	3
1.6 Variação.....	4
1.7 Distribuição.....	5
1.8 Socialidade.....	5
2.0 Canidae	
2.1 Surgimento.....	6
2.2 Características gerais.....	7
2.3 Filogenia.....	7
2.4 Características morfológicas.....	8
2.5 Socialidade.....	8
2.6 Distribuição.....	9
2.7 Volume endocraniano.....	10
2.8 Força de mordida.....	11
3.0 Métodos comparativos.....	12
Capítulo 1: <i>Força de mordida e volume encefálico em Canidae (Carnivora: Mammalia)</i>	
Introdução.....	19
Metodologia.....	20
Material examinado.....	21
Força de mordida.....	21
Volume encefálico.....	23
Análise de correlação.....	24

Resultados	24
<i>Força de mordida</i>	25
<i>Volume encefálico</i>	25
<i>Análise de correlação</i>	26
Discussão	26
<i>Quociente de força de mordida</i>	26
<i>Força de mordida</i>	28
<i>Quociente de volume encefálico</i>	29
<i>Volume encefálico</i>	29
<i>Análise de correlação</i>	30
Conclusão	30
Bibliografia	31
Figuras e tabelas	35
Legendas	38
APÊNDICE A	39

Capítulo 2: *Evolução da força de mordida, encefalização e socialidade em canídeos (Carnivora: Mammalia)*

Introdução	44
Métodos	45
<i>Revisão bibliográfica</i>	45
<i>Reconstrução</i>	46
<i>Força de mordida e volume encefálico</i>	47
<i>Dieta e socialidade</i>	47
Resultados	48
<i>Dados contínuos</i>	48
<i>Dados categóricos</i>	50

Máxima-verossimilhança.....	51
Discussão.....	51
<i>Força de mordida.....</i>	<i>52</i>
<i>Volume encefálico.....</i>	<i>55</i>
Bibliografia.....	57
Figuras e tabelas.....	62
Legendas.....	70
 Conclusões gerais.....	 73

Fundamentação Teórica

1. Carnivora

1.1. *Características gerais*

Como membros da classe Mammalia, os Carnivora são agrupados pela presença de glândulas mamárias que produzem leite para nutrir sua cria; uma cobertura de pêlos, e um diafragma muscular que separa as vísceras da cavidade torácica. Embora todos os mamíferos possuam um olfato aguçado, os carnívoros levaram essa capacidade ao extremo, com grandes lobos olfativos correspondentes no cérebro e ossos turbinados elaborados que provém uma ampla superfície de apoio para a mucosa nasal. A maioria dos carnívoros é reconhecida como predadores pelos seus dentes especializados, incluindo dentes caninos longos e afiados para abater, e molares afiados em forma de tesoura (dentes carniceiros) para cortar a carne. De fato, os carniceiros são uma das sinapomorfias presentes nos carnívoros (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004). Outras sinapomorfias incluem o desenvolvimento da borda lateral do basioccipital (anexo endotimpânico); a perda do terceiro molar; um aumento da caixa craniana, com a sutura fronto-parietal localizada anteriormente; fusão dos ossos escafóide e lunar (ROSE e ARCHIBALD, 2005).

1.2. *História evolutiva*

Os Carnivora basais (miacídeos) surgiram após a extinção dos dinossauros (há 62 milhões) (FLYNN e NEDBAL, 1998), que estes dominaram durante muito tempo a guilda carnívora (GITTLEMAN, 1986; EWER, 1998; VAN VALKENBURGH, 1999). Os Miacidae eram pequenos, de aspecto geral similar aos membros da família Viverridae e aparentam ter sido habitantes de florestas. Os ossos escafóide e lunar do pulso ainda não eram fundidos e outra característica primitiva era a ausência de uma bula auditiva ossificada. A relação ancestral dos miacídios com os carnívoros modernos, no entanto, é indicada pelo fato de que, muito cedo na sua história o P⁴ (quarto pré-molar superior) e o M₁ (primeiro molar inferior) começaram a se tornar especializados como dentes carniceiros, enquanto que nos outros grupos de mamíferos carnívoros os dentes carniceiros eram M1/m2 (nos

Oxyaenidae) ou M2/m3 (nos Hyaenodontidae) (RADINSKY, 1981; GITTLEMAN, 1986; EWER, 1998; VAN VALKENBURGH, 1999). No final do Eoceno/início do Oligoceno (35 – 40 m.a.) esses grupos se tornaram extintos e os miacídeos passaram por uma irradiação que produziu várias das famílias modernas de carnívoros, tais como os primeiros canídeos, felídeos, viverrídeos, ursídeos e mustelídeos, além da recém extinta família de anficionídeos (RADINSKY, 1981)

1.3. Relação presa-predador

Além da competição e predação intra-guilda, a história dos carnívoros também foi afetada pela evolução de suas presas (VAN VALKENBURGH, 1999). Com a evolução das angiospermas no Cretáceo/início do Terciário, surgiu uma variedade enorme de plantas incluindo as gramíneas no Eoceno e Oligoceno. Essa diversificação da flora deve ter sido acentuada pela evolução dos primeiros mamíferos herbívoros e os pássaros frugívoros e granívoros. O sucesso das gramíneas possibilitou que elas se estendessem suficientemente para possibilitar que os cavalos mudassem sua dieta de folhívora para pastadora. Outros mamíferos que possivelmente surgiram nessa época devido ao surgimento das gramíneas foram os Lagomorpha. Com esses novos tipos de presas disponíveis e com as savanas abertas se tornando mais povoadas por herbívoros, esse palco estava claramente suscetível à expansão dos predadores e vários deles abandonaram seu habitat de floresta e passaram a viver em terras mais abertas (EWER, 1998).

A espreita, a perseguição e o ataque numa caçada são todos projetados para levar a boca do predador em contato com sua presa. Uma vez lá, os dentes fazem seu trabalho. A efetividade desta primeira mordida é crítica para caçadores solitários (a maioria dos felídeos e mustelídeos), permitindo-os evitar o dano do contra-ataque da presa. Para alguns caçadores grupais de presas grandes (vários canídeos e a hiena *Crocuta crocuta*) a primeira mordida é meramente uma das várias que se seguirão. Frequentemente alguns indivíduos irão segurar ou distrair a presa com mordidas não-letais até estripar a presa exausta. Obviamente o tamanho do predador é um fator fundamental na determinação de que tipo de presa pode ser subjugada. Os perigos associados na obtenção de presas grandes fazem com que muitos carnívoros escolham

presas menores que si mesmos. Entretanto, refeições maiores possuem a vantagem de alimentar o animal por mais tempo, ou até alimentá-lo mais de uma vez. Por isso, especializações que aumentam a efetividade do predador e reduzem os riscos serão favorecidas pela evolução. Entre os caçadores solitários, tais especializações incluem garras protracteis, em felídeos e mandíbulas que travam em mustelídeos. Outros caçam cooperativamente em grupos, e tem se assumido amplamente (embora incrivelmente difícil de demonstrar quantitativamente) que fazê-lo aumenta a eficiência da caça e coletivamente abatem-se presas que um único indivíduo jamais conseguiria sozinho (GITTLEMAN, 1989; EWER, 1998; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; WANG e TEDFORD, 2008).

1.4. Biomecânica

As diferenças no modo de matar e consumir a presa entre os carnívoros contemporâneos estão refletidas na morfologia e biomecânica dos seus crânios e dentes. A diferença mais óbvia é no comprimento da mandíbula e do focinho dos diferentes grupos. A compensação aqui é biomecânica; focinhos curtos (braquicefálicos) permitem o aumento da força de mordida na parte anterior da boca, enquanto focinhos alongados (dolicocefálico) concentram a força na parte posterior da boca (WROE e MILNE, 2007). A musculatura do crânio evoluiu em conjunto, fazendo com que grandes músculos temporais de felídeos e mustelídeos, combinados com sua pouca dentição para maximizar a força acumulada atrás de cada dente canino (RADINSKY, 1981; WROE e MILNE, 2007).

1.5. Filogenia

Um trabalho (BININDA-EMONDS, GITTLEMAN *et al.*, 1999) mostrou através de uma super-árvore, as relações consensuais entre todos os carnívoros. Apesar de já se ter acreditado na difilia dos Carnivora (HUNT e TEDFORD, 1993), alguns trabalhos mostram que a ordem Carnivora (incluindo os pinípedes) é monofilética (FLYNN e GALIANO, 1982) que é a teoria aceita por Bininda-Emonds, Gittleman e colaboradores (1999). A divisão mais antiga da árvore separa dois clados maiores: as subordens ou

superfamílias Feliformia e Caniformia. Dentre os carnívoros feliformes estão quatro grupos bem definidos classificados atualmente como as famílias: Felidae, Herpestidae, Hyaenidae e Viverridae. Dentre os carnívoros caniformes estão sete famílias, sendo quatro terrestres (Canidae, Mustelidae, Ursidae e Procyonidae) e três aquáticas (Otariidae, Odobenidae, e Phocidae)(NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

1.6. Variação

No nicho ocupado pelos carnívoros, existem vários modos de sobrevivência, alguns foram extintos e alguns foram reinventados mais de uma vez nos 65 milhões de anos da história da ordem. Atualmente existem 271 espécies de carnívoros (incluindo os pinípedes) que representam 5,8% das espécies de mamíferos descritas, muitas delas ameaçadas por uma ou outra forma de atividade humana. Tamanho corpóreo varia em quatro ordens de magnitude, variando desde 80g da doninha-anã (*Mustela nivalis*) até o urso polar (*Ursus maritimus*) de 800 kg. Além dessa variação interespecífica há considerável variação e flexibilidade intraespecífica. Por exemplo, dentre uma população de lobos-cinza pode-se observar colorações que variam de totalmente branco, até totalmente preto, e o peso dos indivíduos pode variar de 15 a 80 kg (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004)

A ordem Carnivora compreende os animais que originalmente evoluíram como predadores, mas cujas adaptações dentre a ordem resultou na diversificação em várias linhagens distintas – as famílias – cada qual com suas características próprias relacionadas a seus habitats, modo de vida geral, à sua dieta e seu modo de obtê-la. Dentre cada família, radiações adaptativas têm ocorrido e produzido uma variedade de formas, cada uma adaptada um modo de vida particular. Algumas vezes um papel similar tem sido assumido numa área geográfica por membros de uma Família, e em outra por membros de várias famílias; ou uma fonte de comida especial tem sido explorada por membros pertencentes a mais de uma família. Espera-se descobrir que as separações ecológicas e geográficas básicas que primeiro trouxeram à tona a divergência das famílias têm sido obscurecidas pelas adaptações que surgiram subsequente nas mesmas. Apesar de tal complexidade, é possível discernir em larga escala as

características típicas que distinguem as famílias e ver como estas refletem na divisão entre vários modos de vida nos Carnivora (EWER, 1998).

1.7. Distribuição

Os carnívoros estão presentes em virtualmente todos os habitats da terra, desde savanas (suricato, *Suricata suricatta*) a florestas esparsas (mangusto anão, *Helogale parvula*) a desertos (raposa fennec, *Fennecus zerda*), florestas tropicais densas (kinkajou, *Potos flavus*), águas oceânicas (lontra marinha, *Enhydra lutris*) até a camada de gelo do ártico (urso polar, *Ursus maritimus*). Existe uma variação imensa na distribuição geográfica de cada espécie; raposas oferecem um exemplo excelente, com distribuições variando em cinco ordens de magnitude, desde a raposa de ilha americana (*Urocyon littoralis*), com aproximadamente 700km², a distribuição intercontinental da raposa vermelha, de quase 70.000.000 km² (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

1.8. Socialidade

Os sistemas sociais de Carnivora abrangem desde indivíduos solitários, que se reúnem rapidamente durante a época de reprodução (ex. furões), passando por aquelas espécies que formam pares monógamos duradouros (ex. chacal), àquelas que vivem em grandes grupos sociais com até 80 indivíduos (ex. Hiena malhada). Estes sistemas sociais são produtos da análise de custos-benefícios evolutivos, que balanceia os comportamentos permitindo os indivíduos tanto comer carne, quanto evitar ser comido (GITTLEMAN, 1989), se reproduzindo de maneira mais sucedida quanto é possível pelo caminho.

Se reproduzir durante todo o ano é a melhor linha de base, e organizações sociais representam a melhor solução comportamental para indivíduos de certas espécies (ou populações) em particular, dependendo da sua morfologia, ecologia, e história evolutiva. As pressões seletivas que diminuem o custo da vida em conjunto são: (1) *dispersão de recursos* - mais obviamente, presas abundantes, variedade de presas, ou rápida renovação de presas; (2) *altos custos de dispersão*: obstáculos em oportunidades de dispersão, tais como falta de habitat adequado, baixa disponibilidade de parceiros

sexuais, ou competição intraespecífica podem encorajar os jovens a permanecer em seu grupo natal após atingir a maturidade sexual (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

Já as pressões seletivas que aumentam os benefícios de se tolerar os membros do seu grupo através de mecanismos comportamentais são: (3) *melhor aquisição de recursos*: os grupos podem usar a força do número na aquisição e retenção de recursos – por exemplo, caçar em grupo pode aumentar o sucesso de forrageamento onde as presas são maiores ou mais difíceis de serem capturadas, e os grupos também podem ser mais efetivos na defesa do território e competições intra e interespecíficas por comida; (4) *proteção contra predação*: grupos podem ser menos vulneráveis a predação; e (5) *vantagens reprodutivas*: é mais fácil encontrar um parceiro sexual, se os indivíduos não estão dispersos. Já as desvantagens da vida em grupo incluem a maior rapidez na disseminação de doenças e parasitas e a competição intra-específica (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

2. Canidae

2.1. Surgimento

No final do Eoceno (40Ma), o primeiro canídeo verdadeiro, *Prehesperocyon*, surgiu no sudoeste do Texas. Provavelmente, o *Prehesperocyon* não diferia dos outros miacídios ancestrais no seu modo de vida na floresta, mas ele possuía características as marcas inconfundíveis de ser um canídeo verdadeiro: uma bula inflada e ossificada cobrindo a região do ouvido, e características dentárias sutis, como a perda dos terceiros molares superiores. Seu descendente imediato, *Hesperocyon* surgiu logo em seguida nas grandes planícies e Canadá. Durante o Eoceno, houve um declínio estável da temperatura global. A rápida queda de temperaturas na fronteira Eoceno-Oligoceno devido ao isolamento da Antártica gerou nos Estados Unidos central, uma deterioração climática iniciada por um processo de condições progressivamente mais secas, transformando assim, florestas úmidas em florestas cada vez mais secas até surgirem grandes áreas de savana aberta na metade do Oligoceno (30Ma). O surgimento das áreas de pasto foi o ímpeto para a evolução das comunidades de vertebrados pastadores que estão intimamente ligados à diversificação dos canídeos (WANG e TEDFORD, 2008).

2.2. Características gerais

A família Canidae possui 16 gêneros recentes e 36 espécies com uma distribuição natural que abrange quase todas as áreas terrestres do planeta. São caracterizados por uma bula endotimpânica inflada (câmara ossificada que encobre a região do ouvido médio) que é dividida por um septo parcial ao longo da sutura endotimpânica e ectotimpânica (EWER, 1998). Os canídeos vivos têm sido tradicionalmente divididos principalmente com base na dentição em três subfamílias: Caninae, com os gêneros, *Canis*, *Alopex*, *Vulpes*, *Fennecus*, *Urocyon*, *Nyctereutes*, *Dusicyon*, *Cerdocyon*, *Atelocynus* e *Chrysocyon*; e Simocyaninae com *Speothos*, *Cuon* e *Lycaon*; e Otocyaninae com *Otocyon*.

Canídeos podem ocorrer de desertos quentes (*Vulpes zerda*) a campos de gelo do ártico (*Alopex*). Esses animais podem ser diurnos, noturnos ou crepusculares. Geralmente estão ativos durante todo o ano. Eles andam, trotam, andam a meio galope, inteiramente nos dígitos e usando mais o pé. Em velocidade máxima eles galopam. As raposas cinza (*Urocyon*) freqüentemente sobem em árvores, um hábito incomum em canídeos. Os sentidos de olfato, audição e visão são aguçados. A presa é capturada por perseguição em campo aberto ou por espreita seguida de bote. A dieta pode variar de acordo com a estação, e matéria vegetal é importante para algumas espécies em certos períodos (MACDONALD, 1993; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; SILLERO-ZUBIRI, HOFFMAN *et al.*, 2004).

2.3. Filogenia

Porém, a partir de novas hipóteses filogenéticas obtidas através de sequências de DNA, os canídeos são atualmente divididos em cinco grupos: os canídeos do tipo lobo (gênero *Canis*, *Cuon* e *Lycaon*), o grupo dos lobos sul-americanos (*Chrysocyon brachyurus* e *Speothos venaticus*), o grupo das raposas sul-americanas (gêneros *Lycalopex*, *Atelocynus* e *Cerdocyon*), os canídeos tipo a raposa vermelha (com *Vulpes* e *Alopex*), e finalmente um grupo com três linhagens distintas, o cachorro guaxinim (*Nyctereutes procyonoides*), a raposa-orelha-de-morcego (*Otocyon megalotis*) e as duas

espécies do gênero *Urocyon* (TEDFORD, TAYLOR *et al.*, 1995; WAYNE, GEFFEN *et al.*, 1997; SILLERO-ZUBIRI, HOFFMAN *et al.*, 2004; ZRZÁVY e RICÁNKOVÁ, 2004; BARDELEBEN, MOORE *et al.*, 2005; PREVOSTI, 2009).

2.4. Características morfológicas

Em espécies selvagens o comprimento da cabeça e corpo vai de 357 a 1.600mm, o comprimento da cauda vai de 250 a 560 mm e o peso de 1 a 80 kg. *Fennecus zerda* é a menor espécie e *Canis lupus* é a maior. Numa população os machos em geral, são maiores que as fêmeas (ROGERS e KAPLAN, 2003; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; SILLERO-ZUBIRI, HOFFMAN *et al.*, 2004; WANG e TEDFORD, 2008). Os canídeos possuem um corpo flexível, musculoso e com peitoral largo; membros normalmente longos e finos; uma cauda espessa, peluda; focinho delgado; e orelhas grandes e eretas. Possuem quatro dígitos nas patas traseiras e cinco nas dianteiras, com exceção de *Lycaon*, que possui quatro tanto nas traseiras quanto nas dianteiras. Os machos possuem báculas (osso do pênis) bem desenvolvidas, e as fêmeas geralmente possuem de três a sete pares de mamas. O crânio é alongado e a fórmula dental em todas com exceção de três espécies é $i \frac{3}{3} c \frac{1}{1} pm \frac{4}{4} m \frac{2}{3} x 2 = 42$. Os molares são $\frac{1}{2}$ em *Speothos*, $\frac{2}{2}$ em *Cuon*, e $\frac{3}{4}$ ou $\frac{4}{4}$ em *Otocyon* (MACDONALD, 1993; EWER, 1998; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

2.5. Socialidade

Alguns canídeos, principalmente as espécies maiores ocorrem em matilhas com mais de 30 indivíduos e buscam presas maiores que si mesmos, mas a maioria dos canídeos menores caça sozinha, ou em pares, caçando roedores e pássaros. As fêmeas geralmente dão a luz uma vez por ano. A cria geralmente contém de 2 a 13 filhotes. A gestação dura em média 63 dias. Os filhotes nascem cegos e indefesos, mas são cobertos de pêlo. Eles são cuidados pela mãe e geralmente pelo pai e outros membros do grupo. A maturidade sexual é atingida ao um ou dois anos. A longevidade potencial é

provavelmente pelo menos 10 anos em todas as espécies (MACDONALD, 1993; ROGERS e KAPLAN, 2003; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004).

Entre os canídeos há tendências comportamentais gerais que se correlacionam com tamanho corpóreo. Os menores canídeos (<6 kg) como as raposas vermelhas (*Vulpes vulpes*) e as raposas orelha-de-morcego (*Otocyon megalotis*) normalmente são monogâmicas e em algumas ocasiões, poligâmicas, elas tem uma proporção sexual inclinada para fêmeas, fêmeas ajudantes e dispersão de machos. Canídeos de estatura mediana, como chacais e coiotes, aparentam ser estritamente monogâmicos; suas proporções sexuais nos adultos são iguais, e seus comportamentos de ajudante e de dispersante são equivalentes. Os maiores canídeos, como o cachorro selvagem africano, são monogâmicos com uma tendência à poliandria e uma proporção do sexo dos adultos inclinada para machos, ajudantes machos, e emigração de fêmeas. A ecologia alimentar também aponta uma tendência no tamanho corpóreo: canídeos menores tendem a ser caçadores solitários e canídeos de estatura média por vezes caçam cooperativamente (GITTLEMAN, 1989; ROGERS e KAPLAN, 2003).

Entre os canídeos a monogamia obrigatória parece estar proximamente ligada à necessidade de investimento do macho na criação e sobrevivência dos filhotes. À medida que o tamanho corpóreo aumenta nos canídeos, existe uma tendência constante para a caça comunal e defesa da presa. Há tempos postulou-se que grupos sociais em carnívoros evoluíram em resposta ao aumento do sucesso de caça que resultou em forrageio cooperativo e defesa da presa (GITTLEMAN, 1989).

2.6. Distribuição

A escala geológica da família é do fim do Eoceno até a atualidade na América do Norte e Europa, começo do Oligoceno até a atualidade na Ásia, final do Plioceno até a atualidade na América do Sul, Plioceno até a atualidade na África, e final do Pleistoceno até a atualidade na Austrália (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; WANG e TEDFORD, 2008). Pelo menos 155 dos 192 (81%) países do mundo possuem canídeos. Os países que não o possuem geralmente são ilhas, como o Caribe, Madagascar, Malta e a maioria das ilhas Australasianas. A maior diversidade pode ser encontrada na África, Ásia e

América do Sul com mais de dez espécies de canídeos cada (ROGERS e KAPLAN, 2003; SILLERO-ZUBIRI, HOFFMAN *et al.*, 2004).

As raposas vermelhas (*Vulpes vulpes*) são simpátricas com 14 outras espécies (de três regiões geográficas), os chacais (*Canis aureus*) com 13 (de duas regiões) e os lobos (*Canis lupus*) com 11 (de três regiões). Dentre uma localidade, geralmente a diversidade de canídeos está limitada de uma a cinco espécies. Existem apenas cinco espécies de canídeos endêmicas a um único país, a maioria se encontra ameaçada de extinção: o lobo vermelho (*Canis rufus*), o lobo etíopiano (*Canis simensis*), a raposa de Darwin (*Pseudalopex fulvipes*), a raposa da ilha (*Urocyon littoralis*) e *Pseudalopex vetulus*. Dos dois continentes com a maior diversidade, a América do Sul abriga 9 (das onze presente) espécies confinadas inteiramente ao sul do Panamá, enquanto a África possui oito endêmicos (das 13 espécies presentes). Dos 12 canídeos encontrados na Ásia, apenas dois são restritos àquele continente (ROGERS e KAPLAN, 2003; SILLERO-ZUBIRI, HOFFMAN *et al.*, 2004).

2.7. Volume endocraniano

Estimar o volume endocranial a partir de medidas externas do crânio tem sido explorado em estudos primatológicos. Martins (1990) mostra altas correlações entre o volume endocraniano observado e três medidas externas (comprimento, altura e largura da caixa encefálica) e os volumes calculados com as mesmas. O cálculo do volume encefálico através de medidas externas vem sendo muito estudado em fósseis, por serem estruturas frágeis, difíceis ou até impossíveis de manusear (FINARELLI, J. A. e FLYNN, 2007; FINARELLI, JOHN A. e FLYNN, 2009). Além disso, esse método não requer que o material esteja muito preservado nem acesso a recursos especiais ou equipamentos.

Levando-se em conta que um encéfalo maior representa mais neurônios por unidade de massa corpórea, e que isto implica num maior potencial das funções cognitivas (SOL, DUNCAN *et al.*, 2004), conclui-se que uma maior encefalização significa um ser mais inteligente. Seres mais inteligentes por sua vez, são mais capazes de resolver problemas cotidianos e captar melhor os sinais do meio ambiente e de outros indivíduos também (SOL, BACHER *et al.*, 2008). Mas o cérebro requer muito gasto energético para o organismo e requer por massa uma ordem a mais de magnitude de

energia do que outros tecidos somáticos. Por isso, a encefalização aparenta diminuir em resposta à redução da pressão predatória e domesticação o que sugere que volume cerebral em excesso é eliminado quando as demandas cognitivas são reduzidas (DUNBAR, 1998; FINARELLI, JOHN A. e FLYNN, 2009). Dentre os grupos de mamíferos, os Carnívora em particular vêm recebendo uma atenção considerável em relação ao padrão, época e possíveis causas da evolução do tamanho encefálico (FINARELLI, J. A. e FLYNN, 2007).

Juntamente com ungulados e primatas, os carnívoros mostraram uma correlação entre o tamanho do encéfalo e o nível de socialidade (DUNBAR e BEVER, 1998; PÉREZ-BARBERÍA, SHULTZ *et al.*, 2007; SHULTZ e DUNBAR, 2010). Pérez-Barbería e colaboradores (2007) ainda afirmam que o aumento do volume encefálico é o resultado da resolução de problemas ecológicos baseados em soluções sociais. Ou seja, a socialidade determinou um aumento do encéfalo, e não o contrário.

Os canídeos possuem um maior volume encefálico em relação aos outros membros da ordem Carnívora e, segundo a hipótese do cérebro social, (espécies que apresentam comportamento social possuem um maior cérebro) (DUNBAR, 1998) este fato deve-se ao surgimento de comportamentos sociais complexos nos canídeos (ainda que a hipótese do cérebro social não se aplique perfeitamente a todos os carnívoros, visto que os ursídeos também possuem um volume encefálico maior, mas são espécies solitárias (FINARELLI, JOHN A. e FLYNN, 2009)). Ainda não se sabe como o volume encefálico se comporta em relação a fatores ambientais e físicos dentre a família Canidae.

2.8. Força de mordida

A força de mordida vem sendo estudada em vários grupos de animais (HERREL, O'REILLY *et al.*, 2002; VAN DER MEIJ e BOUT, 2004; HUBER, EASON *et al.*, 2005), principalmente nos mamíferos (THOMASON, 1991; BINDER e VAN VALKENBURGH, 2000; CHRISTIANSEN e ADOLFSEN, 2005; WROE, MCHENRY *et al.*, 2005; CHRISTIANSEN e WROE, 2007; ROSS, DHARIA *et al.*, 2007; WROE e MILNE, 2007; BOURKE, WROE *et al.*, 2008; ELLIS, THOMASON *et al.*, 2008; FREEMAN e LEMEN, 2008; SACHETTI, CÁRDENAS *et al.*, 2009; SAKAMOTO, LLOYD *et al.*, 2009; SANTANA

e DUMONT, 2009; SLATER e VAN VALKENBURGH, 2009) utilizando uma variedade de métodos para calculá-la. Nos carnívoros, a força de mordida é de extrema importância devido à necessidade de subjugar a presa, abatê-la e consumi-la. E apesar de a massa corpórea dos carnívoros e de suas presas variarem bastante, a dieta carnívora geralmente exige um maior esforço muscular e resistência óssea dos crânios dos indivíduos que a seguem (CHRISTIANSEN e WROE, 2007).

Outra importância do estudo da força de mordida é se aprofundar na relação entre morfologia e ecologia/comportamento e responder se esta relação é de fato moldada pela seleção natural (WHEELWRIGHT, 1985; LOSOS, 1990; WAINWRIGHT, 1996; DUMONT, 1999). Os canídeos possuem uma dieta variada que vai desde predominantemente cupins e outros insetos em *Otocyon megalotis* (NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; CLARK, 2005), a dietas hiper-carnívoras (com alta predominância de carne) em lobos (*Canis lupus*) (MECH, 1974; NOWAK, MACDONALD *et al.*, 2004; MACNULTY, MECH *et al.*, 2007), entre outras espécies. Sabe-se que há uma variação na força de mordida dentre os carnívoros (RADINSKY, 1981; THOMASON, 1991; CHRISTIANSEN e ADOLFSEN, 2005; CHRISTIANSEN e WROE, 2007; WROE e MILNE, 2007) e recentemente Slater e van Valkenburgh (2009) mostraram que existe uma variação na resistência craniana entre três espécies de canídeos, o que indica que há diferenças na força de mordida dentre a família Canidae.

3. Métodos comparativos

Para responder questões envolvendo a comparação entre dois fenótipos ou de um fenótipo com uma variável ambiental dentre espécies ou dentre taxa mais elevados, o método comparativo é a técnica mais generalizada. Mas existe um problema: as espécies fazem parte de uma filogenia hierarquicamente estruturada e não podem ser consideradas independentes entre si para propósitos estatísticos. Esta não-independência pode ser contornada a princípio se informações adequadas sobre a filogenia estiverem disponíveis (FELSENSTEIN, 1985; HARVEY e PAGEL, 1991; PAGEL, 1999).

Felizmente, o aumento dos estudos filogenéticos e o acúmulo de informações científicas vêm modificando radicalmente o método comparativo. Existem duas tradições

na biologia comparativa, a escola dos descendentes e a escola das guildas. A maioria dos taxonomistas faz parte da escola dos descendentes (agrupam indivíduos com base em um ancestral comum) e a maioria dos ecólogos faz parte da escola das guildas (agrupam indivíduos com base nos hábitos). Seria ideal a união das duas escolas, as comparações são feitas para o entendimento da diversidade orgânica que normalmente significa descobrir as razões para mudanças ou estase evolutivas. Essa união permite incorporar informações de relação filogenética em testes comparativos (HARVEY e PAGEL, 1991).

Referências bibliográficas

BARDELEBEN, C., MOORE, R. L., WAYNE, R. K. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.37, p.815-831. 2005.

BINDER, W. J., VAN VALKENBURGH, B. Development of bite strength and feeding behaviour in juvenile spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). **J. Zool. London**, n.252, p.273-283. 2000.

BININDA-EMONDS, O. R. P., GITTLEMAN, J. L., PURVIS, A. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). **Biological Reviews**, v.74, p.143-175. 1999.

BOURKE, J., WROE, S., MORENO, K., MCHENRY, C., CLAUSEN, P. Effects of gape and tooth position on bite force and skull stress in the Dingo (*Canis lupus dingo*) using a 3-dimensional finite element approach. **PlosOne**, v.5, n.3, p.e2200. 2008.

CHRISTIANSEN, P., ADOLFSSON, J. S. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). **J. Zool. London**, v.266, p.133-151. 2005.

CHRISTIANSEN, P., WROE, S. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. **Ecology**, v.88, n.2, p.347-358. 2007.

CLARK, H. O. *Otocyon megalotis*. In: S. Anderson (Ed.). **Mammalian Species No. 766**. Chicago, Illinois: American Society of Mammalogists, 2005. *Otocyon megalotis*, p.1-5

DUMONT, E. R. The effect of food hardness on feeding behavior of frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. **J. Zool. London**, n.248, p.219-229. 1999.

DUNBAR, R. I. M. The Social Brain Hypothesis. **Evolutionary Anthropology**, p.178-190. 1998.

DUNBAR, R. I. M. ,BEVER, J. Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores. **Ethology**, n.104, p.695-708. 1998.

ELLIS, J. L., THOMASON, J. J., KEBREAB, E. ,FRANCE, J. Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and *in vivo* measurements. **Journal of Anatomy**, n.212, p.769-780. 2008.

EWER, R. F. **The Carnivores**. Ithaca, NY: Cornell University Press. 1998. 461 p.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, v.125, n.1, p.1-15. 1985.

FINARELLI, J. A. ,FLYNN, J. J. The evolution of encephalization in caniform carnivorans. **Evolution**, v.61, n.7, p.1758-1772. 2007.

FINARELLI, J. A. ,FLYNN, J. J. Brain-size evolution and sociality in Carnivora. **PNAS**. 2009.

FLYNN, J. J. ,GALIANO, H. Phylogeny of early tertiary Carnivora, with a description of a new species of *Protictis* from the middle Eocene of northwestern Wyoming. **American Museum Novitates**, n.2725, p.1-64. 1982.

FLYNN, J. J. ,NEDBAL, M. A. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs Incompatibility among Multiple Data Sets. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.9, n.3, p.414-426. 1998.

FREEMAN, P. W. ,LEMEN, C. A. Measuring bite force in small mammals with a Piezo-resistive sensor. **Journal of Mammalogy**, v.89, n.2, p.513-517. 2008.

GITTLEMAN, J. L. Carnivore brain size, behavioral ecology and phylogeny. **Journal of Mammalogy**, v.67, n.1, p.23-26. 1986.

GITTLEMAN, J. L. **Carnivore behavior, ecology and evolution**. Ithaca, NY: Cornell University Press, v.1. 1989. 620 p.

HARVEY, P. H. ,PAGEL, M. D. **The Comparative Method in Evolutionary Biology**. Oxford: Oxford University Press. 1991. 248 p.

HERREL, A., O'REILLY, J. C. ,RICHMOND, A. M. Evolution of bite performance in turtles. **Journal of Evolutionary Biology**, v.15, p.1083-1094. 2002.

HUBER, D. R., EASON, T. G., HUETER, R. E. ,MOTTA, P. J. Analysis of the bite force and mechanical desing of the feeding mechanism of the durophagous horn shark *Heterodontus francisci*. **The Journal of Experimental Biology**, n.208, p.3553-3571. 2005.

HUNT, R. M. ,TEDFORD, R. H. Phylogenetic relationships within the aeluroid Carnivora and implications of their temporal and geographic distribution. In: F. S. Szalay, M. J. Novacek, *et al* (Ed.). **Mammal Phylogeny: Placentals**. New York: Springer-Verlag, 1993. Phylogenetic relationships within the aeluroid Carnivora and implications of their temporal and geographic distribution., p.53-73

LOSOS, J. B. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in west indian *Anolis* lizards. **Evolution**, v.44, n.5, p.1189-1203. 1990.

MACDONALD, D. **The Encyclopedia of Mammals**. Nova Iorque-NY: Facts on File. 1993. 895 p.

MACNULTY, D. R., MECH, L. D. ,SMITH, D. W. A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. **Journal of Mammalogy**, v.88, n.3, p.595 - 605. 2007.

MECH, L. D. Canis lupus. In: S. Anderson (Ed.). **Mammalian Species No. 37**. Chicago, Illinois: American Society of Mammalogists, 1974. Canis lupus, p.1-6

NOWAK, R. M., MACDONALD, D. ,KAYS, R. W., Eds. **Walker's Carnivores of the World**. Baltimore, Maryland: The John Hopkins University Press. 2004.

PAGEL, M. D. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v.401, p.877-884. 1999.

PÉREZ-BARBERÍA, F. J., SHULTZ, S., DUNBAR, R. I. M. Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. **Evolution**, v.61, n.12, p.2811-2821. 2007.

PREVOSTI, F. J. Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. **Cladistics**, n.25, p.1-26. 2009.

RADINSKY, L. B. Evolution of skull shape in carnivores 1. Representative modern carnivores. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.15, 04.1981, p.369-388. 1981.

ROGERS, L., KAPLAN, G. **Spirit of the wild dog: the world of wolves, coyotes, foxes, jackals and dingoes**. Sydney: Allen and Unwin. 2003. 226 p.

ROSE, K. D., ARCHIBALD, J. D. **The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades** Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press. 2005. 280 p.

ROSS, C. F., DHARIA, R., HERRING, S. W., HYLANDER, W. L., LIU, Z., REFFERTY, K. L., RAVOSA, M. J., WILLIAMS, S. H. Modulation of mandibular loading and bite force in mammals during mastication. **Journal of Experimental Biology**, n.210, p.1046-1063. 2007.

SACHETTI, J. F. M., CÁRDENAS, R. Z., CAMACARO, F. I. L. Análisis biostático de las tensiones actuantes en el dentario del oso andino (*Tramarcos ornatus*) durante la mordedura. **Acta Zoológica Mexicana**, v.3, n.25, p.551-567. 2009.

SAKAMOTO, M., LLOYD, G. T., BENTON, M. J. Phylogenetically structured variance in felid bite force: the role of phylogeny in the evolution of biting performance. **Journal of Evolutionary Biology**, n.23, p.463-478. 2009.

SANTANA, S. E., DUMONT, E. R. Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats. **Journal of Evolutionary Biology**, v.22, p.2131-2145. 2009.

SHULTZ, S., DUNBAR, R. I. M. Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. **PNAS**, p.1-5. 2010.

SILLERO-ZUBIRI, C., HOFFMAN, M., MACDONALD, D. **Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status Survey and Conservation Action Plan**. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group. 2004. 430 p.

SLATER, G. J. ,VAN VALKENBURGH, B. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. **Journal of Zoology**, v.278, p.181-188. 2009.

SOL, D., BACHER, S., READER, S. M. ,LEFEBVRE, L. Brain size predicts the success of mammals species introduced into novel environments. **The American Naturalist**, v.172, p.63-71. 2008.

SOL, D., DUNCAN, R. P., BLACKBURN, T. M., CASSEY, P. ,LEFEBVRE, L. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. **PNAS**, v.102, n.15, p.5460-5465. 2004.

TEDFORD, R. H., TAYLOR, B. E. ,WANG, X. Phylogeny of the Caninae (Carnivora:Canidae): the living taxa. **American Museum Novitates**, n.3146, p.1-37. 1995.

THOMASON, J. J. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. **Canadian Journal of Zoology**, v.69. 1991.

VAN DER MEIJ, M. A. A. ,BOUT, R. G. Scaling of jaw muscle size and maximal bite forces in finches. **The Journal of Experimental Biology**, n.207, p.2745-2753. 2004.

VAN VALKENBURGH, B. Major patterns in the history of carnivorous mammals. **Annu. Rev. Earth Planet. Sci.**, n.27, p.463-493. 1999.

WAINWRIGHT, P. C. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes **Ecology**, v.77, n.5, p.1336-1343. 1996.

WANG, X. ,TEDFORD, R. H. **Dogs: their fossil relatives and evolutionary history**. New York, NY: Columbia University Press. 2008. 219 p.

WAYNE, R. K., GEFFEN, E., GIRMAN, D. J., KOEPFLI, K. P., LAU, L. M. ,MARSHALL, C. R. Molecular systematics of the Canidae. **Systematic Biology**, v.46, n.4, p.622-653. 1997.

WHEELWRIGHT, N. T. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology**, v.66, n.3, p.808-818. 1985.

WROE, S., MCHENRY, C. ,THOMASON, J. J. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. **Proceeding of the Royal Society** n.272, p.619-625. 2005.

WROE, S. ,MILNE, N. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of the carnivore skull shape. **Evolution**, v.61, n.5, 1.3.2007, p.1251-1260. 2007.

ZRZÁVY, J. ,RICÁNKOVÁ, V. Phylogeny of Recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets **Zoologica Scripta**, v.33, n.4, p.311-333. 2004.

Força de mordida e volume encefálico em canidae (mammalia: carnivora)

INTRODUÇÃO

5

Inúmeros trabalhos na área da ecomorfologia já mostraram que vários aspectos morfológicos influenciam diretamente no modo de vida das espécies e, também, na sua capacidade de sobrevivência. Em particular, a força de mordida está ligada à dieta e modo de forrageio, principalmente nos carnívoros que devem resistir a forças externas, já que suas presas podem tentar reagir ao ataque (Thomason 1991). O volume encefálico também afeta a capacidade de sobrevivência e adaptação dos organismos (Sol, Bacher, et al. 2008; Sol, Duncan, et al. 2004), por estar associado à inteligência e cognição, que por sua vez, são fatores essenciais para a vida e caça em grupo.

A força de mordida é um aspecto morfológico que vem sendo muito estudado, devido à sua capacidade de prever hábitos alimentares e comportamentos de caça, entre outros. Além de poder presumir vários aspectos ecológicos, há uma maior disponibilidade de crânios nas coleções (quando comparados a elementos do esqueleto pós-craniano), que possibilitam os estudos de força de mordida. Estudar a força de mordida em grandes mamíferos permitiu modelar o comportamento predatório de táxons fósseis (Wroe, McHenry, et al. 2005), analisar o comportamento predatório nos canídeos atuais (Slater e Van Valkenburgh 2009), e testar a correlação entre comportamento e força de mordida em morcegos (Santana e Dumont 2009). A força de mordida também já foi calculada para mamíferos de ordens variadas (Freeman e Lemen 2008; Ross, Dharia, et al. 2007; Thomason 1991), no urso andino (*Tremarctos ornatus*) (Sachetti, Cárdenas, et al. 2009), em cães domésticos (Ellis, Thomason, et al. 2008), entre outros.

Nos Carnívora, a força de mordida possui uma importância ainda maior devido à dificuldade imposta pela dieta carnívora em capturar e matar a presa. Estimativas da força de mordida nos carnívoros já mostraram grande utilidade em estudos ecológicos e paleontológicos sobre alimentação (Christiansen e Wroe 2007), estudos de alometria

30

craniana (Bourke, Wroe, et al. 2008; Christiansen e Adolfssen 2005), variação filogenética em felídeos (Sakamoto, Lloyd, et al. 2010) e até desenvolvimento em juvenis de hienas malhadas (*Crocuta crocuta*) (Binder e Van Valkenburgh 2000).

Uma característica morfológica pouco estudada nos carnívoros, mas muito estudada nos primatas é o volume craniano. O tamanho do cérebro e o volume endocranial costumam estar ligados à socialidade (Pérez-Barbería, Shultz, et al. 2007; Shultz e Dunbar 2010), aptidões cognitivas (Deaner, Isler, et al. 2007; González-Lagos, Sol, et al. 2010; Sol, Duncan, et al. 2004), e à adaptação a novos ambientes (Sol, Bacher, et al. 2008; Sol, Duncan, et al. 2004). Na ordem Carnivora não é diferente, já se atestou a relação do tamanho do cérebro com a dieta e modo de reprodução nos carnívoros (Gittleman 1989) assim como a relação entre encefalização e socialidade (Finarelli e Flynn 2009).

Algumas características dos canídeos são um atrativo para se estudar a força de mordida e a encefalização. Como por exemplo a variação na dieta e no método de caça, contendo espécies que se alimentam solitariamente de insetos, como o cachorro-orelha-de-morcego (*Otocyon megalotis*) (Clark 2005), e espécies hipercarnívoras que caçam em bando, como o cão selvagem africano (*Lycaon pictus*) (Malcom 1999). O método de caça, está intimamente ligado com o nível de socialidade dos canídeos, já que as espécies que caçam em grupo são também descritas como as mais sociais. E segundo a teoria do “cérebro social”, as espécies mais sociais devem ser também as espécies com os maiores encéfalos (Dunbar 1998).

Os resultados de estudos sobre as diferenças nas alometrias cranianas entre marsupiais carnívoros e membros da ordem Carnivora, mostram que cérebros menores permitem mais espaço para adutores de mandíbula primários e vice-versa {Wroe, 2007 #111}. O que leva à hipótese de que os carnívoros sacrificaram uma maior força de mordida (quando comparada aos marsupiais comedores de carne) por volume encefálico {Wroe, 2005 #271}. O objetivo deste trabalho é saber se o mesmo acontece dentro de um nível taxonômico menor, como a família Canidae. Ou seja, testar se as espécies com os maiores encéfalos também possuem as menores mordidas.

METODOLOGIA

Material examinado

As medidas usadas para as estimativas de força de mordidas foram tiradas de
 5 imagens de crânios de representantes de 33 espécies de Canidae (Apêndice A). Foram
 tomadas imagens de três vistas do crânio. As fotos das vistas dorsal e ventral foram
 tomadas alinhando-se o palato e a bula auditiva paralelamente ao substrato de apoio, e
 nas fotos da vista lateral alinhou-se a reta que vai do nasal à extremidade posterior do
 processo inter-parietal também de forma a deixá-la paralela ao substrato de apoio.
 10 Todas as fotos incluíram uma régua para registro de escala. Marcos anatômicos foram
 então colocados nas imagens para o cálculo das distâncias e áreas do crânio utilizadas
 neste trabalho. A colocação dos marcos anatômicos foi feita usando o software TpsDig
 2 (Rohlf 2006).

Força de mordida

A estimativa da força de mordida foi calculada baseada na teoria de vigas
 (Thomason 1991) que utiliza as áreas de secção transversal (as áreas foram estimadas
 através de coordenadas que delimitam as áreas, obtidas através do programa TpsDig
 20 2.0) dos músculos masseter (M) (Figura 1C) e temporal/pterigóide (T) (Figura 1A); as
 distâncias entre os centróides das áreas mencionadas para articulação temporo-
 mandibular (ATM) (Figura 1B); e a distância da ATM para ponto de aplicação da
 mordida (os caninos) que é denominada braço do momento ou alavanca (c) (Figura
 1B).

25

FIGURA 1

As áreas dos músculos (M e T) são multiplicadas por 300Kpa (quilopascal), que
 é o valor estimado para a força aplicada pelo músculo dos mamíferos (Weijs e Hillen
 30 1985) e pelas distâncias dos seus respectivos centróides para a ATM (dm e dt), em
 seguida são somadas e multiplicadas por dois, para equivaler aos dois lados do crânio.

Este valor total, dividido pelo braço do momento (c), equivale à força de mordida bruta (F).

$$F = \frac{2 \times (dm \times \{M \times 300KPa\} + dt \times \{T \times 300KPa\})}{c}$$

5 Como a força calculada a partir de crânios tende a subestimar as forças medidas *in vivo*, foi aplicado o método de correção de Thomason (1991). Apesar de ter sido muito criticado por se basear em apenas uma espécie (*Didelphis virginiana*) e consequentemente rejeitado por diversos autores (Christiansen e Adolfssen 2005; Wroe e Milne 2007) por supostamente não se aplicar a espécies maiores, este método
10 foi recentemente testado em predadores de massas similares aos canídeos e teve sua eficiência confirmada (Sakamoto, Lloyd, et al. 2010). O método de correção consiste na fórmula:

$$F_{corr} = 10^{(0,859 \times \log F + 0,559)}$$

15 Devido à grande influência do tamanho corpóreo na força de mordida (Christiansen e Adolfssen 2005; van der Meij e Bout 2004; Wroe, McHenry, et al. 2005), uma correção de tamanho se fez necessária. A força de mordida corrigida foi regredida (regressão linear simples) sobre a largura do crânio de cada indivíduo (Figura 2). A largura do crânio (La) foi considerada um indicador apropriado de tamanho e é o
20 melhor preditor de força de mordida (Sakamoto 2009). Esta análise gerou uma função utilizada para calcular a força de mordida baseada na largura do crânio (F_{larg}):

$$F_{larg} = 10^{(1,95 \times \log La - 1,12)}$$

Em seguida calculou-se o quociente da força de mordida (QFM) que consiste na
25 proporção entre a força de mordida corrigida e a força de mordida baseada na largura do crânio {Sakamoto, 2010 #251}:

$$QFM = \frac{F_{corr}}{F_{larg}}$$

O quociente não consiste num valor de força (em Pa), mas sim numa proporção isenta da influência do tamanho corpóreo{Sakamoto, 2010 #251}.

5 *Volume encefálico*

O cálculo do volume encefálico se baseou em Finarelli(2006), utilizando o logaritmo natural de três medidas externas da caixa craniana: altura (A), comprimento (C) e largura (L) (Figura 1).O método de Finarelli é apropriado pois as medidas utilizadas compreendem as dimensões externas do neurocrânio ao longo dos três eixos ortogonais. Eles correspondem aproximadamente à medidas utilizadas previamente na estimativa do volume craniano em primatas (ex. Elton et al. 2001; Martin 1990) e são consistentes com três medidas cranianas utilizadas por Young (1959) na definição de dimensões endocranianas (Finarelli, 2006).

15

$$Ln_{(vol. encefálico)} = -6,23 + 1,06.ln(A) + 0,28.ln(C) + 1,27.ln(L)$$

Após calcular o volume encefálico, foi realizada uma regressão linear simples entre o logaritmo do volume encefálico e o logaritmo do comprimento do crânio que gerou a seguinte função:

20

$$Log_{(vol. encefálico)} = 1,7501.log_{(comprimento)} - 2,0889$$

Essa função serviu para calcularmos um volume encefálico baseado no comprimento do crânio. Estimando um valor de volume encefálico através do comprimento do crânio, é gerado um valor bastante influenciado pelo tamanho do indivíduo, e para retirarmos essa influência, calculamos a proporção entre o volume encefálico estimado através das três medidas (vol. encefálico) e o volume estimado

25

através apenas do comprimento do crânio ($ve_{\text{comprimento}}$). Esta proporção é denominada quociente do volume encefálico (QVE) que é calculada pela fórmula:

$$QVE = \frac{vol. \text{encefálico}}{ve_{\text{comprimento}}}$$

- 5 Os valores de QVE, QFM, força de mordida e volume encefálico brutos obtidos para cada espécie foram então comparados através de uma Análise de Variância (ANOVA) seguida pelo teste *a posteriori* Tukey (Zar 1998).

Análise de Correlação

- 10 As variáveis calculadas tiveram sua correlação testada através dos seus contrastes independentes (diferenças entre taxas de evolução entre os nodos da filogenia) (Diniz-Filho 2000) utilizando o módulo PDTREE (Midford, Garland Jr., et al. 2005) do programa Mesquite (Maddison e Maddison 2007). Antes de realizar a
- 15 correlação entre os contrastes, foi realizado um diagnóstico das variáveis, para saber se esta análise é ideal. O diagnóstico testa a correlação entre o valor absoluto e seu desvio-padrão. Se não houver correlação, então os contrastes estão bem ajustados e pode-se prosseguir a análise. A análise dos contrastes impede que a filogenia do grupo influencie nos resultados das correlações, o que poderia gerar falsas correlações
- 20 baseadas somente no grau de relação filogenética entre as espécies. Os comprimentos dos ramos da filogenia em milhões de anos, assim como a sua topologia foram retirados de Perini e Russo, et al. (2010). Os comprimentos dos ramos, porém, passaram pela modificação de Grafen, com ρ de 0,5 para diminuir as chances de erro tipo I e adequar as variáveis de acordo com o método dos contrastes independentes
- 25 (Díaz-Uriarte e Garland Jr. 1996; Grafen 1989).

RESULTADOS

Força de Mordida

A espécie que apresentou o maior quociente de força de mordida foi o cachorro-vinagre (*Speothos venaticus*) (Tabela 1), seguido do cão selvagem asiático (*Cuon alpinus*). Em terceiro lugar ficou a raposa de Darwin (*Lycalopex fulvipes*) seguida do cão selvagem africano (*Lycaon pictus*). As três espécies com os menores quocientes de força de mordida são a raposa-cinzenta-do-litoral (*Urocyon littoralis*) a raposa pálida (*Vulpes pallida*) e a raposa do cabo (*Vulpes chama*).

10 Volume encefálico

As espécies com os maiores valores de QVE são o cachorro-vinagre (Tabela 1), o cão selvagem asiático e o cão selvagem africano. Já os menores valores de QVE pertencem ao lobo da Etiópia (*Canis simensis*), à raposa de Ruppell (*Vulpes rueppelli*) e ao cachorro guaxinim (*Nyctereutes procyonoides*). Quanto ao volume encefálico bruto, as espécies com os maiores valores são o lobo cinza (*Canis lupus*), o cão selvagem africano e o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*). As espécies com os menores volumes encefálicos foram o cachorro guaxinim, a raposa de Ruppell e a raposa do deserto.

A análise de variância do QVE mostra que *Canis familiaris hallstromi* e *Lycalopex fulvipes* foram as únicas espécies que não apresentaram diferenças significativas com nenhuma outra espécie. *Alopex lagopus*, *A. microtis*, *C. aureus*, *C. brachyurus*, *C. f. dingo*, *C. latrans*, *C. mesomelas*, *C. rufus*, *C. simensis*, *Cerdocyon thous*, *L. vetulus*, *L. griseus*, *V. velox*, *V. vulpes*, *V. zerda* se diferenciam de *Lycaon pictus*, *Speothos venaticus*, *Vulpes chama* e *Cuon alpinus*. *Canis adustus*, *O. megalotis*, *L. culpaeus*, *L. sechurae* se também se diferenciam dessas 4 espécies com adição de *Urocyon littoralis*. *Urocyon cinereoargenteus* se diferencia das 4 e também de *N. procyonoides* já *C. Lupus*, destas 5 e também de *V. Rueppelli*. Além de *Urocyon cinereoargenteus* e *C. lupus*, *N. procyonoides* também se diferencia de *V. pallida*, *V. macrotis*, *V. chama*, *U. littoralis*, *Speothos venaticus*, *Lycaon pictus*, *Cuon alpinus*. *Vulpes bengalensis* só se diferencia de *Speothos venaticus*.

TABELA 1

Análise de correlação

5 Todas as variáveis mostraram uma correlação nula entre os contrastes padronizados e a raiz quadrada da soma dos tamanhos dos ramos corrigidos, indicando que são dados aptos para este tipo de análise (Tabela 2).

TABELA 2

10 Há uma forte correlação entre os contrastes independentes da Força de mordida corrigida e do volume encefálico, mas nenhuma correlação entre os quocientes QFM e QVE. A correlação entre os quocientes e os valores brutos foi baixa para a força de mordida, e nula para o volume encefálico (Tabela 3).

15

TABELA 3

DISCUSSÃO

20

As estimativas de força de mordida e volume encefálico destacaram os hipercarnívoros que caçam em grupo (*Lycaon*, *Cuon* e *Speothos*) e apenas estes possuem correlação entre QFM e QVE. Os valores de QFM parecem estar relacionados com a morfologia do crânio, assim como os resultados de QVE que

25 também apontam para uma associação maior com a morfologia craniana do que com características ecológicas. Já os valores brutos, ou seja, sem correção para o tamanho dos indivíduos, mostraram o padrão esperado, tendo os maiores valores para as maiores espécies, e os menores valores para as espécies menores.

30 *Quociente de força de mordida*

As espécies que possuem os maiores valores que QFM são as espécies que apresentam dieta hipercarnívora, com exceção de *Lycalopex fulvipes*. No entanto a amostra desta espécie é de apenas dois indivíduos, fator que contribui para os resultados encontrados para esta espécie. O lobo, o cão selvagem asiático, o cão selvagem africano são conhecidamente hipercarnívoros, e até o momento apenas suspeitava-se que o cachorro-vinagre também se encaixava neste grupo. Em relação aos outros canídeos, estas três espécies possuem focinhos relativamente mais largos, mais vantagens mecânicas dos adutores da mandíbula, mandíbulas mais profundas, dentes anteriores (incisivos e caninos) maiores, molares pós-carniceiros trituradores reduzidos, lâminas (trigonídeos) alongados em seus m1 inferiores (Gittleman 1989). Em todos, com exceção do lobo (que não apresentou valores altos de QFM) o talonídeo do m1 também se tornou uma “lâmina”, e é chamado de “esporão cortante” (*trenchant heel*). O efeito deste esporão é alongar a lâmina e assim, aumentar o corte feito por ela.

Várias das características supracitadas servem para aumentar a eficácia da caça na derrubada da presa, resistência à forças de torsão e auxílio no corte da carne. Mas a característica que aumenta a força de mordida consideravelmente é a redução da fileira dos dentes, pela diminuição dos molares pós-carniceiros (van Valkenburgh 2007) que é encontrada nas espécies com maior QFM. No geral os canídeos possuem três molares superiores e três inferiores, mas o cachorro-vinagre possui apenas um molar superior e dois inferiores (Beisiegel e Zuecher 2005), o cachorro selvagem asiático possui dois molares superiores e dois inferiores (Cohen 1978) e o cachorro selvagem africano possui dois molares superiores e três inferiores (Gittleman 1989).

Apesar de possuir uma dieta hipercarnívora, e caçar indivíduos cuja massa corpórea ultrapassa a sua própria, o lobo não atingiu o mesmo valor de QFM que as outras espécies. Isto ocorre possivelmente porque não possui as mesmas características que os demais, talvez por uma menor capacidade de adaptação, ou talvez porque descende de um grupo de espécies muito grandes (ex.: *Canis armbrusteri*) (Prevosti 2009; Wang e Tedford 2008), que não precisavam de adaptações para auxiliar na captura de suas presas.

A razão para a qual a raposa *Urocyon littoralis* esteja entre os menores valores e a espécie mais próxima, *U. cinereoargenteus* possui um QFM mediano, pode ser porque a primeira espécie está restrita à um conjunto de ilhas no sul da Califórnia (EUA), que foi colonizada apenas uma vez a mais de 10 mil anos atrás . A raposa-das-
 5 ilhas vem sofrendo desde então fortes pressões seletivas que resultaram numa diminuição do tamanho corpóreo e outras diferenças genéticas(Moore e Collins 1995; Wang e Tedford 2008).

Sabe-se muito pouco sobre a raposa pálida (*Vulpes pallida*), existindo várias lacunas no conhecimento da sua distribuição, posição filogenética, biologia e ecologia.
 10 A raposa pálida é muito pequena (2-3,6 kg) e possui uma dieta essencialmente herbívora, comendo essencialmente bagas, melões e matéria vegetal. Ela também se alimenta de pássaros, pequenos roedores e répteis, e invertebrados e possui um nasal alongado e um crânio frágil. A raposa-do-cabo (*Vulpes chama*) também possui o focinho estreito e alongado além de um arco zigomático fraco. Se alimenta de
 15 pequenos vertebrados, invertebrados e frutas (Sillero-Zubiri, Hoffman, et al. 2004). Era esperado que as raposas apresentassem os menores valores de QFM já que a hipercarnivoria não surgiu entre os Vulpinae durante sua história evolutiva. As raposas também sempre se mantiveram conservativas em relação a seus tamanhos corpóreos e por isso, sempre caçam presas bem menores que si mesmas (Wang e Tedford
 20 2008).

Força de mordida

Diferentemente dos resultados de QFM, os resultados da força de mordida
 25 corrigida apresentam uma influência direta do tamanho corpóreo dos indivíduos, tanto nos maiores valores, quanto nos menores. A disparidade entre as variáveis é mostrada na falta de correlação entre os contrastes das mesmas. As quatro espécies que mostraram os maiores valores de força de mordida são também as quatro espécies com a maior massa corporal. *Canis lupus* com 40 kg, *Lycaon pictus* com 28 kg, *C. rufus*
 30 e *Chrysocyon brachyurus* com 28 e 25 kg respectivamente (Nowak, Macdonald, et al. 2004).

Quociente de volume encefálico

As três espécies com maiores valores QVE foram o cachorro-vinagre, o cão selvagem asiático e o cão selvagem africano. (ver Tabela 3). Considerando-se a teoria do cérebro social que diz que espécies que apresentam comportamento social possuem um cérebro maior (Dunbar 1998), pode-se especular que *Speothos*, *Cuon* e *Lycaon* possuem os maiores valores de QVE por serem espécies sociais, que vivem e caçam em bando. Isto acontece porque espécies sociais precisam ter uma cognição (que está diretamente ligada com a socialidade) bem desenvolvida para, desta forma, comunicarem-se mais facilmente entre si.

Apesar de *C. lupus* também ser uma espécie social seu QVE foi o 10º maior valor, provavelmente devido ao mesmo motivo pelo qual seu QFM também não ser um dos quatro maiores, um conservativismo genético (Vilà, Amorim, et al. 1999). Além de não estar entre os quatro maiores valores, o lobo ainda encontra-se abaixo de quatro espécies de raposas que não vivem em sociedade nem caçam em bando. Por isso, os resultados sugerem que o Quociente de Volume Encefálico está ligado à socialidade apenas nas espécies que caçam em bando (com exceção de *C. lupus*), e também à forma do crânio das mesmas, já que *Speothos*, *Cuon* e *Lycaon* possuem morfologias cranianas bastante semelhantes. Indicando portanto, que as mesmas convergências adaptativas que aumentaram seu poder de mordida, de alguma forma também aumentaram sua caixa craniana. Outra possibilidade é que, para melhor resistir às forças de torsão, houve um aumento na espessura dos ossos da calota craniana, o que pode ter influenciado esta análise, por ser baseada em medidas cranianas externas.

Volume encefálico

Assim como a força de mordida corrigida, o volume encefálico bruto está diretamente ligado ao tamanho das espécies já que o maior valor de VE pertence à maior espécie (*Canis lupus*) e o menor valor, à menor espécie (*Vulpes zerda*). A influência do tamanho em ambas também é visível devido à forte correlação entre força

de mordida e volume encefálico e à ausência de correlação entre seus respectivos quocientes (Tabela 3). Na análise de correlação dos contrastes, o QVE não se relacionou ao volume encefálico bruto, indicando que a utilização de um quociente corrige significativamente os dados.

5

Análise de correlação

Não houve correlação entre o Quociente de força de mordida e o quociente de volume encefálico, apesar de os três maiores valores de QFM também serem os maiores valores de QVE. Isso mostra que apesar de ambas as variáveis estarem ligadas a morfologia craniana elas são independentes na família Canidae. A diferença morfológica e portanto de força de mordida e volume encefálico é muito mais abrupta entre o grupo *Lycaon+Cuon+Speothos* e os outros canídeos, do que dentro da família em si. Por isso, o cálculo do QFM do QVE foi eficiente em apontar e diferenciar os hipercarnívoros e que caçam em bando, mas não diferenciou dentro das espécies restantes as mais carnívoras das menos carnívoras nem as solitárias das sociais. Ou seja, somente nos hipercarnívoros existe uma correlação entre força de mordida e volume encefálico. Estes resultados estão de acordo com análises em insetívoros e primatas que correlacionam especialização dietária com aumento da encefalização (Bauchot e Stephan 1966, 1969 *apud* (Gittleman 1986)). Outros estudos, envolvendo taxas de consumo ativo (ACR) encontraram uma correlação positiva entre ACR e socialidade (Wilmsers e Stahler 2002). Em situações onde a ingestão rápida é favorecida, como por exemplo entre filhotes de uma mesma ninhada ou adultos se alimentando comunalmente de uma mesma presa, a seleção deverá favorecer aqueles com uma dentição mais cortante e maior força de mordida (van Valkenburgh 2007).

CONCLUSÃO

Concluimos a partir deste trabalho, que a força de mordida e o volume encefálico estão ligados ao tamanho corporal dos indivíduos, e que não se deve utilizá-las em análises sem que estejam corrigidas para o tamanho. O Quociente de Força de

Mordida está relacionado à morfologia craniana visto que as espécies hipercarnívoras (que possuem inúmeras adaptações na morfologia do crânio para tal) possuíram os maiores valores do quociente e as espécies onívoras (com formatos de crânio conspícuos), os menores. O Quociente de Volume Encefálico aparentemente, também se relacionou com a morfologia do crânio, mas nem tanto com o nível de socialidade das espécies. O QFM e o QVE se relacionam apenas nos seus extremos: as espécies com os maiores QFMs que também possuem os maiores QVEs são as que caçam em bando, presas maiores que si mesmas. Indicando uma relação entre a especialização na dieta e um aumento do encéfalo (e da socialidade).

Bibliografia

BeisiegelBdM ,Zuecher GL (2005). *SpeothosVenaticus*. In: Mammalian Species No. 783.American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois, 1-6

Binder WJ ,Van Valkenburgh B (2000). Development of bite strength and feeding behaviour in juvenile spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). J. Zool. London 273-283

Bourke J, Wroe S, Moreno K, McHenry C ,Clausen P (2008). Effects of gape and tooth position on bite force and skull stress in the Dingo (*Canis lupus dingo*) using a 3-dimensional finite element approach. PlosOne 5:e2200

Christiansen P ,Adolfsson JS (2005). Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). J. Zool. London 266:133-151

Christiansen P ,Wroe S (2007). Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. Ecology 88:347-358

Clark HO (2005). *Otocyon megalotis*. In: Mammalian Species No. 766.American Society of Mammalogists Chicago, Illinois, 1-5

Cohen JA (1978). *Cuon alpinus*. In: Mammalian Species No. 100.American Society of Mammalogists Chicago, Illinois, 1-3

Deaner RO, Isler K, Burkart J ,van Schaik C (2007). Overall brain size, and not encephalization quotient, best predicts cognitive ability across non-human primates. Brain Behav. Evol. 115-124

Díaz-Uriarte R ,Garland Jr. T (1996). Testing hypothesis of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from brownian motion. *Systematic Biology* **45**:27-47

5 Diniz-Filho JAF (2000). Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos Editora, Ribeirão Preto,

Dunbar RIM (1998). The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 178-190

10 Ellis JL, Thomason JJ, Kembreab E ,France J (2008). Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and *in vivo* measurements. *Journal of Anatomy* 769-780

15 Finarelli JA (2006). Estimation of endocranial volume through the use of external skull measurements in the Carnivora (Mammalia). *Journal of Mammalogy* **87**:1027-1036

Finarelli JA ,Flynn JJ (2009). Brain-size evolution and sociality in Carnivora. *PNAS*

20 Freeman PW ,Lemen CA (2008). Measuring bite force in small mammals with a Piezo-resistive sensor. *Journal of Mammalogy* **89**:513-517

Gittleman JL (1986). Carnivore brain size, behavioral ecology and phylogeny. *Journal of Mammalogy* **67**:23-26

25 Gittleman JL (1989). Carnivore behavior, ecology and evolution. Cornell University Press, Ithaca, NY,

González-Lagos C, Sol D ,Reader SM (2010). Large-brained mammals live longer. *Journal of Evolutionary Biology* 1064-1074

30 Grafen A (1989). The Phylogenetic Regression. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **326**:119-157

Maddison WP ,Maddison DR 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2.0. <http://mesquiteproject.org>

35 Malcom JR (1999). African wild dog. In: The encyclopedia of mammals.Andromeda Oxford Limited, Oxford, United Kingdom, 56-61

Midford PET, Garland Jr. T ,Maddison WP 2005. PDAP: Package of Mesquite. 1.07.

40 Moore CM ,Collins PW (1995). *Urocyon littoralis*. In: Mammalian Species No. 489.American Society of Mammalogists Chicago, Illinois, 1-7

45

- Pérez-Barbería FJ, Shultz S ,Dunbar RIM (2007). Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution* **61**:2811-2821
- 5 Perini FA, Russo CAM ,Schrage CG (2010). The evolution of south american endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism *European Society for Evolutionary Biology* 311-322
- 10 Prevosti FJ (2009). Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. *Cladistics* 1-26
- Rohlf FJ 2006. TpsDig. 2.0. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY.
- 15 Ross CF, Dharia R, Herring SW, Hylander WL, Liu Z, Refferty KL, Ravosa MJ ,Williams SH (2007). Modulation of mandibular loading and bite force in mammals during mastication. *Journal of Experimental Biology* 1046-1063
- 20 Sachetti JFM, Cárdenas RZ ,Camacaro FIL (2009). Análisis biostático de las tensiones actuantes en el dentario del oso andino (*Tramarcos ornatus*) durante la mordedura. *Acta Zoológica Mexicana* **3**:551-567
- 25 Sakamoto M, Lloyd GT ,Benton MJ (2010). Phylogenetically structured variance in felid bite force: the role of phylogeny in the evolution of biting performance. *Journal of Evolutionary Biology* 463-478
- 30 Santana SE ,Dumont ER (2009). Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats. *Journal of Evolutionary Biology* **22**:2131-2145
- Shultz S ,Dunbar RIM (2010). Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *PNAS* 1-5
- 35 Sillero-Zubiri C, Hoffman M ,Macdonald D (2004). Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK,
- 40 Slater GJ ,Van Valkenburgh B (2009). Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology* **278**:181-188
- Sol D, Bacher S, Reader SM ,Lefebvre L (2008). Brain size predicts the success of mammals species introduced into novel environments. *The American Naturalist* **172**:63-71
- 45 Sol D, Duncan RP, Blackburn TM, Cassey P ,Lefebvre L (2004). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *PNAS* **102**:5460-5465

Thomason JJ (1991). Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* **69**:

- 5 van der Meij MAA ,Bout RG (2004). Scaling of jaw muscle size and maximal bite forces in finches. *The Journal of Experimental Biology* 2745-2753

van Valkenburgh B (2007). *Déjà vu*: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora *Integrative and Comparative Biology* **47**:147-163

- 10 Vilà C, Amorim IR, Leonard JA, Posada D, Castroviejo J, Petrucci-Fonseca F, Crandall KA, Ellengren H ,Wayne RK (1999). Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology* **8**:2089-2103

- 15 Wang X ,Tedford RH (2008). Dogs: their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press, New York, NY,

Weijjs WA ,Hillen B (1985). Cross-sectional areas and estimated intrinsic strength of the human jaw muscles. *Acta Morphol. Neerl. Scand.* **23**:267-274

- 20 Wllmers CC ,Stahler DR (2002). Constraints on active-consumption rates in gray-wolves, coyotes and grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology* **80**:1256-1261

- 25 Wroe S, McHenry C ,Thomason JJ (2005). Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceeding of the Royal Society* 619-625

Wroe S ,Milne N (2007). Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of the carnivore skull shape. *Evolution* **61**:1251-1260

- 30 Zar JH (1998). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ,

Figure 1

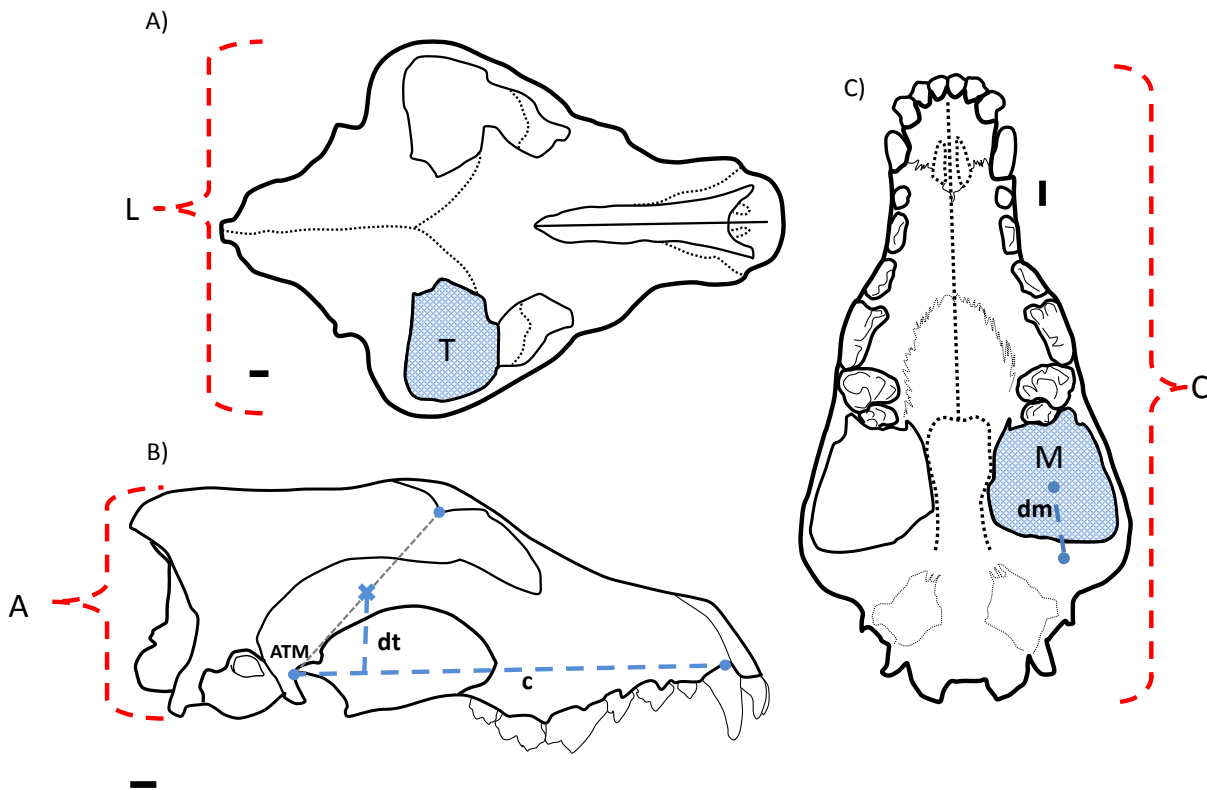


Table 1

Species/ subspecies	Bite force	BFQ	Brain volume	BVQ	"n"
<i>A. lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	140.61	132.85	40.04	101.31	37
<i>A. microtis</i> (Sclater, 1882)	312.12	133.17	70.55	101.81	21
<i>C. adustus</i> Sundevall, 1847	248.69	108.81	62.57	94.71	30
<i>C. aureus</i> Linnaeus, 1758	254.69	118.12	64.01	101.58	30
<i>C. simensis</i> Ruppel, 1835	413.39	143.48	88.10	85.57	8
<i>C. f. dingo</i> (Meyer, 1793)	494.48	140.84	92.24	102.23	33
<i>C. f. hallstromi</i> (Troughton, 1957)	298.52	118.78	66.33	113.38	6
<i>C. latrans</i> Say, 1823	397.10	133.14	90.54	100.19	30
<i>C. lupus</i> Linnaeus, 1758	830.51	138.59	159.29	107.18	30
<i>C. mesomelas</i> Schreber, 1775	243.41	129.68	58.06	98.55	30
<i>C. rufus</i> Audubon e Bachman, 1851	530.52	132.84	102.98	92.96	6

<i>C. brachyurus</i> (Illiger, 1815)	525,54	126,87	120,84	104,10	22
<i>C. alpinus</i> (Pallas, 1811)	497,74	148,24	110,88	139,01	20
<i>C. thous</i> (Hamilton Smith, 1839)	184,16	115,96	48,82	96,72	32
<i>L. fulvipes</i> (Martin, 1837)	182,93	147,61	34,41	91,92	2
<i>L. vetulus</i> (Lund, 1842)	125,14	122,09	37,77	104,26	18
<i>L. culpaeus</i> (Molina, 1782)	281,57	125,03	63,30	93,34	31
<i>L. griseus</i> (Gray, 1837)	154,29	130,61	41,76	100,01	30
<i>L. gymnocercus</i> (Fischer, 1814)	190,32	123,19	47,66	86,65	30
<i>L. sechurae</i> (Thomas, 1900)	168,33	140,20	34,66	89,06	30
<i>L. pictus</i> (Temminck, 1820)	719,03	144,07	146,94	131,61	30
<i>N. procyonoides</i> (Gray, 1834)	147,29	132,77	28,20	81,74	30
<i>O. megalotis</i> (Desmarest, 1822)	111,64	121,62	32,24	91,65	30
<i>S. venaticus</i> (Lund, 1842)	287,88	155,89	65,48	141,35	21
<i>U. cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	136,97	127,85	36,58	102,76	39
<i>U. littoralis</i> (Baird, 1858)	98,14	107,46	30,96	115,74	30
<i>V. zerda</i> (Zimmerman, 1780)	72,60	124,77	20,65	101,84	30
<i>V. bengalensis</i> (Shaw, 1800)	139,85	127,75	33,51	104,17	10
<i>V. chama</i> (Smith, 1833)	136,21	93,01	47,75	130,83	19
<i>V. macrotis</i> Merriam, 1888	92,53	110,30	30,76	107,25	21
<i>V. pallida</i> (Cretzschmar, 1827)	103,31	97,05	30,72	112,32	19
<i>V. rueppelli</i> (Schinz, 1825)	114,39	125,10	27,86	83,60	30
<i>V. velox</i> (Say, 1823)	134,36	119,24	34,60	101,10	14
<i>V. vulpes</i> Linnaeus, 1758	224,27	124,24	52,74	97,69	32

Table 2

Variable/indicator	r	R ²	F	p
Bf	-0,132	0,017	0,428	0,259
BFQ	-0,145	0,021	0,518	0,239
Vol	-0,116	0,013	0,327	0,286
BVQ	-0,044	0,001	0,046	0,415

Tabela 3

r	Fm	QFM	Vol	QVE
Fm	1	0,37	0,97	-
QFM	0,37	1	-	0,049
Vol	0,97	-	1	0,076
QVE	-	0,049	0,076	1

Legendas

Figura 1. Esquema mostrando as áreas e distâncias utilizadas no cálculo da força de mordida (em azul) e do volume encefálico (em vermelho). “M” e “T” são as áreas de secção transversal dos músculos masseter e temporal respectivamente. A distância entre o centróide da área do masseter e o ponto de articulação temporo-mandibular (“ATM”) é denominada “dm” e esta distância no músculo temporal é denominada “dt”. A distância entre a ATM e o ponto de aplicação da mordida, ou braço de momento, é denominado “c”. As distâncias “A”, “C” e “L” são respectivamente altura, comprimento e largura do crânio.

Tabela 1. Tabela mostrando os táxons utilizados nas análises com seus valores de QFM, força de mordida corrigida, QVE, volume encefálico bruto e a quantidade (“n”) de espécimes de cada espécie.

Tabela 2. Valores do coeficiente de correlação de Pearson (r), de coeficiente de Fisher (F), coeficiente de determinação (R^2) e de probabilidade (p), resultados da análise de correlação entre os contrastes independentes e seus desvios-padrão para cada variável.

Tabela 3. Valores do coeficiente de correlação de Pearson (r) das análises de correlação entre as variáveis: quociente da força de mordida (QFM), quociente do volume encefálico (QVE), força de mordida (F_m) e volume encefálico (Vol).

Apêndice A - Espécimes de museu utilizados no estudo.

Alopex lagopus – AMNH 15604; AMNH 15605; AMNH 275536; AMNH 19326; AMNH 18260; AMNH 19322; AMNH 18261; AMNH 19323; AMNH 19324; AMNH 18262; AMNH 19328; AMNH 19480; AMNH 19483; AMNH 19329; AMNH 35381; AMNH 35371; AMNH 143903; AMNH 22715; AMNH 22717; AMNH 22809; AMNH 19327; AMNH 19330; AMNH 19331; AMNH 19391; AMNH 28114; AMNH 28115; AMNH 28118; AMNH 35371; AMNH 35381; AMNH 77830; AMNH 135577; MVZ 40074; MVZ 40077; MVZ 40079; MVZ 40085; MVZ 134450.

Atelocynus microtis – AMNH 95284; AMNH 95285; AMNH 76031; AMNH 76579; AMNH 98639; FMNH 52491; FMNH 98080; FMNH 98081; FMNH 93955; MVZ 136657; MVZ 157978; MACN 31-58; MACN 31-59; MNHN 1879-407; MPEG 8866; MPEG 4252; MPEG 854; NMNH 361013; MNRJ 650; MZUSP 19753; MZUSP 19754.

Canis adustus – AMNH 117598; AMNH 117597; AMNH 216344; AMNH 82090; AMNH 8066; AMNH 80924; AMNH 116335; AMNH 160990; AMNH 116333; AMNH 160989; AMNH 160997; AMNH 116334; AMNH 80662; AMNH 169447; AMNH 81039; AMNH 81037; AMNH 52049; AMNH 36377; AMNH 83131; AMNH 83130; AMNH 114174; AMNH 27725; AMNH 54212; AMNH 114255; AMNH 114259; AMNH 179136; AMNH 114278; AMNH 52057; AMNH 187718; AMNH 119945.

Canis aureus – AMNH 88709; AMNH 88708; AMNH 80; AMNH 54033; AMNH 81040; AMNH 27727; AMNH 27726; AMNH 27735; AMNH 27733; AMNH 27732; AMNH 27739; AMNH 114175; AMNH 187714; AMNH 30; AMNH 29; AMNH 10071; AMNH 54030; AMNH 54032; AMNH 32; AMNH 10072; AMNH 47; AMNH 34; AMNH 31; AMNH 117596; FMNH 98336; FMNH 98341; FMNH 98340; MVZ 118415; MVZ 149524; MVZ 173749.

Canis familiaris dingo – AMNH 197746; AMNH 197747; AMNH 197748; AMNH 100318; AMNH 35175; AMNH 173525; AMNH 65848; AMNH 183433; AMNH 65845; AMNH 18077; AMNH 65846; AMNH 153664; AMNH 153663; AMNH 153629; AMNH 154465; AMNH 183434; FMNH 156136; FMNH 54203; FMNH 119852; FMNH 33598; FMNH 119851; FMNH 129799; MVZ 119675; MVZ 124399; MVZ 129305; MVZ 129306; MVZ 133283; MVZ 152804; MVZ 114371; MVZ 120938; MVZ 120939; MVZ 120940.

Canis familiaris hallstromi – AMNH 104074; AMNH 151839; AMNH 151841; AMNH 151842; AMNH 151803; AMNH 104073.

Canis latrans – AMNH 188742; AMNH 188740; AMNH 42467; AMNH 25235; AMNH 21270; AMNH 21400; AMNH 21268; AMNH 21272; AMNH 21271; AMNH 21273; AMNH 254809; AMNH 206831; AMNH 214893; AMNH 26006; AMNH 26005; AMNH 212412; AMNH 99130; AMNH 1308; AMNH 1318; AMNH 1314; AMNH 1309; MVZ

37290; MVZ 37291; MVZ 51979; MVZ 70473; MVZ 25897; MVZ 55223; MVZ 88574; MNRJ 32369.

Canis lupus – AMNH 19348; AMNH 16849; AMNH 29040; AMNH 19493; AMNH 22940; AMNH 19493; AMNH 22940; AMNH 16851; AMNH 121497; AMNH 34447; AMNH 121469; AMNH 42119; AMNH 42069; AMNH 169529; AMNH 169526; AMNH 169527; AMNH 34959; AMNH 5379/6767; AMNH 18214; AMNH 42084; AMNH 18217; AMNH 45602; AMNH 17466; AMNH 2247; AMNH 6769/5381; AMNH 10697; MVZ 31043; MVZ 119832; MVZ 119835; MVZ 119836; MVZ 123978; MNRJ 32366.

Canis mesomelas – AMNH 114279; AMNH 114275; AMNH 114272; AMNH 114258; AMNH 114260; AMNH 70167; AMNH 90359; AMNH 54206; AMNH 54207; AMNH 54213; AMNH 114176; AMNH 114177; AMNH 82398; AMNH 161150; AMNH 161143; AMNH 161148; AMNH 27729; AMNH 27734; AMNH 27730; AMNH 27731; AMNH 27736; MVZ 117808; MVZ 117809; MVZ 117810; MVZ 117811; MVZ 165148; MVZ 165150; MVZ 165151; MVZ 165154; MVZ 165158.

Canis simensis – AMNH 81001; AMNH 214799; FMNH 32940 ;FMNH 28492; FMNH 27011; FMNH 8170; FMNH 27010; FMNH 27012.

Canis rufus – AMNH 100225; FMNH 104995; FMNH 104662.

Cerdocyon thous – AMNH 149297; AMNH 74460; AMNH 247707; AMNH 214710; AMNH 215127; AMNH 214708; AMNH 214706; AMNH 30624/7; AMNH 75461; AMNH 75199; AMNH 181485; AMNH 149301; AMNH 181486; AMNH 149300; AMNH 139230; AMNH 76751; AMNH 136286; AMNH 133925; AMNH 96179; AMNH 134049; AMNH 134051; AMNH 74460; AMNH 214705; AMNH 209123; AMNH 209128; AMNH 214709; AMNH 209127.

Chrysocyon brachyurus – AMNH 71179; AMNH 133941; AMNH 120999; AMNH 133940; FMNH 44534; FMNH 137425; FMNH 101848; FMNH 125401; FMNH 96003; FMNH 46003; FMNH 28311; FMNH 28313; FMNH 28312; MNHN 1897-452; MNHN 1962-1514; MPEG 1419; USNM 270371; USNM 261023; USNM 261022; USNM 314863; MNRJ 640; MNRJ 664.

Cuon alpinus – AMNH 54544; AMNH 54984; AMNH 54842; AMNH 43144; AMNH 101773; AMNH 102083; AMNH 60775; FMNH 35813; FMNH 35814; FMNH 35815; FMNH 39182; FMNH 33500; FMNH 36001; FMNH 91246; FMNH 104389; MNHN 1927-1251; MNHN 1927-1252; USNM 83522; USNM 196976; USNM 258648;.

Lycalopex culpaeus – AMNH 214705; AMNH 60570; AMNH 262663; AMNH 67090; AMNH 35945; AMNH 36454(2); AMNH 36454; AMNH 46534; AMNH 67088; AMNH 67089; MLP 1749; MLP 1264; MLP 1266; MACN 15022; MACN 15023; MACN 15031;

MACN 15037; MACN 15043; MACN 15045; MACN 15047; MACN 15050; MACN 15053; MACN 15054; MACN 15055; MACN 15056; MACN 15057; MACN 15059; MACN 15061; MACN 15067.

Lycalopex fulvipes – FMNH 23815; 23814.

Lycalopex griseus – AMNH 33293; AMNH 70238; AMNH 69584; AMNH 91672; AMNH 69583; AMNH 91098; AMNH 41504; AMNH 41509; AMNH 41506; AMNH 41507; AMNH 41502; AMNH 41505; AMNH 41503; AMNH 41508; AMNH 17441a; AMNH 17440b; AMNH 17440a; AMNH 17441b; AMNH 14081; FMNH 50796; FMNH 50792; FMNH 25610; FMNH 50794; FMNH 50793; FMNH 25609; FMNH 154639; MVZ 116316; MVZ 141627; MLP PGR712; MLP PGR5IX974.

Lycalopex gymnocercus – AMNH 235988; AMNH 235991; AMNH 246968; AMNH 246967; AMNH 235987; AMNH 235990; AMNH 235989; AMNH 205757; AMNH 205760; AMNH 205773; AMNH 205773; AMNH 205776; AMNH 205772; AMNH 205774; MVZ 145334; MLP 1579; MLP 27.X.97.21; MLP 8.X.92.15; MLP 13.IV.99.35; MLP 13.IV.99.7; MLP 13.IV.99.1; MLP 13.IV.99.25; MLP 13.IV.99.9; MLP 13.IV.99.2; MLP 13.IV.99.43; MLP 13.IV.99.41; MLP 13.IV.99.40; MLP 8.X.92.13; MLP 16.III.99.28; MLP 16.III.99.2; MLP 18.IV.99.39.

Lycalopex sechurae – AMNH 46532; AMNH 46526; AMNH 46525; AMNH 46527; AMNH 46529; AMNH 46533; AMNH 63709; AMNH 46530; AMNH 46531; FMNH 80954; FMNH 80955; FMNH 21129; FMNH 19972; FMNH 80953; FMNH 19971; FMNH 19541; FMNH 80966; FMNH 80967; FMNH 53913; FMNH 80965; FMNH 53911; FMNH 80969; FMNH 80968; FMNH 80956; MVZ 135817; MVZ 135818; MVZ 135819; MVZ 148041; USNM 121171; USNM 121172.

Lycalopex vetulus – AMNH 70091; AMNH 133928; AMNH 100091; AMNH 100100; 133926; 133927; 133929; 133937; 349; FMNH 20747; PUCMG 63/01; MNRJ 651; MNRJ 656; MNRJ 3040; MNRJ 3044; MNRJ 5151; MNRJ 32428; MZUSP 1012.

Lycaon pictus – AMNH 83129; AMNH 27672; AMNH 83128; AMNH 114247; AMNH 114251; AMNH 114249; AMNH 114253; AMNH 114246; AMNH 114252; AMNH 114250; AMNH 114245; AMNH 161142; AMNH 82082; AMNH 82081; AMNH 82080; AMNH 82083; AMNH 82084; AMNH 82086; AMNH 82085; AMNH 35116; AMNH 81852; AMNH 81853; AMNH 81813; AMNH 169101; AMNH 81847; AMNH 81814; AMNH 150153; AMNH 81226; AMNH 164162; MVZ 184049.

Nyctereutes procyonoides – AMNH 60193; AMNH 59322; AMNH 43140; AMNH 84342; AMNH 43142; AMNH 38326; AMNH 84438; AMNH 60123; AMNH 58370; AMNH 57340; AMNH 57113; AMNH 184572; AMNH 249766; AMNH 249767; FMNH 36002; FMNH 33614; FMNH 57169; FMNH 101747; FMNH 33616; FMNH 59013; MVZ

119062; MNHN 1994-1259; MNHN 1928-1109; MNHN 1900-515; MNHN 1874-485; MNHN 1922-1486; MNHN 1972-628; MNHN 1887-572; MNHN 1888-665; MNHN 1977-44.

Otocyon megalotis – AMNH 70030; AMNH 114; AMNH 63993; AMNH 42960; AMNH 233012; AMNH 42690; AMNH 42969; AMNH 169092; AMNH 83647; AMNH 233013; AMNH 169093; AMNH 114269; AMNH 114266; AMNH 114284; AMNH 114262; AMNH 114273; AMNH 114282; AMNH 114283; AMNH 114264; AMNH 114265; MVZ 173742; MVZ 173742; MVZ 117813; MVZ 118422; MVZ 118423; MVZ 118424; MVZ 118425; MNHN 1972-392; MNHN 1973-135; MNHN 1973-136; MNHN 1933-2794.

Speothos venaticus – AMNH 136285; AMNH 175306; AMNH 167846; AMNH 37472; AMNH 184688; AMNH 76035; AMNH 76805; AMNH 76806; AMNH 98559; AMNH 98558; AMNH 98640; FMNH 125402; FMNH 87861; FMNH 121544; FMNH 60290; MACN 50-67; MACN 16510; MNHN 1998-588; MNHN 1996-325; MNHN 1893-947; MNHN 1999-1073.

Urocyon cinereoargenteus – AMNH 208375; AMNH 208389; AMNH 148899; AMNH 208380; AMNH 208377; AMNH 32303; AMNH 35931; AMNH 537/1274; AMNH 90077; AMNH 166908; AMNH 140449; AMNH 135969; AMNH 135968; AMNH 137284; AMNH 137994; AMNH 243097; AMNH 100224; AMNH 243095; AMNH 243098; AMNH 254470; AMNH 255648; MVZ 2316; MVZ 7093; MVZ 81325; MVZ 81326 MVZ 90627; MVZ 90628; MVZ 94841; MVZ 94842; MVZ 121588; MVZ 65896; MVZ 98301; MVZ 98302; MVZ 98303; MVZ 98306; MVZ 98307; MVZ 98308; MVZ 132058; MVZ 132059.

Urocyon littoralis – FMNH 11749; NMNH 188082; NMNH 188079; NMNH 188084; NMNH 188078; NMNH 188083; NMNH 92029; NMNH 92033; NMNH 92031; NMNH 307393; NMNH A38201/006323; NMNH 307394; NMNH 001417/A02275; NMNH 034846/A47111; NMNH 012548/A38202; NMNH 034854/A47119; MVZ 7097; MVZ 31197; MVZ 31198; MVZ 31199; MVZ 47295; MVZ 47296; MVZ 52147; MVZ 52148; MVZ 38352; MVZ 38355; MVZ 38357; MVZ 38360; MVZ 7099; MVZ 39925.

Vulpes bengalensis – AMNH 54526; AMNH 54517; FMNH 83083; FMNH 105550; FMNH 94095; NMNH 327159; NMNH A08552; NMNH 257970; NMNH /13664/A38277; NMNH 013663/A38577.

Vulpes chama – AMNH 148759; FMNH 38421; FMNH 38422; FMNH 85881; NMNH 368437; NMNH 384118; NMNH 384117; NMNH 368439; NMNH 429120; NMNH 368438; NMNH 296103; NMNH 429119; NMNH 296101; NMNH 296102; NMNH 469835; NMNH 470141; NMNH 470140; NMNH 469833; NMNH 469834.

Vulpes corsac – AMNH 85238.

Vulpes macrotis – AMNH 15843; AMNH 22696; AMNH 1302/2497; FMNH 15041; FMNH 11758; FMNH 11759; FMNH 11760; FMNH 11761; FMNH 11762; FMNH 129199; FMNH 16017; MVZ 10582; MVZ 10584; MVZ 10585; MVZ 51726; MVZ 61937; MVZ 61939; MVZ 61940; MVZ 61941; MVZ 61942;.

Vulpes pallida – AMNH 82296; AMNH 82295; FMNH 91325; FMNH 104722; LACMNH 70165; LACMNH 70166; NMNH 482511; NMNH 454404; NMNH 378689; NMNH 378690; NMNH 410917; NMNH 401318; NMNH 401317; NMNH 268464; NMNH 410918; NMNH 410532; NMNH 410533; NMNH 410526; NMNH 410524.

Vulpes rueppelli – FMNH 107334; FMNH 107333; FMNH 121350; FMNH 121351; FMNH 107335; FMNH 107264; FMNH 107263; FMNH 107262; FMNH 140129; FMNH 140137; FMNH 140136; FMNH 140135; FMNH 140138; FMNH 140131; FMNH 140134; FMNH 140139; FMNH 140132; FMNH 140133; FMNH 107248; FMNH 107239; FMNH 106370; FMNH 106368; FMNH 106367; FMNH 106369; FMNH 123382; FMNH 107250; FMNH 107249; FMNH 107238; FMNH 68317; FMNH 97782.

Vulpes velox – AMNH 19019; AMNH 80127; AMNH 15872; AMNH 14811; AMNH 14810; AMNH 15870; AMNH 24419; AMNH 16609; AMNH 100190, AMNH 100215; FMNH 137318; FMNH 137317; FMNH 5864; MVZ 184063.

Vulpes vulpes – AMNH 100006; AMNH 166441; AMNH 10495; AMNH 77846; AMNH 16415; AMNH 15826; AMNH 98224; AMNH 29050; AMNH 121581; AMNH 29055; AMNH 29052; AMNH 17946; AMNH 90798; AMNH 18242; AMNH 18240; AMNH 18244; AMNH 18245; AMNH 18246; AMNH 19183; AMNH 167251; AMNH 166970; AMNH 1293/3062; AMNH 169497; AMNH 69498; AMNH 11066/12772; AMNH 11065; AMNH 57070; AMNH 32259; AMNH 32260; MZUSP 28879; 28880.

Vulpes zerda – AMNH 80019; AMNH 244366; AMNH 90319; AMNH 90156; AMNH 22881; AMNH 165933; AMNH 80265; AMNH 167850; FMNH 100109; FMNH 91748; FMNH 106158; FMNH 106601; FMNH 106644; FMNH 106605; FMNH 89930; FMNH 89929; FMNH 89931; FMNH 89934; FMNH 89937; FMNH 89938; FMNH 89946; FMNH 89940; FMNH 89939; FMNH 121355; FMNH 89714; MNHN 2000-666; MNHN 1952-534; MNHN 1952-541; MNHN 1962-1538.

Checklist for Submission of Final Manuscripts

Authors are kindly asked to carefully check the following points, before the final version of the manuscript is submitted to the responsible Editor or the Editor-in-Chief:

Preparing your manuscript

- Please ensure that a Running Title is provided.
 - Please separate your key words using en dashes.
 - Make sure that the author(s) and date of description of scientific species names which the article deals with show up in the text once, optimally in the Materials and Methods section. Here author and date are separated by a comma, e.g. *Abronia graminea* (Cope, 1864) or *Aspavia ingens* Distanz, 1890.
 - Please provide the city of manufacture for technical items, especially for specific chemicals or drugs, e.g. "Dneasy tissue kit (Qiagen, Hilden, Germany)" – except for common instruments and substances.
 - Initial capitals are used for all generic and suprageneric scientific names of taxa. No capitals, however, are used for the English version of these names, e.g. "Amphipoda", but "amphipods" and "amphipodan morphology".
 - Please make sure that a second summary along with a relevant title are provided.
 - There is no comma between name(s) and date in the references cited in the text, e.g. (Schmidt 1983). Please refer to journal homepage for reference: www.blackwellpublishing.com/journals/JZS (then click on the 'For Authors' link).
 - Two authors are united by 'and', e.g. (Schmidt and Wagner 1991) and not '&'.
 - References with more than two authors will be cited as (Schmidt et al. 1937). Do not use italics for 'et al.'
 - References must include the name(s) and initials of the author(s), year of publication in parenthesis, title of paper, name of journal (abbreviated according to international rules, without dots), volume number, page numbers.
 - Never use an "and" in the enumeration of authors in the reference list. Separate authors by a comma.
- Example: Larsen K, Wilson GDF (2002) Tanaidacean phylogeny, the first step: the superfamily Paratanaidoidea. *J Zool Syst Evol Res* 40:205-222..
- Are Author(s) address(es) complete? Are all authors mentioned, including an active e-mail address?

Production matters

- Please ensure an active email address for the corresponding author is provided with your manuscript; we may need to contact you from time-to-time during the proof production process, and it is imperative that we can contact you as quickly as possible. Also, an active email address ensures that you will benefit from 'Author Services': when your proof passes through the various production processes ahead of publication, you will automatically receive email updates to inform you of your proof's status.
- Please ensure that your manuscript file is supplied in Word format.
- When submitting figures with your manuscript, please first refer to the following guidelines: www.blackwellpublishing.com/bauthor/digill.asp. It is crucial that high-resolution figures are supplied with the final version of your manuscript. We are unable to use low resolution figures; these will result in a very poor quality printed image. Figures should preferably be submitted in TIFF or EPS format.
- If you are submitting colour figures with your paper, please also include a signed [Colour Work Agreement](#) form. This can be downloaded from the journal homepage. On this form, please indicate whether you would like your figures to be reproduced in colour (for which there is a charge – please refer to the Colour Work Agreement form), or in black and white (at no cost to you).
- It is imperative that we receive a signed [Exclusive Licence Form](#) with your manuscript before we can proceed to copy-editing and typesetting. By law, we are not permitted to publish any paper without this form. A copy of the form can be downloaded from the journal homepage.
- If you are planning to be away from the office for an extended period of time, please alert the Production Editor at jzs@oxon.blackwellpublishing.com – this will allow us to send your proofs to your correct address.

Submitting your final manuscript

Please submit your final manuscript and figures electronically by E-mail to the Editor-in-Chief or, if the data files are too large, via ftp site:

- To access the production FTP site, please click on the following links: <ftp.edn.blackwellpublishing.com> or if this does not work, please try <ftp://195.217.212.162> instead.
- When prompted, please enter the following login ID and password:
login ID: **Author-access**
password: **bpl2000pub** (BPL but in lower case, not bp1)
- This will then present a list of folders – please double-click on the folder called 'Journals'. You will then be presented by a list of folders for all the journals we publish in the Edinburgh office. Please choose the folder called 'JZS' and double-click on the folder to open it. You can then transfer files from your own directory to the JZS folder.
- Once you have transferred your files to the JZS folder on the FTP site, please send email notification to the Editor-in-Chief at Wilfried.Westheide@Biologie.Uni-Osnabrueck.de so he can confirm that your files have arrived safely.
- If you should have any queries or concerns regarding the FTP site, please contact the Production Editor at jzs@oxon.blackwellpublishing.com.

Supplementary Material

Supplementary Material, such as data sets or additional figures or tables, that will not be published in the print edition of the journal, but which will be viewable via the online edition, can be submitted.

It should be clearly stated at the time of first submission that the Supplementary Material is intended to be made available through the online edition. The availability of Supplementary Material should be indicated in the main manuscript by a paragraph, to appear after the References, headed "Supplementary Material" and providing titles of figures, tables, etc. (see also Author Guidelines on the journal website).

Evolução da força de mordida, encefalização e socialidade em canídeos (Carnivora:Mammalia)

INTRODUÇÃO

As formas em que as diferenças taxonômicas na morfologia, comportamento ou história de vida se relacionam uns com os outros têm sido usadas regularmente para testar idéias sobre forças seletivas envolvidas na sua evolução. A comparação entre espécies é a técnica mais utilizada para examinar como os organismos estão adaptados aos seus ambientes (Harvey & Purvis, 1991). A comparação entre as reconstruções de caracteres morfológicos e ecológicos é um exemplo excelente do estudo de forças seletivas e de adaptação. Esta comparação não só nos dá uma idéia de como características morfológicas e ecológicas influenciam umas às outras, mas também como elas se comportam (se surgem a mesma quantidade de vezes, no mesmo período, no mesmo táxon) durante a evolução dos organismos.

A reconstrução de estados ancestrais é um importante método para o entendimento da origem e evolução de caracteres-chave em diferentes organismos (Omland, 1999). Este método tem sido mais amplamente aplicado em nucleotídeos e aminoácidos (ex.: Schluter 1995; Zhang e Kumar 1997) (Omland, 1999). Vários métodos incluindo parcimônia e máxima-verossimilhança existem para sequências genéticas, dados discretos multi-estado, e dados contínuos (Li et al., 2008), sendo a análise de parcimônia o método mais amplamente utilizado na reconstrução de estados ancestrais (Omland, 1999; Diniz-Filho, 2000; Salisbury & Kim, 2001).

Os canídeos se caracterizam como um bom grupo para se realizar reconstruções devido à sua filogenia bem estudada, à quantidade de dados de DNA disponíveis, e

também à vasta quantidade de estudos de ecologia, comportamento e taxonomia da maioria de suas espécies. Além disso, os canídeos possuem dietas bastante variadas que vão de predominantemente baseadas cupins e outros insetos, no caso da raposa-orelha-de-morcego (*Otocyon megalotis*)(Clark, 2005),a dietas especializadas em carne (hipercarnívoras), no caso do cachorro selvagem africano (*Lycaon pictus*)(Hayward et al., 2006).Além disso, possuem dados para uma variável morfológica aparentemente ligada à dieta, que é a força de mordida(Damasceno e Astúa *submetido*). Outra característica que varia nos canídeos é a socialidade, que vai de espécies solitárias como o cachorro-guaxinim (*Nyctereutes procyonoides*) (Ward & Wuster-Hill, 1989; 1990)a espécies com grupos sociais complexos, como é o caso do lobo cinza (*Canis lupus*) (Mech, 1974). Esta característica também possui uma variável morfológica com a qual poderia ter sua evolução comparada, o volume encefálico(Damasceno e Astúa *submetido*).

Este trabalho possui como objetivos: avaliar a evolução da força de mordida, do volume encefálico, da socialidade e da dieta independentemente e, em seguida, entender como se dá a evolução paralela entre estes caracteres.

MÉTODOS

20 Revisão bibliográfica

Os dados de força de mordida e volume encefálico médios para cada espécie foram retirados de (Damasceno e Astúa *submetido*). Os dados de dieta e socialidade

de cada espécie foram compilados de diversas fontes bibliográficas(Tabela 1)(Paradiso & Nowak, 1972; Mech, 1974; Bekoff, 1977; Cohen, 1978; Egoscue, 1979; McGrew, 1979; Berta, 1982; Fritzell & Haroldson, 1982; Dietz, 1985; Berta, 1986; Ward & Wuster-Hill, 1990; Macdonald, 1993; Sillero-Zubiri & Gottelli, 1994; Moore & Collins, 1995; Larivière & Pasitschniak-Arts, 1996; Novaro, 1997; Ewer, 1998; Larivière & Seddon, 2001; Audet *et al.*, 2002; Larivière, 2002; Rogers & Kaplan, 2003; Walton & Joly, 2003; Nowak *et al.*, 2004; Sillero-Zubiri *et al.*, 2004; Beisiegel & Zuecher, 2005; Clark, 2005; Gompper & Vanak, 2006; Clark *et al.*, 2008; Lucherini & Vidal, 2008; Clark *et al.*, 2009).

Reconstrução

A análise utilizada na reconstrução dos estados ancestrais dos dados contínuos (força de mordida e volume encefálico) foi a Análise de Parcimônia das mudanças quadráticas (*square changed parsimony*). A análise de máxima-verossimilhança foi utilizada na reconstrução dos dados categóricos (dieta e socialidade), que foram classificados como ordenados. A dieta foi ordenada baseada na quantidade de carne ingerida seguindo a seguinte ordem: hipocarnívoro, mesocarnívoro e por fim, hipercarnívoro. A socialidade foi classificada de acordo com a frequência e importância da vida em grupo, e ordenada em: solitário; socialidade relativa e socialidade obrigatória. O programa utilizado nas análises foi o Mesquite 2.0 (Maddison & Maddison, 2007). Os comprimentos dos ramos da filogenia em milhões de anos, assim como a sua topologia (Fig. 1) foram retirados de Perini e Russo, et al. (2010). Os

comprimentos dos ramos passaram pela modificação de Grafen, com ρ de 0,5 para diminuir as chances de erro tipo I (Grafen, 1989; Díaz-Uriarte & Garland Jr., 1996).

Força de mordida e Volume encefálico

5

Foram utilizados a força de mordida média de cada espécie e seu quociente (QFM), que são proporções entre duas forças de mordida que geram um valor isento da influência do tamanho (Damasceno e Astúa *submetido*). Também foram utilizados os volumes encefálicos médios e seus quocientes (QVE) para cada espécie.

10

Dieta e socialidade

A dieta foi categorizada em hipocarnívoros, mesocarnívoros e hipercarnívoros. As espécies hipocarnívoras são aquelas que se alimentam de matéria vegetal e invertebrados como maior parte da dieta (ex.: *Otocyon megalotis*), os mesocarnívoros se alimentam de anfíbios, répteis e mamíferos de pequeno porte (menores que si) (ex.: *Alopex lagopus*) e os hipercarnívoros são aqueles que se alimentam de presas maiores que si mesmos, geralmente grandes ungulados (ex.: *Lycaon pictus*) (Gittleman, 1989; van Valkenburgh, 2007; Wang & Tedford, 2008). Já a socialidade foi categorizada em solitários, socialidade relativa e socialidade obrigatória. As espécies solitárias compreendem aquelas em que dois indivíduos adultos são vistos juntos apenas em épocas de acasalamento (ex.: *Nyctereutes procyonoides*), socialidade relativa é quando ocasionalmente um indivíduo de uma ninhada anterior auxilia seus progenitores

no cuidado da ninhada seguinte (ex.: *Canis latrans*), e socialidade obrigatória está presentenaquelas espécies que possuem grupos hierárquicos bem estabelecidos e a vida em grupo é essencial na sobrevivência dos indivíduos (ex.: *Cuon alpinus*) (Bekoff, 1977; Cohen, 1978; Ward & Wuster-Hill, 1990; Brashares *et al.*, 2000; Nowak *et al.*, 2004).

RESULTADOS

Dados contínuos

A reconstrução do quociente de força de mordida (Fig.2) nos estados ancestrais da filogenia aponta para uma maior força de mordida no ancestral dos canídeos sul-americanos+*Canis* (nodo 3 -130,86) (Fig.1) e menor no ancestral das raposas (nodo 24 -126,82). O clado dos canídeos sul-americanos (nodo 4 -131,84) possui uma maior força de mordida do que o clado dos canídeos tipo-lobo (gêneros *Canis*, *Cuon* e *Lycaon* – nodo 15) (130,93). Dentre os canídeos, o clado que possui um maior quociente de força de mordida (nodo 12 -134,54) é *Speothos*+*Chrysocyon*. O ancestral de *Lycalopex*+*Cerdocyon*+*Atelocynus* (nodo 5) possui um valor de quociente de 130,74 cujas espécies possuem baixos valores de quociente com exceção de *Lycalopex fulvipes*. O ancestral das espécies *U. cinereoargenteus* e *U. littoralis* (nodo 21) possui um valor de quociente de 118,8, um valor menor do que o do ancestral dos canídeos (126,99 –nodo 1).

A força de mordida corrigida apresenta um padrão distinto do quociente da força de mordida. O ancestral do lobo possui o maior valor (nodo 19 -459,33 N) de força de mordida, seguido pelo ancestral do clado Coiote+Lobo (nodo 18) com 449,54 N de força. O ancestral dos canídeos tipo-lobo possui uma força de mordida de 355,06 N (nodo 13), enquanto que o ancestral dos canídeos sul-americanos (nodo 4) possui uma força de 315,4 N. Dentre os canídeos sul-americanos, o ancestral do clado *Speothos+Chrysocyon*(nodo 12) possui 341,23N de força e do clado *Lycalopex+Cerdocyon+Atelocynus*(nodo 5) possui 268,66 N, o ancestral de todos estes clados (nodo 3) possui força de 321,49 N. O ancestral do clado dos *Urocyon* tem 130,47 N de força de mordida, e o ancestral do clado dos lobos+sul-americanos+*Urocyon*(nodo 2) tem força de 223,69 N. Na tribo dos *Vulpini*, o ancestral das raposas (*Vulpes* e *Alopex* – nodo 26) tem 173,64 N de força de mordida e *Nyctereutes+Otocyon*(nodo 25) possuem um ancestral com 203,31 N de força. Por fim, o ancestral de todos os canídeos (nodo 1) possui uma força de 218,19 N.

O ancestral com o maior valor de quociente do volume encefálico (3) é o ancestral de *Speothos+Chrysocyon*(111,78- nodo 12) seguido do ancestral do clado *Canis+Cuon* (111,74- nodo 16) e *Lycaon+Canis+Cuon* (110,37 - nodo 15). O valor de QVE do ancestral dos canídeos sul-americanos (nodo 4) é de 107,46, muito semelhante ao ancestral do clado dos canídeos sul-americanos+tipo-lobo (107,41 – nodo 3) e um pouco menor do ancestral dos canídeos tipo-lobo (108,68 –nodo 13). O nó dos canídeos sul-americanos+tipo-lobo+*Urocyon*(nodo 2) possui um ancestral com QVE de 102,71, que é um pouco maior que o valor do ancestral da família Canidae (102,21 –nodo 1) e do ancestral da tribo *Vulpini*(nodo 24). Já o QVE do ancestral das

raposas (*Vulpes* e *Alopex* - nodo 26) é de 101,5 e do clado *Nyctereutes*+*Otocyon*(nodo 25) é 100,34.

O maior valor de volume encefálico nos ancestrais pertence ao clado do lobo (*Canis lupus*, *C. familiaris* - nodo 19) com 95,64 mm³. O nodo Coiote+lobo (nodo 18) vem em seguida com 94,33 mm³ e logo após, o ancestral de *Cuon*+*Chacal*+*Coiote*+*Lobo* (nodo 16) com 88,18 mm³. O ancestral dos canídeos tipo-lobo (nodo 13) possuem um volume encefálico de 79,02 mm³, valor semelhante ao do clado *Speothos*+*Chrysocyon* (77,71 mm³ –nodo 12). O ancestral do clado sul-americanos+tipo-lobo (nodo 3) possui volume de 72,51 mm³. O nodo que reúne todas as espécies do gênero *Lycalopex* (nodo 7) encontra-se com 48,96 mm³, com a adição de *C. thous* esse valor sobe para 55,38 mm³, e sobe ainda mais com a adição de *A. microtis* (61,81 mm³). O ancestral dos *Urocyon* possui o menor valor de volume encefálico dentre os ancestrais (36,06 mm³), um valor similar ao clado das raposas (*Vulpes* e *Alopex* -42,91). O ancestral do clado *Urocyon*+sul-americanos+tipo-lobo possui 52,61 mm³ de volume. O ancestral de *Vulpini* tem volume de 49,46 mm³ e do clado *Nyctereutes*+*Otocyon*, 48,1 mm³. O ancestral dos Canidae possui 51,43 mm³ de volume encefálico.

Dados categóricos

20

Apenas quatro espécies (15%) são obrigatoriamente sociais, seis (23%) possuem socialidade relativa e a maioria de 62% (17 espécies) das espécies são solitárias. As mesmas quatro espécies que são obrigatoriamente sociais são também

hipercarnívoras (15%), oito espécies (30%) são mesocarnívoras e 15 (55%) são hipocarnívoras (Tabela 1).

Máxima-verossimilhança

5

O modelo de evolução estimado pela análise de máxima-verossimilhança foi Mk1 (*Markov-k state 1 parameter model*) com taxa de 0,04158. Esta análise conseguiu definir como solitários os estados ancestrais dos canídeos tipo-lobo (nodo 13)(0,77 de verossimilhança proporcional); do clado *Canis adustus*+*mesomelas* (nodo 14 -0,76); e
 10 de *Lycaon*+*Cuon*+*Canis* (nodo 15 -0,58). Não conseguiu determinar entre solitário (0,37) e socialidade relativa (0,41) na base de *Cuon*+*Canis* (nodo 16). A socialidade obrigatória não está presente em nenhum ramo interno (Fig. 3).

O estado ancestral mesocarnívoro é encontrado também na base de *Alopex lagopus*+*Vulpes macrotis* (nodo 28). A análise de máxima-verossimilhança consegue
 15 definir como hipocarnívoro os estados ancestrais nos nodos (3; 13; 14; 4; 12; 5; 15) dos canídeos sul-americanos+tipo-lobo (0,9); dos canídeos tipo-lobo (0,72); no clado *Canis adustus*+*mesomelas*(0,7); dos canídeos sul-americanos (0,92); de *Speothos*+*Chrysocyon*(0,88); de *Lycalopex*+*Cerdocyon*+*Atelocynus*(0,94) e de *Lycaon*+*Cuon*+*Canis* (0,56). Mas não conseguiu definir entre hipocarnívoro (0,36) e
 20 mesocarnívoro (0,44) o estado ancestral de *Cuon*+*Canis*(Fig. 2).

DISCUSSÃO

A evolução de QFM é paralela à evolução da dieta no clado das raposas (nodo 24) e dos canídeos tipo-lobo (nodo 13), mas não diferencia os mesmos do clado dos canídeos sul-americanos (nodo 4). Os resultados também mostram uma co-evolução da socialidade com o QVE, explicada pela “teoria do cérebro social” (Dunbar, 1998; Finarelli, 2008). E QVE e QFM não parecem evoluir conjuntamente apesar dos seus maiores valores surgirem abruptamente nos mesmos táxons terminais, possivelmente devido à ausência de fósseis como *Theriodictis* e *Protocyon* nas análises (Webster & Purvis, 2001).

Na reconstrução da força de mordida e do volume encefálico brutos, que são dependentes do tamanho dos indivíduos, os nodos (15, 16, 17, 18, 19 e 20) do clado *Lycaon+Cuon+Canis* são os únicos medianos, e são os que possuem os maiores valores, pois essas são as espécies com maior tamanho corpóreo. O mesmo ocorre com as menores espécies, pois seus ancestrais também possuem as menores forças de mordida e volumes encefálicos. E devido a essa dependência do tamanho, os resultados para estas variáveis não serão discutidos. Os resultados da reconstrução dos caracteres categóricos utilizando a análise de Parcimônia simples também não serão discutidos, tendo em vista que a análise de máxima-verossimilhança conseguiu determinar o estado dos nodos dos quais a parcimônia não conseguiu.

Força de mordida

A grande maioria dos nodos da filogenia possui valores de QFM medianos, apenas os ancestrais das raposas e de *Urocyon* possuem valores de QFM mais baixos.

Espécies do gênero *Leptocyon*, (ancestral das raposas do gênero *Vulpes*) eram canídeos com uma dieta variada de pequenos animais e frutas, e as similaridades nas dentições e tamanho com as raposas, indicam que suas adaptações básicas a uma dieta variada pouco mudou durante o Mioceno. Os descendentes de *Leptocyon* 5 continuaram esta adaptação, mas algumas espécies como a raposa do ártico (*Alopex lagopus*) possuem uma dentição mais larga definida em uma mandíbula mais profunda para abater lebres do ártico, que são apenas um pouco menor que as raposas. A 10 milhões de anos, no gênero *Urocyon* os elementos de esmagar dos carniceiros e molares se tornaram mais largos, uma adaptação à dieta de vegetação e insetos. Essa 10 foi a primeira adição de hipocarnivoria entre os Caninae, o que explica um baixo valor de QFM no ancestral (nodo 21) (Wang & Tedford, 2008).

É provável que de fato, o ancestral do clado *Chrysocyon*+*Speothos* (nodo 12) possuía um QFM médio, semelhante ao do lobo-guará, pois as duas espécies divergiram antes ainda de suas migrações para a América do Sul (Wang & Tedford, 15 2008; Prevosti, 2009; Perini *et al.*, 2010). Apesar da proximidade filogenética com *Speothos*, o gênero *Chrysocyon* surgiu ainda na América do Norte há três milhões de anos. Antes da expansão dos canídeos para a América do Sul e, portanto, antes da explosão de diversidade e de hipercarnívoros neste continente, o que explica a diferença entre os valores de QFM das espécies (Wang & Tedford, 2008).

20 E apesar de possuir apenas uma espécie vivente, *Speothos* passou por uma irradiação uma vez que chegou à América latina e se os fósseis de suas outras espécies estivessem disponíveis, talvez o aumento do QFM não fosse tão abrupto. Quando os canídeos apareceram na América do Sul (há 2,5 milhões de anos)

não havia mamíferos hipercarnívoros. Rapidamente havia oito gêneros de canídeos presentes (através de diversificação *in situ* e mais imigração), dos quais, sete possuíam “esporões cortantes” que provavelmente surgiram em duas linhagens diferentes (Berta, 1988). Assim, o surgimento de vários canídeos hipercarnívoros aparenta ser um exemplo clássico de oportunismo evolutivo. Ao final do Pleistoceno, todos os canídeos hipercarnívoros da América do Sul desapareceram, com exceção de um, o cachorro-vinagre (van Valkenburgh, 2007).

Já em *Canis lupus*, como a espécie vem de uma linhagem de lobos grandes e hipercarnívoros, como *Canis armbrusteri* e *Canis lepophagus* (Vilà et al., 1999; Wang & Tedford, 2008), seu ancestral deveria possuir um QFM maior, como é o caso da força de mordida bruta. Também na Eurásia pleistocênica, o grupo de *Canis falconeri* (que possuía características hipercarnívoras) deu origem ao hipercarnívoro bem distribuído *Xenocyon*, que por sua vez, deu origem ao dhole (*Cuon*) e ao cão selvagem africano (*Lycaon*) (Wang & Tedford, 2008). E por isso, conclui-se que os resultados mostram um valor de QFM baixo para o ancestral de *Cuon+Lycaon+Canis* que deveria ser maior do que o do ancestral dos canídeos sul-americanos (nodo 4), por exemplo.

Quando comparamos a reconstrução de QFM com a reconstrução da dieta (Fig. 2), não parece haver uma similaridade entre os padrões gerais. Pois os nodos em que surgem a mesocarnivoria (canídeos tipo-lobo) possuem QFM de valores medianos assim como os nodos que apresentam hipocarnivoria no clado dos canídeos sul-americanos (nodo 4). Porém, nossos resultados corroboram com o de outros estudos que mostram a evolução da hipercarnivoria diversas vezes nos Canidae, pelo menos três vezes independentemente na tribo Caninae, nos clados *Lycaon+Cuon*, *C.*

armbrusteri+*C. dirus*+*C. lupus* e *C. gezi*+*Speothos*+*Procyon*+*Theriodictis*(Prevosti, 2009). Já os padrões gerais da reconstrução da força de mordida, esses sim são similares ao padrão da reconstrução da dieta. Os maiores valores ancestrais de força de mordida começam a aparecer, justamente aonde surge a mudança de hipo para mesocarnivoria. Essa similaridade ocorre no clado dos canídeos tipo-lobo (nodo 13), mas não no clado das raposas, onde a presença de um estado mesocarnívoro do nodo (26)*Vulpes*+*Alopex* não significou uma maior força de mordida nesse mesmo nodo.

Volume encefálico

Os maiores valores de QVE compreendem exatamente aquelas espécies mais sociais (*Speothos venaticus*, *Lycaon pictus* e *Cuon alpinus*). O nodo onde há um aumento do QVE é também o nodo (15) onde surge a socialidade relativa que em seguida vai dar origem à socialidade obrigatória. O que confere ao ancestral dos canídeos sul-americanos+tipo-lobo um valor de QVE mediano, que em seguida diminui no clado dos *Lycalopex*+*Cerdocyon*+*Atelocynus*. Isto provavelmente se deve porque houve um aumento na encefalização dos grandes canídeos para permitir a caça e, conseqüentemente, a vida, em grupo.

Um aumento na encefalização à medida que os canídeos se diversificam faz sentido devido a vários fatores. Modelos energéticos sugerem que mamíferos carnívoros com mais de 15kg devem caçar presas maiores que si mesmos para manter favorável o balanço entre energia gasta e consumida na perseguição da presa(Van Valkenburgh *et al.*, 2004). Os canídeos não possuem as garras retráteis como os

felídeos, e suas adaptações cursoriais os impede de supinar o antebraço, dificultando assim a capacidade de capturar e manusear a presa. Acredita-se que devido a essas dificuldades os canídeos desenvolveram a caça em grupo que surge concomitantemente com a expansão das gramíneas no final do Mioceno e, consequentemente, o surgimento e radiação dos grandes ungulados pastadores. Esse aumento na encefalização também é paralelo à reorganização do cérebro documentada por moldes internos, incluindo a expansão do giro proreano na extremidade anterior do neocórtex e o aumento generalizado no número de giros do lobo frontal (Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Andersson, 2005; Finarelli, 2008).

Do mesmo modo que o QVE não se relacionou com a QFM no trabalho de Damasceno e Astúa (submetido), o padrão das reconstruções não se assemelham. Enquanto a reconstrução do QVE mostra menores valores para o clado dos *Vulpini* (nodo 24) e dos canídeos sul-americanos (nodo 4), a reconstrução do QFM apresenta valores médios tanto nos canídeos sul-americanos quanto nos tipo-lobo (nodo 13), sem diferenciá-los. Assim, percebemos que essas duas variáveis não evoluíram da mesma forma, mas surgem subitamente em seus maiores valores nos ramos terminais em *Speothos venaticus*, *Cuon alpinus* e *Lycaon pictus*. O aumento súbito desses valores é devido possivelmente à ausência de fósseis nas análises de reconstrução (Webster & Purvis, 2001).

Concluimos a partir dos resultados encontrados que o QFM possui, em alguns clados, uma relação evolutiva com a dieta e que altos valores de força de mordida, juntamente com a hipercarnivoria não aparecem nos ramos basais. Podemos concluir também que a encefalização e a socialidade co-evoluíram ao longo do tempo e da

mesma forma da força de mordida, altos valores de QVE, juntamente com a socialidade obrigatória, surgem apenas nos ramos terminais. Sugerimos a inclusão de fósseis nas análises de forma a melhorar o desempenho da reconstrução dos estados ancestrais.

5

BIBLIOGRAFIA

- Andersson, K. 2005. Were there pack-hunting canids in the Tertiary, and how can we know? *Paleobiology***31**: 56-72.
- 10 Audet, A.M., Robbins, C.B. & Larivière, S. 2002. *Alopex lagopus*. In: *Mammalian Species of the World No. 713* (S. Anderson, ed., pp. 1-10. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 15 Beisiegel, B.d.M. & Zuecher, G.L. 2005. *Speothos Venaticus*. In: *Mammalian Species No. 783* (S. Anderson, ed., pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 20 Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. In: *Mammalian Species No. 79* (S. Anderson, ed., pp. 1-9. American Society of the World, Chicago, Illinois.
- Berta, A. 1982. *Cerdocyon thous*. In: *Mammalian Species No. 186* (S. Anderson, ed., pp. 1-4. American Society of the World, Chicago, Illinois.
- 25 Berta, A. 1986. *Atelocynus microtis*. In: *Mammalian Species No. 256* (S. Anderson, ed., pp. 1-3. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 30 Berta, A. 1988. *The Quaternary evolution and Biogeography of the Large South American Canidae*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California.
- Brashares, J.S., Garland Jr., T. & Arcese, P. 2000. Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. *Behavioral Ecology***11**: 452-463.
- 35 Clark, H.O. 2005. *Otocyon megalotis*. In: *Mammalian Species No. 766* (S. Anderson, ed., pp. 1-5. American Society of Mammalogists Chicago, Illinois.

- Clark, H.O., Newman, D.P., Murdoch, J.D., Tseng, J., Wang, Z.H. & Harris, R.B. 2008. *Vulpes ferrilata*. In: *Mammalian Species No. 821* (S. Anderson, ed., pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 5 Clark, H.O., Murdoch, J.D., Newman, D.P. & Sillero-Zubiri, C. 2009. *Vulpes corsac*. In: *Mammalian Species No. 832* (S. Anderson, ed., pp. 1-8. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 10 Cohen, J.A. 1978. *Cuon alpinus*. In: *Mammalian Species No. 100* (S. Anderson, ed., pp. 1-3. American Society of Mammalogists Chicago, Illinois.
- 15 Díaz-Uriarte, R. & Garland Jr., T. 1996. Testing hypothesis of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from brownian motion. *Systematic Biology***45**: 27-47.
- Dietz, J.M. 1985. *Chrysocyon brachyurus*. In: *Mammalian Species No. 234* (S. Anderson, ed., pp. 1-4. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 20 Diniz-Filho, J.A.F. 2000. *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Dunbar, R.I.M. 1998. The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*: 178-190.
- 25 Egoscue, H.J. 1979. *Vulpes velox*. In: *Mammalian Species No. 122* (S. Anderson, ed., pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- Ewer, R.F. 1998. *The Carnivores*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- 30 Finarelli, J.A. 2008. Testing hypothesis of the evolution of encephalization in the Canidae (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology***34**: 33-45.
- 35 Fritzell, E.K. & Haroldson, K.J. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. In: *Mammalian Species No. 189* (S. Anderson, ed., pp. 1-8. American Society of the World, Chicago, Illinois.
- Gittleman, J.L. 1989. *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- 40 Gompper, M.E. & Vanak, A.T. 2006. *Vulpes bengalensis*. In: *Mammalian Species No. 795* (S. Anderson, ed., pp. 1-5. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- Grafen, A. 1989. The Phylogenetic Regression. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.***326**: 119-157.
- 45 Harvey, P.H. & Purvis, A. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature***351**: 619-624.

- Hayward, M.W., O'Brien, J., Hofmeyr, M. & Kerley, G.I.H. 2006. Prey preferences of the african wild dog *Lycaon pictus* (Canidae: Carnivora): ecological requirements for conservation. *Journal of Mammalogy***87**: 1122-1131.
- 5 Larivière, S. & Pasitschniak-Arts, M. 1996. *Vulpes vulpes*. In: *Mammalian Species No. 537* (S. Anderson, ed., pp. 1-11. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 10 Larivière, S. & Seddon, P.J. 2001. *Vulpes rueppelli*. In: *Mammalian Species* (S. Anderson, ed., pp. 1-5. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- Larivière, S. 2002. *Vulpes zerda*. In: *Mammalian Species No. 714* (S. Anderson, ed., pp. 1-5. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 15 Li, G., Steel, M. & Zhang, X. 2008. More taxa are not necessarily better for the reconstruction of ancestral character states. *Systematic Biology***57**: 647-653.
- 20 Lucherini, M. & Vidal, E.M.L. 2008. *Lycalopex gymnocercus*. In: *Mammalian Species of the World No. 820* (S. Anderson, ed., pp. 1-9. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- Macdonald, D. 1993. *The Encyclopedia of Mammals*. Facts on File, Nova Iorque-NY.
- 25 Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2007. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, <http://mesquiteproject.org>.
- McGrew, J.C. 1979. *Vulpes macrotis*. In: *Mammalian Species No. 123* (S. Anderson, ed., pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 30 Mech, L.D. 1974. *Canis lupus*. In: *Mammalian Species No. 37* (S. Anderson, ed., pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 35 Moore, C.M. & Collins, P.W. 1995. *Urocyon littoralis*. In: *Mammalian Species No. 489* (S. Anderson, ed., pp. 1-7. American Society of Mammalogists Chicago, Illinois.
- Novaro, A.J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. In: *Mammalian Species of the World* (S. Anderson, ed., pp. 1-8. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 40 Nowak, R.M., Macdonald, D. & Kays, R.W., eds. 2004. *Walker's Carnivores of the World*. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Omland, K.E. 1999. The assumptions and challenges of ancestral states reconstructions. *Systematic Biology***48**: 601-611.
- 45

- Paradiso, J.L. & Nowak, R.M. 1972. *Canis rufus*. In: *Mammalian Species No. 22* (S. Anderson, ed.), pp. 1-4. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 5 Perini, F.A., Russo, C.A.M. & Schrago, C.G. 2010. The evolution of south american endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism *European Society for Evolutionary Biology*: 311-322.
- 10 Prevosti, F.J. 2009. Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. *Cladistics*: 1-26.
- 15 Rogers, L. & Kaplan, G. 2003. *Spirit of the wild dog: the world of wolves, coyotes, foxes, jackals and dingoes*. Allen and Unwin, Sydney.
- Salisbury, B.A. & Kim, J. 2001. Ancestral state estimation and taxon sampling density. *Systematic Biology***50**: 557-564.
- 20 Sillero-Zubiri, C. & Gottelli, D. 1994. *Canis simensis*. In: *Mammalian Species No. 485* (S. Anderson, ed.), pp. 1-6. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffman, M. & Macdonald, D. 2004. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- 25 Van Valkenburgh, B., Wang, X. & Damuth, J. 2004. Copes rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science***306**: 101-104.
- van Valkenburgh, B. 2007. *Déjà vu*: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora *Integrative and Comparative Biology***47**: 147-163.
- 30 Vilà, C., Amorim, I.R., Leonard, J.A., Posada, D., Castroviejo, J., Petrucci-Fonseca, F., Crandall, K.A., Ellengren, H. & Wayne, R.K. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology***8**: 2089-2103.
- 35 Walton, L.R. & Joly, D.O. 2003. *Canis mesomelas*. In: *Mammalian Species* (S. Anderson, ed.), pp. 1-9. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.
- 40 Wang, X. & Tedford, R.H. 2008. *Dogs: their fossil relatives and evolutionary history*. Columbia University Press, New York, NY.
- Ward, O.G. & Wuster-Hill, D.H. 1989. Ecological Studies of Japanese Raccoon Dogs, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*. *Journal of Mammalogy***70**: 330-334.
- 45 Ward, O.G. & Wuster-Hill, D.H. 1990. *Nyctereutes procyonoides*. In: *Mammalian Species of the World No. 358* (S. Anderson, ed.), pp. 1-5. American Society of Mammalogists, Chicago, Illinois.

Webster, A.J. & Purvis, A. 2001. Testing the accuracy of methods for reconstructing ancestral states of continuous characters. *Proceedings of the Royal Society* **269**: 143-149.

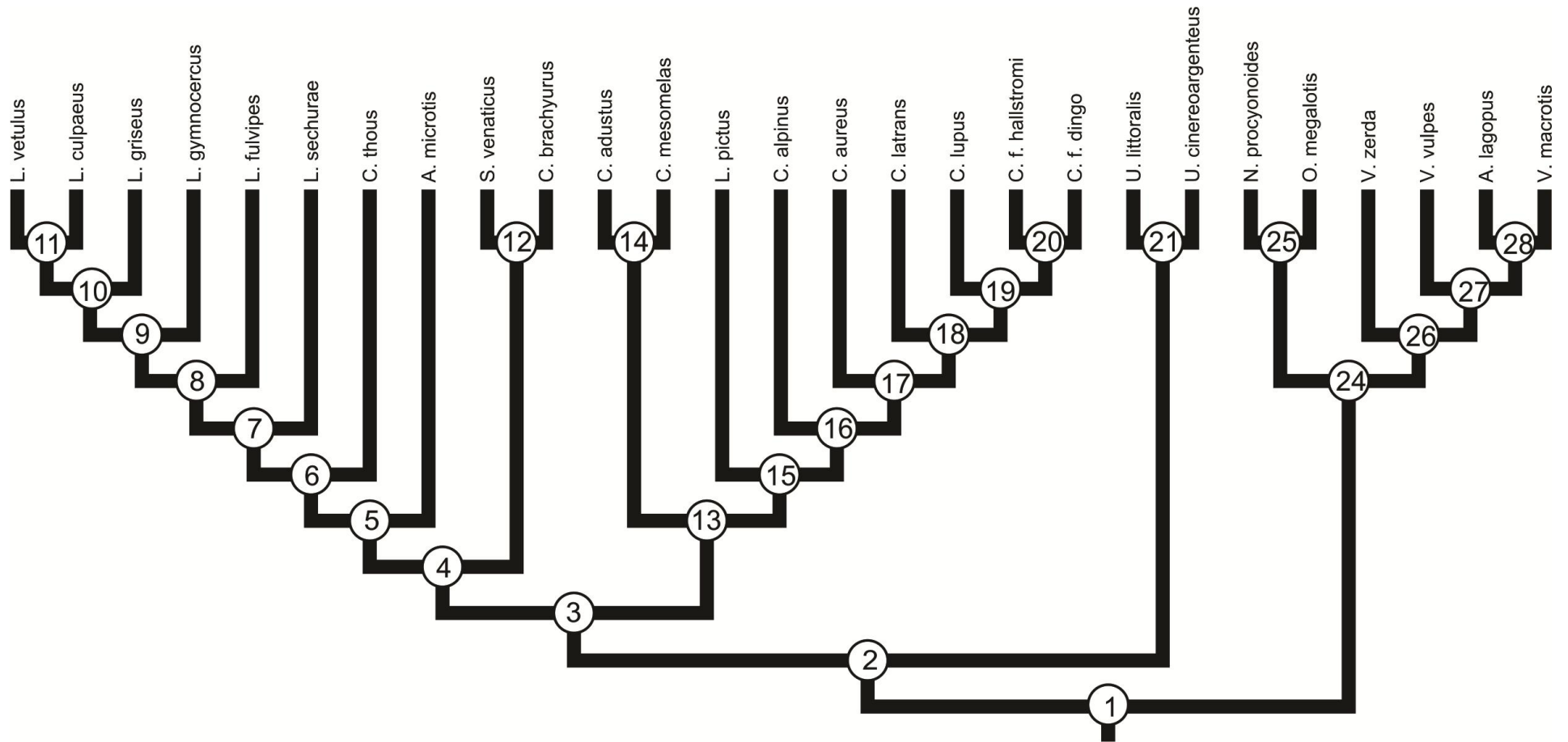
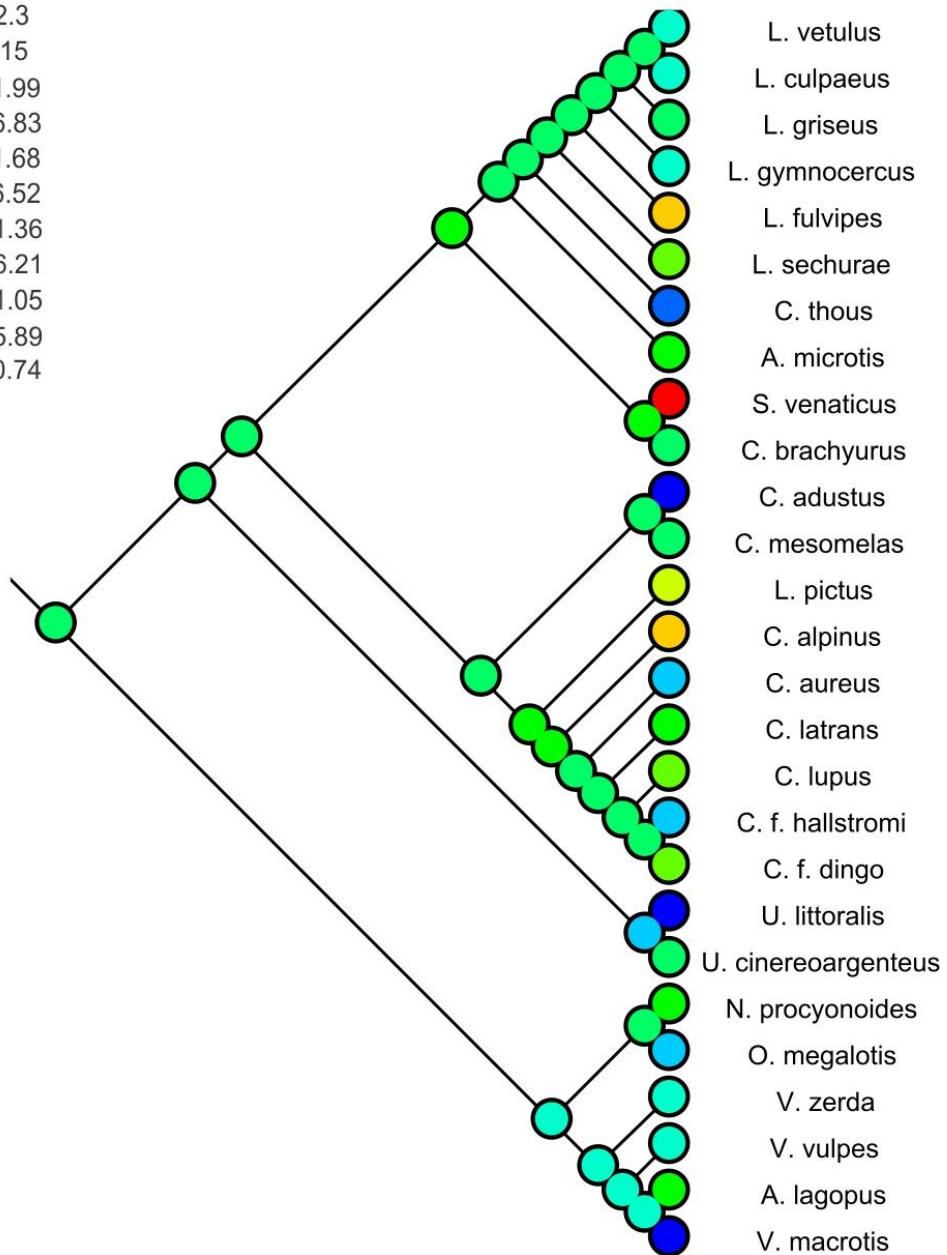
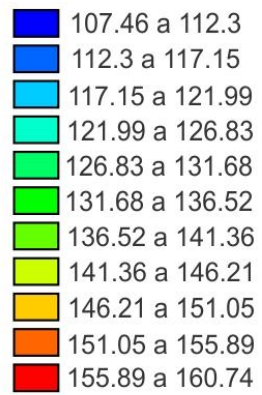


Figura 1

Caráter: Quociente da força de mordida



Caráter: Dieta

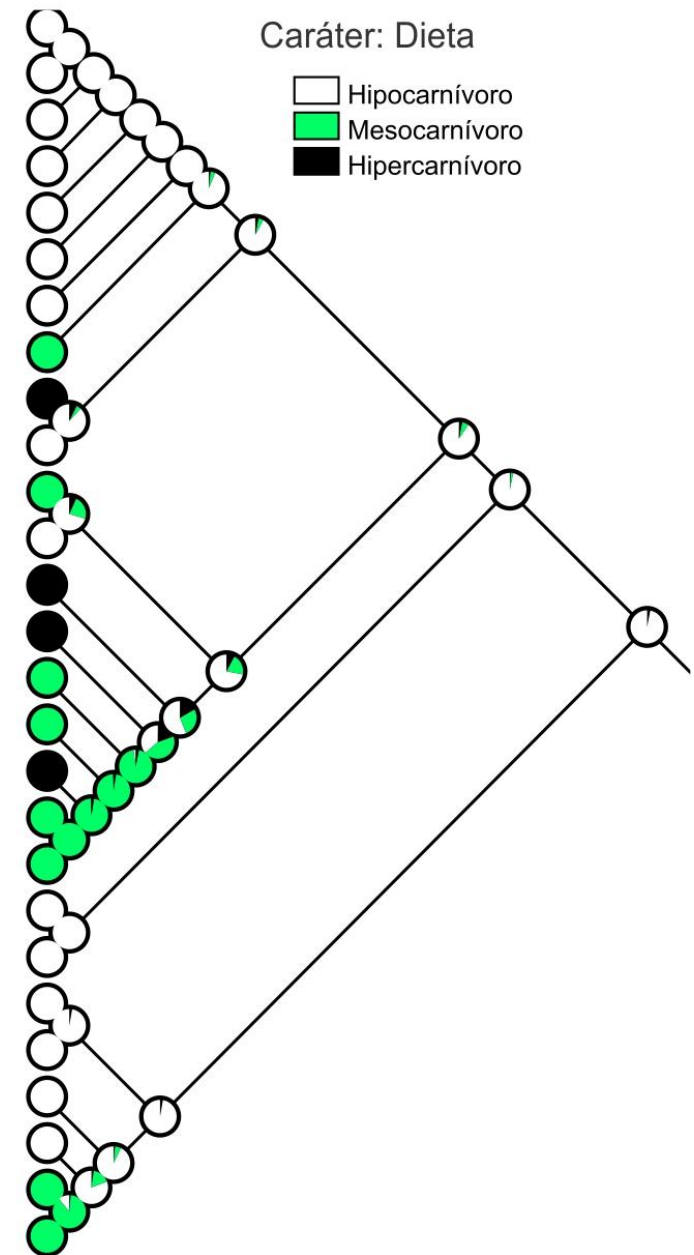
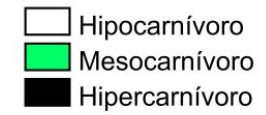
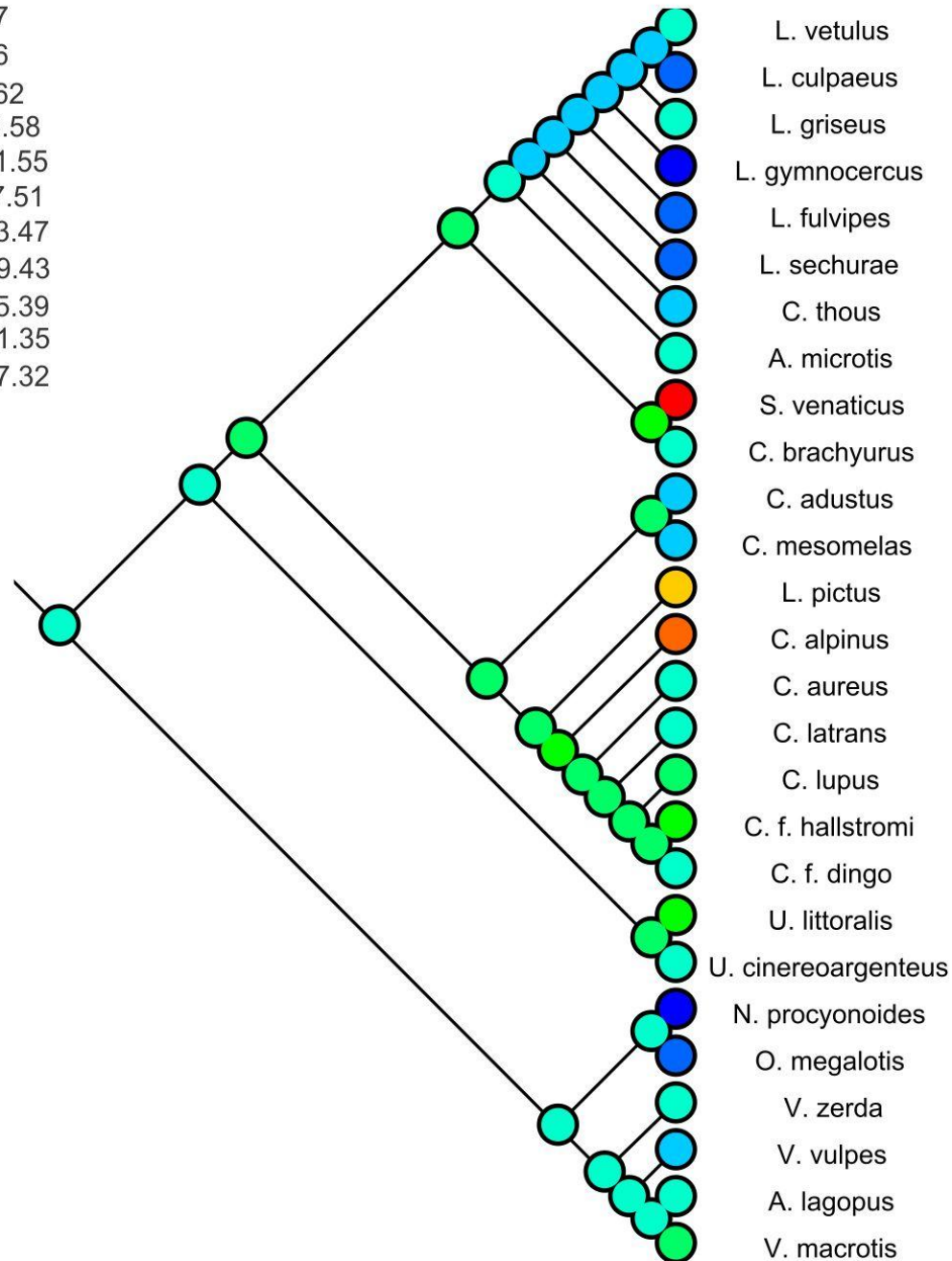
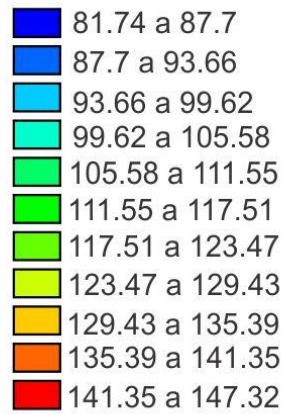


Figura2

Caráter: Quociente do volume encefálico



Caráter: Socialidade

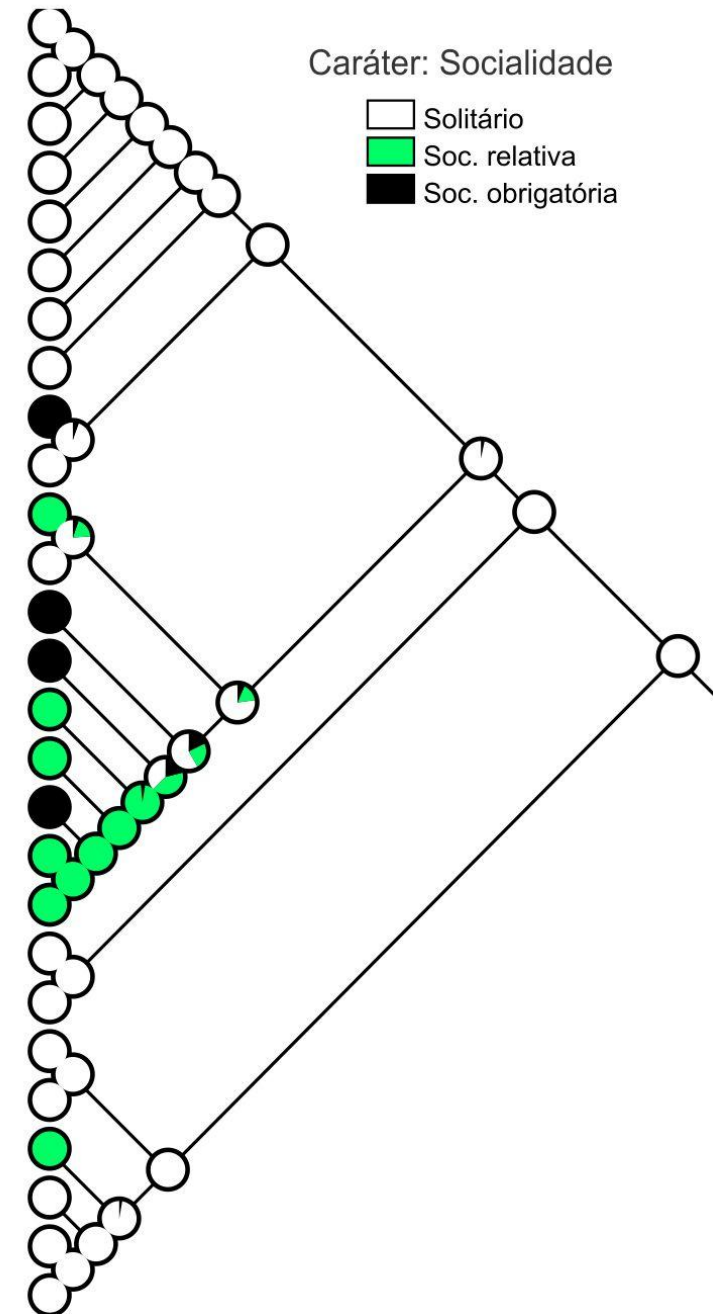
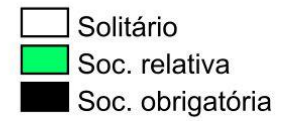
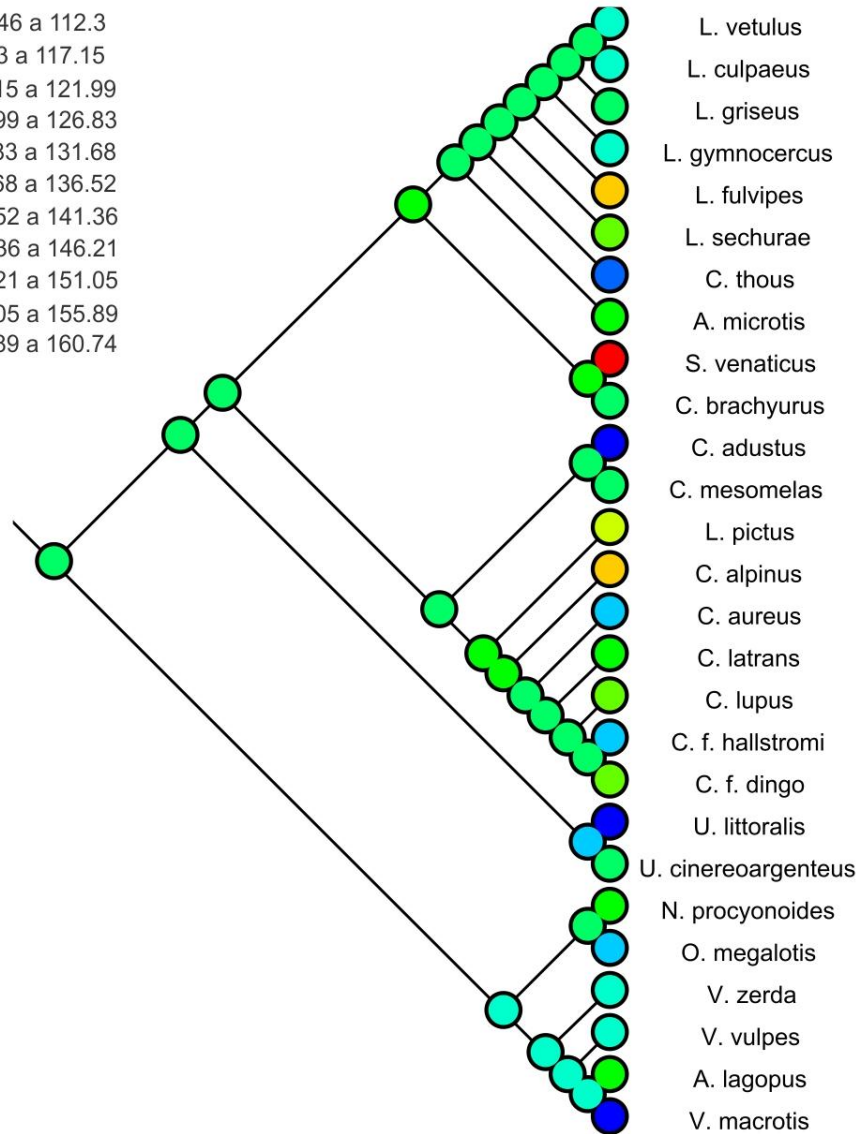
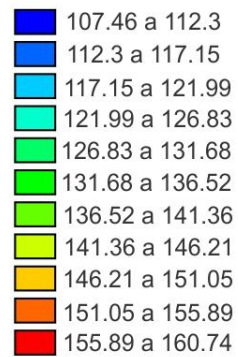


Figura3

Caráter: Quociente de força de mordida



Caráter: Quociente de volume encefálico

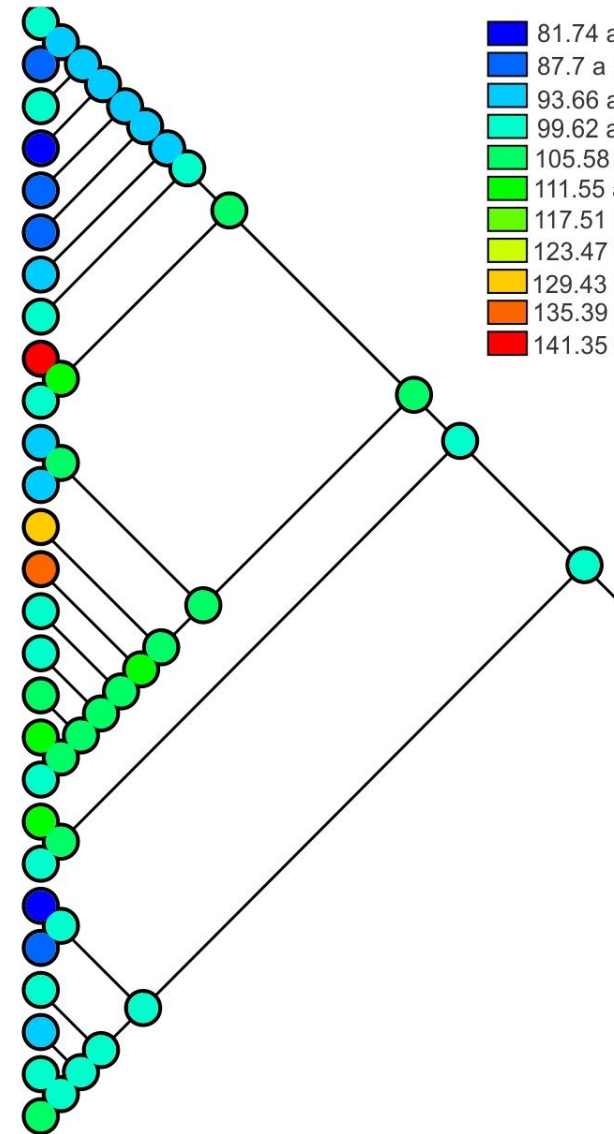
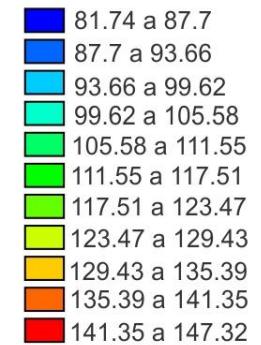


Figura4

Tabela 1

Espécies/ subespécies	QFM	QVE	Dieta	Socialidade	Fonte
<i>A. lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	132,85	101,31	Mesocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Gittleman 1989; Ewer 1998; Strand, Landa et al. 2000; Audet, Robbins et al. 2002; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>A. microtis</i> (Sclater, 1882)	133,17	101,81	Mesocarnívoro	Solitário	(Berta 1986; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. adustus</i> (Sundevall, 1847)	108,81	94,71	Mesocarnívoro	Soc. relativa	(Fox 1975; Ewer 1998; Loveridge and Macdonald 2002; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. aureus</i> (Linnaeus, 1758)	118,12	101,58	Hipocarnívoro	Soc. relativa	(Fox 1975; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. f. dingo</i> (Meyer, 1793)	140,84	102,23	Mesocarnívoro	Soc. relativa	(Rogers and Kaplan 2003; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. f. hallstromi</i> (Troughton, 1957)	118,78	113,38	Mesocarnívoro	Soc. relativa	(Nowak, Macdonald et al. 2004)
<i>C. latrans</i> (Say, 1823)	133,14	100,19	Mesocarnívoro	Soc. relativa	(Fox 1975; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Carlson and Gese 2008)
<i>C. lupus</i> (Linnaeus, 1758)	138,59	107,18	Hipercarnívoro	Soc. obrigatória	(Mech 1974; Fox 1975; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; MacNulty, Mech

<i>C. mesomelas</i> (Schreber, 1775)	129,68	98,55	Hipocarnívoro	Solitário	et al. 2007; MacNulty, Smith et al. 2009) (Gittleman 1989; Ewer 1998; Loveridge and Macdonald 2002; Walton and Joly 2003; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. brachyurus</i> (Illiger, 1815)	126,87	104,10	Hipocarnívoro	Solitário	(Kleiman 1972; Fox 1975; Dietz 1985; Gittleman 1989; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. alpinus</i> (Pallas, 1811)	148,24	139,01	Hipercarnívoro	Soc. Obrigatória	(Fox 1975; Cohen 1978; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>C. thous</i> (Hamilton Smith, 1839)	115,96	96,72	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Berta 1982; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero- Zubiri, Hoffman et al. 2004; Tchaika, Eizirik et al. 2007; Bitetti, Blanco et al. 2009)
<i>L. fulvipes</i> (Martin, 1837)	147,61	91,92	Hipocarnívoro	Solitário	(Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>L. vetulus</i> (Lund, 1842)	122,09	104,26	Hipocarnívoro	Solitário	(Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero- Zubiri, Hoffman et al. 2004; Dalponte 2009)
<i>L. culpaeus</i> (Molina, 1782)	125,03	93,34	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Salvatori, Vaglio-Laurin et al. 1999; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero- Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>L. griseus</i> (Gray, 1837)	130,61	100,01	Hipocarnívoro	Solitário	(Novaro 1997; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>L. gymnocercus</i> (Fischer, 1814)	123,19	86,65	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Lucherini and Vidal 2008; Varela, Cormenzana- Méndez et al. 2008)

<i>L. sechurae</i> (Thomas, 1900)	140,20	89,06	Hipocarnívoro	Solitário	(Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Cossíos 2008; Bitetti, Blanco et al. 2009)
<i>L. pictus</i> (Temminck, 1820)	144,07	131,61	Hipercarnívoro	Soc. Obrigatória	(Fox 1975; Gittleman 1989; Creel, Creel et al. 1996; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Hayward, O'Brien et al. 2006)
<i>N. procyonoides</i> (Gray, 1834)	132,77	81,74	Hipocarnívoro	Solitário	(Ward and Wuster-Hill 1989; Ward and Wuster-Hill 1990; Helle and Kauhala 1995; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004)
<i>O. megalotis</i> (Desmarest, 1822)	121,62	91,65	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Gittleman 1989; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Clark 2005)
<i>S. venaticus</i> (Lund, 1842)	155,89	141,35	Hipercarnívoro	Soc.obrigatória	(Kleiman 1972; Fox 1975; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; deMatteo, Porton et al. 2006)
<i>U. cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	127,85	102,76	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Fritzell and Haroldson 1982; Ewer 1998; Weston and I. Lehr Brisbin 2003; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>U. littoralis</i> (Baird, 1858)	107,46	115,74	Hipocarnívoro	Solitário	(Moore and Collins 1995; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>V. zerda</i> (Zimmerman, 1780)	124,77	101,84	Hipocarnívoro	Soc. relativa	(Fox 1975; Larivière 2002; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)

<i>V. bengalensis</i> (Shaw, 1800)	127,75	104,17	Hipocarnívoro	Solitário	(Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Gompper and Vanak 2006)
<i>V. chama</i> (Smith, 1833)	93,01	130,83	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>V. macrotis</i> (Merriam, 1888)	110,30	107,25	Mesocarnívoro	Solitário	(Waithman and Roest 1977; McGrew 1979; Gittleman 1989; Ralls, Pilgrim et al. 2001; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>V. pallida</i> (Cretzschmar, 1827)	97,05	112,32	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>V. rueppelli</i> (Schinz, 1825)	125,10	83,60	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Larivière and Seddon 2001; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004)
<i>V. velox</i> (Say, 1823)	119,24	101,10	Hipocarnívoro	Solitário	(Egoscue 1979; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Kitchen, Gese et al. 2005)
<i>V. vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	124,24	97,69	Hipocarnívoro	Solitário	(Fox 1975; Gittleman 1989; Larivière and Pasitschniak-Arts 1996; Ewer 1998; Nowak, Macdonald et al. 2004; Sillero-Zubiri, Hoffman et al. 2004; Iossa, Soulsbury et al. 2008)

Legendas

Figura 1. Árvore filogenética da família Canidae retirada de Perini et al. (2010) com os nós enumerados.

Figura 2. Árvores filogenéticas espelhadas representando a reconstrução da variável “Quociente de Força de Mordida” através do método “Análise de Parcimônia das Mudanças Quadráticas” à esquerda e a reconstrução da variável “dieta” à direita através do método “Máxima-verossimilhança”.

Figura 3. Árvores filogenéticas espelhadas representando a reconstrução da variável “Quociente do Volume Encefálico” através do método “Análise de Parcimônia das Mudanças Quadráticas” à esquerda e a reconstrução da variável “socialidade” à direita através do método “Máxima-verossimilhança”.

Figura 4. Árvores filogenéticas espelhadas representando a reconstrução da variável “Quociente de Força de Mordida” à esquerda e a reconstrução da variável “Quociente de Volume Encefálico” à direita através do método “Análise de Parcimônia das Mudanças Quadráticas”.

Tabela 1. Listagem dos táxons utilizados, seus valores de “quociente de força de mordida” e “quociente de volume encefálico” médios, suas classificações de acordo com dieta e socialidade e a fonte de tais informações.

Referências Bibliográficas

- Audet, A. M., C. B. Robbins, et al. (2002). *Alopex lagopus*. Mammalian Species of the World No. 713. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-10.
- Berta, A. (1982). *Cerdocyon thous*. Mammalian Species No. 186. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of the World: 1-4.
- Berta, A. (1986). *Atelocynus microtis*. Mammalian Species No. 256. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-3.
- Bitetti, M. S. d., Y. E. d. Blanco, et al. (2009). "Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*)."
Journal of Mammalogy **90**(2).
- Carlson, D. A. and E. M. Gese (2008). "Reproductive biology of the coyote (*Canis latrans*): Integration of mating behavior, reproductive hormones, and vaginal cytology." Journal of Mammalogy **89**(3): 654-664.
- Clark, H. O. (2005). *Otocyon megalotis*. Mammalian Species No. 766. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists 1-5.
- Cohen, J. A. (1978). *Cuon alpinus*. Mammalian Species No. 100. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists 1-3.
- Cossíos, E. D. (2008). *Lycalopex sechurae* (Carnivora: Canidae). Mammalian Species No. 848. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-6.
- Creel, S., N. M. Creel, et al. (1996). "Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates." Behavioral Ecology **8**(3): 298-306.
- Dalponte, J. C. (2009). *Lycalopex vetulus* (Carnivora: Canidae). Mammalian Species No. 847. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-7.
- deMatteo, K. E., I. J. Porton, et al. (2006). "The effect of the male bush dog (*Speothos venaticus*) on the female reproductive cycle." Journal of Mammalogy **87**(4): 723-732.
- Dietz, J. M. (1985). *Chrysocyon brachyurus*. Mammalian Species No. 234. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-4.
- Egoscue, H. J. (1979). *Vulpes velox*. Mammalian Species No. 122. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-6.
- Ewer, R. F. (1998). The Carnivores. Ithaca, NY, Cornell University Press.
- Fox, M. W. (1975). The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution. Wenatchee, Wasington, Dogwise Publishing.
- Fritzell, E. K. and K. J. Haroldson (1982). *Urocyon cinereoargenteus*. Mammalian Species No. 189. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of the World: 1-8.
- Gittleman, J. L. (1989). Carnivore behavior, ecology and evolution. Ithaca, NY, Cornell University Press.
- Gompper, M. E. and A. T. Vanak (2006). *Vulpes bengalensis*. Mammalian Species No. 795. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-5.
- Hayward, M. W., J. O'Brien, et al. (2006). "Prey preferences of the african wild dog *Lycaon pictus* (Canidae: Carnivora): ecological requirements for conservation." Journal of Mammalogy **87**(6): 1122-1131.
- Helle, E. and K. Kauhala (1995). "Reproduction in the Raccoon Dog in Finland." Journal of Mammalogy **76**(4): 1036-1046.
- Iossa, G., C. D. Soulsbury, et al. (2008). "Body mass, territory size, and life-history tactics in a socially monogamous canid, the red fox *Vulpes vulpes*." Journal of Mammalogy **89**(6): 1481-1490.
- Kitchen, A. M., E. M. Gese, et al. (2005). "Spatial ecology of swift fox social groups: from group formation to mate loss." Journal of Mammalogy **86**(3): 547-554.
- Kleiman, D. G. (1972). "Social behaviour of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and Bush Dog (*Speothos venaticus*): A study in contrast." Journal of Mammalogy **53**(4): 791-806.
- Larivière, S. (2002). *Vulpes zerda*. Mammalian Species No. 714. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-5.

- Larivière, S. and M. Pasitschniak-Arts (1996). *Vulpes vulpes*. Mammalian Species No. 537. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-11.
- Larivière, S. and P. J. Seddon (2001). *Vulpes rueppelli*. Mammalian Species S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-5.
- Loveridge, A. J. and D. W. Macdonald (2002). "Habitat ecology of two sympatric species of Jackals in Zimbabwe." Journal of Mammalogy **83**(2): 599-607.
- Lucherini, M. and E. M. L. Vidal (2008). *Lycalopex gymnocercus*. Mammalian Species of the World No. 820. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-9.
- MacNulty, D. R., L. D. Mech, et al. (2007). "A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf." Journal of Mammalogy **88**(3): 595 - 605.
- MacNulty, D. R., D. W. Smith, et al. (2009). "Body size and predatory performance in wolves: is bigger better?" Journal of Animal Ecology(78): 532-539.
- McGrew, J. C. (1979). *Vulpes macrotis*. Mammalian Species No. 123. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-6.
- Mech, L. D. (1974). *Canis lupus*. Mammalian Species No. 37. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-6.
- Moore, C. M. and P. W. Collins (1995). *Urocyon littoralis*. Mammalian Species No. 489. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists 1-7.
- Novaro, A. J. (1997). *Pseudalopex culpaeus*. Mammalian Species of the World. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-8.
- Nowak, R. M., D. Macdonald, et al., Eds. (2004). Walker's Carnivores of the World. Baltimore, Maryland, The John Hopkins University Press.
- Ralls, K., K. L. Pilgrim, et al. (2001). "Kinship, social relationships, and den sharing in kit foxes." Journal of Mammalogy **82**(3): 858-866.
- Rogers, L. and G. Kaplan (2003). Spirit of the wild dog: the world of wolves, coyotes, foxes, jackals and dingoes. Sydney, Allen and Unwin.
- Salvatori, V., G. Vaglio-Laurin, et al. (1999). "Spatial organization, activity and social interactions of Culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus*) in North-central Chile." Journal of Mammalogy **80**(3): 980-985.
- Sillero-Zubiri, C., M. Hoffman, et al. (2004). Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status Survey and Conservation Action Plan. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, IUCN/SSC Canid Specialist Group.
- Strand, O., A. Landa, et al. (2000). "Social organization and parental behavior in the arctic fox." Journal of Mammalogy **81**(1): 223-233.
- Tchaika, L., E. Eizirik, et al. (2007). "Phylogeography and population history of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*)." Molecular Ecology(16): 819-838.
- Varela, O., A. Cormenzana-Méndez, et al. (2008). "Seasonal diet of the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in the Chaco dry woodland, northwestern Argentina." Journal of Mammalogy **89**(4): 1012-1019.
- Waithman, J. and A. Roest (1977). "A taxonomic study of the Kit fox, *Vulpes macrotis*." Journal of Mammalogy **58**(2): 157-164.
- Walton, L. R. and D. O. Joly (2003). *Canis mesomelas*. Mammalian Species S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-9.
- Ward, O. G. and D. H. Wuster-Hill (1989). "Ecological Studies of Japanese Raccoon Dogs, *Nyctereutes procyonoides viverrinus*." Journal of Mammalogy **70**(2): 330-334.
- Ward, O. G. and D. H. Wuster-Hill (1990). *Nyctereutes procyonoides*. Mammalian Species of the World No. 358. S. Anderson. Chicago, Illinois, American Society of Mammalogists: 1-5.
- Weston, J. L. and J. I. Lehr Brisbin (2003). "Demographics of a protected population of Gray Foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in South Carolina." Journal of Mammalogy **84**(3): 996-1005.

Conclusões gerais

As principais conclusões geradas neste estudo são que a especialização na dieta hipercarnívora nos canídeos está ligada com um aumento do volume encefálico, possivelmente devido à necessidade de caça em grupo, e consequentemente, vida em grupo. Não há correlação entre o quociente da força de mordida e o quociente de volume encefálico entre todas as espécies de canídeos, pois os mesmos quociente só conseguem destacar seus maiores valores (*Speothos*, *Lycaon* e *Cuon*), mas as outras espécies permanecem em uma ordem aleatória. O Quociente de força de mordida não está correlacionado com seu valor bruto, e o mesmo ocorre com o quociente do volume encefálico, o que mostra que a correção para o tamanho é eficiente, e que não se deve fazer inferências sobre força de mordida e volume encefálico sem antes corrigi-los para o tamanho dos indivíduos.

Concluimos também que houve uma co-evolução entre a encefalização e a socialidade. Já evolução da força de mordida apenas se assemelha à da dieta em alguns clados (das raposas), mas não mostra o surgimento de uma maior força no clado dos canídeos tipo-lobo, que possuem vários ancestrais hipercarnívoros e, portanto, deveriam ter ancestrais com mordidas mais fortes. Os quociente de força de mordida e volume encefálico parecem não ter evoluído de forma semelhante, mas o surgimento das maiores forças e encéfalos surgem nos mesmos ramos terminais (*Speothos*, *Lycaon* e *Cuon*) indicando uma forte relação entre os surgimentos de forças mais fortes, cérebro maiores, dieta mais carnívora e grupos maiores e mais coesos de indivíduos.

Author Guidelines

Publication charges

There are no page charges for the *Journal of Evolutionary Biology*. Charges apply for colour figures that are published in print (for details see 'Colour charges', below) and for open access publication of your article if you choose this (for details see 'Online Open', below).

Online submission and review available

Full instructions for preparing and submitting manuscripts online are provided at the submission site:

<http://mc.manuscriptcentral.com/jeb>. Please do not duplicate your submission by submitting online and by post.

Manuscript categories

Journal of Evolutionary Biology publishes ordinary Research Articles (typically 6-10 printed pages), Short Communications (typically 3-5 pages; results and discussion may be combined), Review Articles (also short 'Mini Reviews') and Target Reviews. The latter are typically commissioned and authors should contact the Reviews Editor before submitting one. Manuscripts in all categories include an abstract.

Submission and handling of manuscripts

Manuscripts are handled by Editor in Chief, Reviews Editor or one of the Deciding Editors. Manuscripts are typically reviewed by two members of the Editorial Board, although occasionally external reviewers are asked for expert advice on specialized topics. Manuscripts can be declined without review if their contribution to the journal's goals is deemed to be marginal or if it seems unlikely that they would fare well in the review process. Due to increasing number of submissions, these immediate rejections are becoming more frequent.

Journal of Evolutionary Biology strongly encourages online submission of manuscripts through ScholarOne Manuscripts at <http://mc.manuscriptcentral.com/jeb>. Submission online enables the quickest possible review and online manuscript tracking. Manuscripts can be submitted online as a Word (.doc) or Rich Text Format (.rtf) document. Each of these file formats will be automatically converted to PDF for reviewing. Please upload the entire manuscript, with figures, tables and Supporting Information as one file. Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. You can also email for online Submission support. If submitting to ScholarOne Manuscripts using LaTeX, please upload a PDF file of the manuscript for the reviewers. Note that upon acceptance we will require your TeX/LaTeX source files to edit and typeset the article.

All submitted manuscripts should be accompanied by a covering letter stating that the enclosed work is not under consideration for publication in another journal or book; that its submission for publication has been approved by all relevant authors and institutions; and that all persons entitled to authorship have been so named. Submitting authors should also assert that all authors have seen and agreed to the submitted version of the manuscript. The covering letter should give the word count of the full text, excluding abstract, references, tables and figure legends. In the case of online submissions, please note that you should submit your covering letter or comments to the Editor-in-Chief when prompted online.

For Readers

[Online Early](#)
[Latest Issue](#)
[Full archive](#)
[Advanced Search](#)
[Review Articles](#)
[In the News](#)
[Cover Gallery](#) **New!**
[Sign up for E-alerts](#)

For Authors

[Submit an Article](#)
[Author Guidelines](#)

About the Society

[eseb](#)
[Meetings](#)

Journal Highlights

Rapid publication of
Evolutionary Results.
Submission to decision:
37 days.
Acceptance to online
publication: 44 days.
Impact factor: 3.471

Download a
JEB fact-sheet 

FOLLOW ON
twitter 

Authors should always complete the preferred reviewers section when submitting manuscripts. Please identify four members of the Editorial Board as potential reviewers. You are welcome to specify non-Board reviewers as well, particularly if they are specialists in your subject area.

In order to expedite production, authors are required to submit their revised manuscripts online or on a disk containing text, figures and tables. It is in the interests both of the authors and of the journal that amended manuscripts be returned promptly. A revised paper will retain its original date of receipt only if it is received within 4 weeks of the date of return to the author. Revised papers submitted after this interval will be treated as new submissions. When resubmitting your manuscript please ensure you upload your response letter with your other files, so it will form part of the PDF. All final decisions will rest with the Editorial Office and authors will receive decision letters from the Editorial Office.

Artwork will be produced from electronic files if at all possible (see below). On request, authors should provide two sets of the original figures.

Online production tracking is now available for your article through **Author Services**. This enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production so they do not need to contact the production editor to check on progress. Visit <http://authorservices.wiley.com/bauthor/> for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Presentation of manuscripts

Manuscripts should be written in clear, concise, and grammatically correct English; manuscripts that are inadequately prepared will be returned to the authors. Manuscripts submitted by non-native English speakers must be thoroughly corrected by a native English speaker prior to submission. Manuscripts should be typewritten in double-spacing on one side of 297 mm x 210 mm (11 inch x 8.5 inch) white paper, with 2.5 cm (1 inch) margins on all sides. All pages should be numbered consecutively, and line numbers should be printed on each page to facilitate ease of reference for reviewers.

Length of the manuscripts: Manuscripts should not typically exceed 10 printed pages (including figures and tables). In general, allow 900 words per printed page and subtract 160 words for each figure and table.

Title page: The title page should contain the article title, full name (s) of author(s), affiliation(s), a short running title (abbreviated form of title) less than 45 characters including spaces, and the name and complete mailing address, **including telephone and fax numbers and e-mail address** of the person to whom correspondence should be sent.

Abstract page: The abstract page should contain a short summary not exceeding 150 words and include up to 10 keywords.

Main text

The organization of the main text should be chosen to fit the work reported. All papers should begin with an introduction that describes why the work is important and end with a discussion of the significance of the results and their relation to other work. The following format is recommended for empirical studies:

(1) Introduction. The introduction should summarise briefly the background and aims, and end with a very brief statement of what has been achieved by the work.

(2) Materials and methods. This section should contain sufficient detail so that all procedures can be repeated (in conjunction with cited references).

(3) Results. The Results section should present the experiments that support the conclusions to be drawn later in the Discussion. The Results Section should conform to a high standard of rigour. Extended lines of inference, arguments or speculations should not be placed in the Results.

(4) Discussion. The Discussion section should be separate from the Results section. It allows authors to propose their interpretation of the results, and to suggest what they might mean in a wider context. It should end with a clear statement of the main conclusions of the research, and a clear explanation of their importance and relevance.

(5) Acknowledgments. The acknowledgments (e.g. of financial support) should be brief.

(6) References. Citation to papers by up to two authors in the text should be in full, e.g. (Able & Charles, 1986). If the number of authors exceeds two, the first author plus *et al.* should be used (e.g. Frank *et al.*, 1986). When different groups of authors with the same first author and date occur, they should be cited by using a,b,c, etc. after the date (e.g., James *et al.*, 1986a,b). References should be listed in chronological order in the text, e.g. (Lowe *et al.*, 1986; Able *et al.*, 1997). At the end of the paper, references should be listed in alphabetical order. Names and initials of authors (**up to six**), year of publication, the full titles of papers, chapters and books, **the abbreviated titles of journals** (manuscripts with full journal titles will be returned to the author for revision), volumes and inclusive pagination should be provided. Do not include the doi (digital object identifier) if the journal article is already published within an issue, instead simply state the volume and page range. Do not include the total number of pages of single volume works (e.g. entire books or reports). Multi-authored works should list the first six authors followed by *et al.* Examples of reference style are given below:

Calsbeek, R. 2009. Experimental evidence that competition and habitat use shape the individual fitness surface. *J. Evol. Biol.*, doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01626.x

Lynch, M. 1989. The gauge of speciation: on the frequencies of modes of speciation. In: *Speciation and its Consequences* (D. Otte & J.E. Endler, eds), pp. 527-553. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Ridley, M. 1996. *Evolution*, 2nd edn. Blackwell Science, Oxford.

Rönn, J.L., Katvala, M. & Arnqvist, G. 2009. Interspecific variation in ejaculate allocation and associated effects on female fitness in seed beetles. *J. Evol. Biol.*, in press.

Simon, C. 1992. Molecular systematics. In: *Proceedings of First International Symposium on Molecular Techniques in Taxonomy* (J.C. Avise, ed.), pp. 23-34. Denton, Texas, 4-6 November 1992. Springer, Berlin.

Smith, D.R., Crespi, B.J. & Bookstein, F.L. 1997. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization. *J. Evol. Biol.* **10**: 551-574.

Werren, J.H., Richards, S., Desjardins, C.A., Niehuis, O., Gadau, J., Colbourne, J.K. *et al.* 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species. *Science* **327**: 343-348.

References to a paper 'in press' are permissible provided that it has been accepted for publication (documentary evidence of acceptance must be provided). A reference to 'unpublished work' is only permissible if it concerns essential information; it should be available from the cited authors on request, and the names of all persons involved should be cited (forename initial(s) followed by surname) in parentheses as 'unpublished data'; any person cited as the source of a 'personal communication' must have approved the reference; both of these types of citation are permitted in the text only, not in the list of references. The use of 'in preparation' or 'submitted for publication' is not permitted.

References to material available on the World Wide Web can be given, but only if the information is available on an official site and without charge to readers. Authors may provide electronic copies of the cited material for inclusion on the Journal of Evolutionary Biology Homepage at the discretion of the Editors. The format for citations is as follows:

Beckleheimer, J. 1994. How do you cite URL's in a bibliography?
See <http://www.nrlsscnavy.mil/bibliography.html>

An EndNote style file is available ([Click Here](#)). Right-click on the link and select 'save target as'. Navigate to your EndNote styles folder and save.

We have endeavoured to make this style file as comprehensive as possible, but complex or unusual reference types and variations in reference data quality in EndNote may result in missing information or formatting problems. If you have any comments or suggestions for improvement, please contact the journal Production Editor at: jeb@wiley.com

Submitting electronic files

Accepted manuscripts will be published from the electronic version wherever practicable and must also be provided in this form at the revision stage. The material can be submitted online, on disk or CDR and should be accompanied by a covering letter specifying manuscript number, operating system and software program. Please submit the first version of a manuscript as one single file, including figures, tables and appendices. Separate figure files may be required once the manuscript is accepted.

Text

Files should be formatted double-spaced with no hyphenation and automatic wordwrap (no hard returns within paragraphs). Please type your text consistently, e.g. take care to distinguish between '1' (one) and 'l' (lower-case L), and '0' (zero) and 'O' (capital O), etc. (if nonstandard fonts are used (e.g. symbols, greek letters) they should be embedded in the word-processor file. Please number each page and activate line numbering in your text file.

Tables

Tables should be typed as text, using 'tabs'. The use of graphics programs and 'table editors' should be avoided.

Electronic artwork

We would like to receive your artwork in electronic form. Please save vector graphics (e.g. line artwork) in Encapsulated postscript Format (EPS), and bitmap files (e.g. half-tones) in Tagged Image File Format (TIFF). Detailed information on our digital illustration standards is available on the BPL Homepage at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>

Specifications

Tables

Tables should be cited consecutively in the text and numbered with Arabic numerals (Table 1, Table 2, etc.). Each table should be titled and typed double-spaced on a separate sheet. Units must be clearly indicated for each of the entries in the table. Footnotes to tables should be identified by the symbols *, †, ‡, §, ¶ (in that order) and placed at the bottom of the table. No vertical rules should be used.

Figures

Figures should be cited consecutively in the text (e.g. Fig. 1, Fig. 2, etc.) and should be grouped together at the end of the paper or in a separate file(s). Legends should be grouped at the end of the paper. Line figures and combination figures should preferably be submitted in **vector graphics format** (e.g. either embedded as vector graphics in a Word document or saved separately in PDF or EPS format). If this is not possible, they should be saved separately as pixel-based graphics at 600 d.p.i. at the required print size, and they should be saved in tif (not jpg) format or embedded as such in Word. Note that **vector graphics is the preferred** format for line and combination figures because figure quality can then be maximized in the online PDF publication. Photographic figures should be saved at 300 d.p.i. in tif format, or jpg format with low compression. Figures should be drawn/submitted at their smallest practicable size to fit a single column (max. width 80 mm), two-thirds page width (max. width 110 mm), or a double column (max. width 166 mm). Over-sized figures will be reduced by the Production Editor. If figures are drawn larger than reproduction size, component parts such as symbols and text must be large enough to allow for the necessary reduction. For full instructions on preparing your figures, see our [Electronic Artwork Information for Authors](#) page. See section 'Publication (colour) charges', below, for information on colour costs.

Scientific names

Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. If there are many species, cite a flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses if desired).

Units and symbols

Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn., 1975, The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and Methods section. In-line equations should be typed as text. The use of graphics programs and 'equation editors' should be avoided. Displayed equations will normally be re-keyed by our typesetter.

Web materials

Supporting Information can be published online at the Editors' discretion. This may include information e.g. on sampling locations, data underlying analyses or figures, additional analyses not presented in the manuscript, or relevant multimedia files (e.g. mating song audio clips). Supporting Information must be formatted and supplied by the author in a ready-to-publish form. Further guidelines for authors are available at:

<http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/suppmat.asp>

Statistical results

In-line statistical results should be presented as the test-statistic followed by degrees of freedom as subscript(s) to the test-statistic (e.g. $F_{1,12} = 1.74$ and $t_8 = 31.8$), $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$, $P = \text{value}$ (for values in between 0.05 and 0.10), or n.s., e.g. ($F_{1,12}$

= 4.9, $P > 0.05$). Statistical results in tables should be comprehensive, allowing future meta-analyses. Depending on the details of the analyses, results reported may include parameter estimates, test-statistics, degrees of freedom significance levels and error/residual model information (e.g. error MS and d.f. in ANOVA or regression models). Since exact P -values can be useful for meta-analyses, we recommend that these are quoted even when non-significant, e.g. $t_{23} = 0.25$, $P = 0.34$, or $F_{2,32} = 1.12$, $P = 0.55$. However, non-significant tests (i.e. $P > 0.05$) should always be interpreted as such.

Cover image

Authors who have their paper accepted for publication are encouraged to submit a photograph(s) illustrating their work (please do not submit photographs until your paper has been accepted). These should be of publishable quality, both in terms of content and image quality. They should be up to 300 d.p.i. when sized to about 15 cm height (max.) by 21.2 cm width (fixed), and if saved in jpg format a low compression setting should be used. Please crop image to these stated dimensions if possible. Resolutions below about 200 d.p.i. will generally not be of high enough quality for publication.

Images should be uploaded to the journal ftp site which can be accessed through your web browser (<ftp://Author-access:bpl2000pub@ftp.edn.blackwellpublishing.com>) or using ftp software (ftp.edn.blackwellpublishing.com, username 'Author-access', password 'bpl2000pub'). Files should be clearly labelled and include the manuscript number (e.g. JEB-2007-00381-photo1.jpg), and must be uploaded to the subfolder 'JEB/Cover photos'. After successful upload, authors should e-mail jeb@edn.blackwellpublishing.com. A brief caption (20 to 40 words) can be uploaded at the same time, or sent by e-mail. This should include a photo credit. If photographs are not the author's, permission for use must have been obtained prior to submission. The photographer of the cover image that is chosen will be required to sign a release form.

Colour charges

Except for authors of Review Articles, there is a charge for printed colour figures, as set out in the [Colour Work Agreement Form](#). If your figure would benefit from colour (and if it is not essential for scientific interpretation), and if you have no funds to cover colour printing costs, the journal offers free colour publication online (with black-and-white publication in print), known as Colour on the Web. Note that if you require this, **interpretation of your figure must be possible even when printed in black and white** (for the print edition of the journal), otherwise a separate black-and-white version of the figure must also be prepared. If you require Colour on the Web, you should write a single figure legend to accommodate both versions of the figure, and indicate the colour requirements on the [Colour Work Agreement Form](#). As this form is a prerequisite for publication, it should be completed and returned in all instances where authors require colour in their main article (it is not required for colour figures that form part of any online Supporting Information).

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested, Wiley-Blackwell will dispose of all hardcopy or electronic material submitted two months after publication. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor as soon as possible if you have not yet done so.

Proofs and offprints

Proofs will be sent to the corresponding author via email as an

Acrobat PDF file. Only corrections and essential changes should be made at this stage. Authors will be charged for extensive alterations.

To avoid delay in publication, corrected proofs should be returned to the Production Editor within three working days of receipt.

The Editors reserve the right to make minor modifications to manuscripts that do not conform to accepted standards/Journal style. Such alterations will always be submitted to the authors for approval at the proof stage.

A PDF offprint of the online published article will be provided free of charge to the corresponding author, and may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs. Printed offprints are posted to the correspondence address given for the paper unless a different address is specified when ordered. Note that it is not uncommon for printed offprints to take up to eight weeks to arrive after publication of the journal.

Early View

The Journal of Evolutionary Biology is covered by Wiley-Blackwell's Early View service. Early View articles are complete full-text articles published online in advance of the publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. Early View articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. Because they are in final form, no changes can be made after online publication. The nature of Early View articles means that they do not yet have volume, issue or page numbers, so Early View articles cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is allocated to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article.

Toll-free author links

Authors may wish to link to their published article on **Wiley InterScience** from their personal website or from an Institutional Repository. If so, please complete the form at http://www.blackwellpublishing.com/authors/toll_free.asp and a Wiley-Blackwell representative will contact you to let you know that access has been set up. (Please note that access can not be set up until the article is published live on Wiley InterScience).

Exclusive Licence

Authors will be required to sign an exclusive licence form (ELF) for all papers accepted for publication. Signature of the ELF is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless a signed form has been received. Please note that signature of the exclusive licence form does not affect ownership of copyright in the material. (Government employees need to complete the author warranty sections, although copyright in such cases does not need to be assigned.) After submission authors will retain the right to publish their paper in various media/circumstances (please see the form for further details). To assist authors an appropriate form will be supplied by the editorial office. Alternatively, authors may like to download a copy of the form [here](#)

Online Open

OnlineOpen is available to authors of primary research articles who wish to make their article available to non-subscribers upon publication, or whose funding agency requires grantees to archive the final version of their article. With OnlineOpen the author, the

author's funding agency, or the author's institution pays a fee to ensure that the article is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive. For the full list of terms and conditions, see

<http://olabout.wiley.com/WileyCDA/Section/id-406241.html>

Any authors wishing to publish their paper OnlineOpen will be required to complete the payment form available from our website at:

http://www.blackwellpublishing.com/pdf/JEB_OOF.pdf

Please note this form is for use with OnlineOpen material ONLY. Please return the completed OnlineOpen form to the Production Editor at the time of final acceptance (preferably within 24 hours to avoid any delays in processing). Prior to acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

Free access in the Developing World

Free online access to this journal is available within institutions in the developing world through the HINARI initiative with the World Health Organization (WHO), the AGORA initiative with the Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) and the OARE Initiative (Online Access to Research in the Environment) with the United Nations Environment Programme (UNEP).

Additional material

Submission to Journal of Evolutionary Biology implies that the authors are prepared to distribute freely (or at a nominal price) to academic researchers for their own use any materials (i.e. strains, clones, antibodies, etc.) used in the experiments described. The editors and publisher of this journal expect authors to make the data underlying published articles available. An investigator who feels that reasonable requests have not been met by the authors should correspond with the Editor-in-Chief. Authors must use the appropriate database to deposit detailed information supplementing submitted papers, and quote the accession number in their manuscripts.

Please note: papers that are narrow in scope, and/or address an issue from a circumscribed taxonomically-oriented view rather than emphasise general evolutionary issues, are liable to editorial rejection.



Copyright © Blackwell Publishing 2009