

DM
QUEI.1

SOBRE O COMPORTAMENTO DAS
TOUPEIRAS-DE-ÁGUA, *Galemys pyrenaicus*
Geoffroy E *Desmana moschata* L.
(DESMANINAE, TALPIDAE, INSECTIVORA)



Ana Isabel Queiroz

Tese de Mestrado em Etologia
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Março de 1996

Reg. 9405
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
BIBLIOTECA

**SOBRE O COMPORTAMENTO DAS
TOUPEIRAS-DE-ÁGUA,**

Galemys pyrenaicus Geoffroy E *Desmana moschata* L.

(DESMANINAE, TALPIDAE, INSECTIVORA)

Ana Isabel Queiroz

**Tese de Mestrado em Etologia
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Março de 1996**

**SOBRE O COMPORTAMENTO DAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA,
Galemys pyrenaicus Geoffroy E *Desmana moschata* L.
(DESMANINAE, TALPIDAE, INSECTIVORA)**

AGRADECIMENTOS	4
RESUMO	6
I - INTRODUÇÃO	7
SOBRE O CONHECIMENTO DAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA	8
1. Taxonomia e evolução	
2. Morfologia funcional e ecologia	
3. Estatuto e conservação	
4. Estudo do comportamento na Natureza e em cativeiro	
4.1. <i>Galemys pyrenaicus</i>	
4.1.1. Observações e vestígios indirectos	
4.1.2. Capturas	
4.1.3. Telemetria	
4.1.4. Comportamento em cativeiro	
4.2. <i>Desmana moschata</i>	
4.2.1. Observações e vestígios indirectos	
4.2.2. Capturas	
4.2.3. Telemetria	
4.2.4. Comportamento em cativeiro	
ENQUADRAMENTO TEMÁTICO E OBJECTIVOS	22
II - DESCRIÇÃO DE ALGUNS PADRÕES DE COMPORTAMENTO, OBSERVADOS EM CATIVEIRO	25
MATERIAL E MÉTODOS	26
1. <i>Galemys pyrenaicus</i>	
1.1. Exemplares estudados	
1.2. Descrição dos cativeiros	
1.3. Registo e análise dos comportamentos	
1.4. Definição de unidades de comportamento	
2. <i>Desmana moschata</i>	
2.1. Exemplares estudados	
2.2. Descrição dos cativeiros	
2.3. Registo e análise dos comportamentos	
2.4. Definição de unidades de comportamento	
RESULTADOS E DISCUSSÃO	31
1. Categorias de padrões de comportamento observados nas duas espécies	
1.1. Repouso	
1.2. Movimentos e posturas fora de água	
1.3. Movimentos e posturas à superfície da água	
1.4. Mergulhos	
1.5. Alimentação na água	

1.6. Alimentação fora de água	
1.7. Cuidados com a pelagem	
1.8. Comportamentos de significado incerto	
2. Categorias de padrões de comportamento observados em <i>Desmana moschata</i>	
2.1. Emissões sonoras	
2.2. Interações sociais na água	
2.3. Interações sociais fora de água	
CONSIDERAÇÕES FINAIS	46
III - ANÁLISE FINA DE PADRÕES DE LOCOMOÇÃO NA ÁGUA	47
MATERIAL E MÉTODOS	48
1. Análise dos movimentos de natação	
2. Análise de sequências de mergulho	
3. Análise estatística	
RESULTADOS E DISCUSSÃO	50
1. Análise dos movimentos de natação	
1.1. Movimentos das patas anteriores e posteriores	
1.2. Movimentos da cauda	
1.3. Posição do corpo	
1.4. Oscilações do tronco	
2. Sequências de mergulho	
2.1. Mergulhos	
2.1.1. Actividades durante os mergulhos	
2.1.2. Duração dos mergulhos	
2.1.3. Mergulhos com sucesso de predação	
2.2. Intermergulhos	
2.2.1. Actividades durante os intermergulhos	
2.2. Duração dos intermergulhos	
2.3. Correlação entre as durações dos mergulhos e dos intermergulhos	
CONSIDERAÇÕES FINAIS	67
IV - DISCUSSÃO FINAL	68
EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO NAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA	69
1. Radiação adaptativa dos Talpidae	
1.1. Mecanismos perceptivos	
1.2. Locomoção	
2. Convergência adaptativa ao modo de vida aquático	
2.1. Mecanismos perceptivos	
2.2. Locomoção	
ETOLOGIA E CONSERVAÇÃO DAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA	80
1. Conservação <i>in situ</i> de <i>Galemys pyrenaicus</i>	
2. Manutenção e reprodução em cativeiro	
BIBLIOGRAFIA	84

AGRADECIMENTOS

Eu não sei dizer em que momento iniciei este trabalho.

Lembro-me que um dia comecei a trabalhar no Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza. O Dr. Carlos Magalhães sugeriu-me que estudasse a toupeira-de-água, por ser uma espécie “sobre a qual não se sabia nada”.

Depois, vivi muitos dias a esquadrihar pedras e a ultrapassar dificuldades, sempre pelo leito de torrentes, ora no Gerês, ora no Alvão, ora na Malcata. Ai encontrava-me com Anabela Trindade, minha amiga e companheira: não posso esquecer como demos esses primeiros passos juntas, aí e sempre, ela aliviando-me da angústia de ter “uma espécie difícil”.

Mas à Leonor Rogado devo o enorme prazer de ter observado exemplares vivos, aqueles que a sua enorme perícia de experimentada pescadora conseguia tirar da ribeira, ao primeiro choque do seu camaroeiro eléctrico. Incansável foi também o Sr. José Santos, contribuindo com os seus cuidados para acomodá-los e alimentá-los e sempre lamentando, tanto como eu, quando algum animal acabava por perecer. Aos dois, e também ao Sr. António Rebelo, estou grata pelos *Galemys pyrenaicus* que vieram do Parque Nacional da Peneda-Gerês, sem os quais não teriam acontecido estas observações do seu comportamento.

O Pedro Correia Martins cedeu amavelmente um aquaterrário do seu estúdio de cinema para abrigar *Maria*. Dias depois, telefonou-me a avisar que o animal acabava de morrer. Um choque! Eu programara encontrar-me nessa tarde com o Dr. Vitor Almada para acertar um protocolo de observações!

O Vitor é um professor e um amigo. A ele devo quase tudo o que a Etologia já me ensinou. Fiz questão de lhe levar o corpo de *Maria*. Muito emocionado, ele acariciou-lhe o pêlo e reconheceu-lhe cada detalhe da sua morfologia externa. Propôs-se orientar-me num “trabalho a sério”. Espero não o ter desiludido.

Mais tarde, procurei o Leste. *Desmana moschata* chegou-me pela incrível dedicação e simplicidade dos investigadores russos. Gennady Khakhin é aquele a quem primeiro agradeço: porque foi protector e orientador, me acolheu na sua casa sem olhar a sacrifícios, me levou através da planície russa aos afluentes do Volga e do Don, ultrapassou o infernal quotidiano da Rússia para me proporcionar o contacto com os animais e os seus habitats. Não esqueço também Alexander e Marsha Onufrienja, amigos da Reserva de Oka, e Marina Rutovskaya da Estação Biológica de Tchernagalovka, sem a qual grande parte deste trabalho não teria sido possível. Agradeço também a todo o pessoal técnico da Reserva de Khopior onde fui acolhida com grande afabilidade.

Quero ainda lembrar que a primeira estadia de trabalho na Rússia (em 1992) foi possível graças à colaboração e financiamento dos Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza e do All-Russia Institute for Nature Protection and Reserves. A segunda estadia na Rússia (em 1994), na qual foram realizados todos os trabalhos práticos integrados nesta tese, foi subvencionada pela Conselho da Europa (Convenção de Berna), através de um contrato para a realização de um relatório sobre o estatuto e a conservação dos Desmaninae na Europa. Pela confiança que me demonstrou, e pelo empenho com que trabalhou para que esta colaboração se efectivasse, estou muito grata a Eládio Fernandez-Galiano.

Muitos foram os amigos a quem fui solicitando ajuda e apoio. Cito alguns: a Ana Rainho, que me instruiu na utilização do SONA PC, o Manuel Eduardo dos Santos, que me conduziu nas descrições das emissões sonoras de *Desmana moschata*, a Cristina Mendes que traduziu artigos e capítulos inteiros de livros em russo. A todos relembro.

Dos meus colegas da Filipe Folque (I.C.N.) só tenho recebido solidariedade e carinho. Agradeço particularmente a Maria João Cabral e Elisa Oliveira, as chefes sempre dispostas a compreender as minhas pressas e más disposições. Sem a sua compreensão, eu teria demorado mais umas semanas, ou mais uns meses, a terminar esta tese.

O Maico deu-me um apoio de sempre, a todas as horas filmando, tratando e desenhando as toupeiras-de-água. Sem ele, talvez não tivesse havido Gerês, nem Rússia. É difícil agradecer a quem fez tanto, com amor e entusiasmo.

Aos meus pais, estou grata pelo constante incentivo, porque confiaram que valia a pena mais esta etapa, e foram preenchendo as falhas que fui deixando pelo caminho. A eles devo ainda a possibilidade de ter feito o Mestrado em Etologia.

Aos meus filhos, Pedro e Miguel, que sentiram a minha ausência quando estudava e pensava nas toupeiras-de-água, dedico este trabalho.

RESUMO

As toupeiras-de-água (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy e *Desmana moschata* L.) são pequenos mamíferos semi-aquáticos da ordem INSECTIVORA, família Talpidae e sub-família Desmaninae. As duas espécies ocorrem em áreas geográficas distintas: *Galemys pyrenaicus* no Norte da Península Ibérica e Pirinéus; *Desmana moschata* na grande planície aluvial russa e na Sibéria. São consideradas ameaçadas por todos os Livros Vermelhos nacionais dos seus países de ocorrência. A IUCN atribuiu-lhes o estatuto de Vulnerável. As principais causas de ameaça relacionam-se com as alterações dos seus habitats de ocorrência.

Este trabalho teve como objectivos: (1) reconhecer e descrever alguns padrões básicos de comportamento destas espécies, observados em cativeiro; (2) comparar padrões equivalentes nas duas espécies, interpretando-os numa perspectiva evolutiva; (3) proceder a um estudo mais detalhado dos padrões de natação, como ponto de partida para o conhecimento dos mecanismos de adaptação ao modo de vida aquático; (4) fornecer indicações comportamentais úteis para a conservação *in situ* de *Galemys pyrenaicus*; (5) contribuir para o conhecimento dos requisitos de manutenção em cativeiro de *Galemys pyrenaicus*, capazes de assegurar a sobrevivência, bem estar e reprodução dos animais cativos.

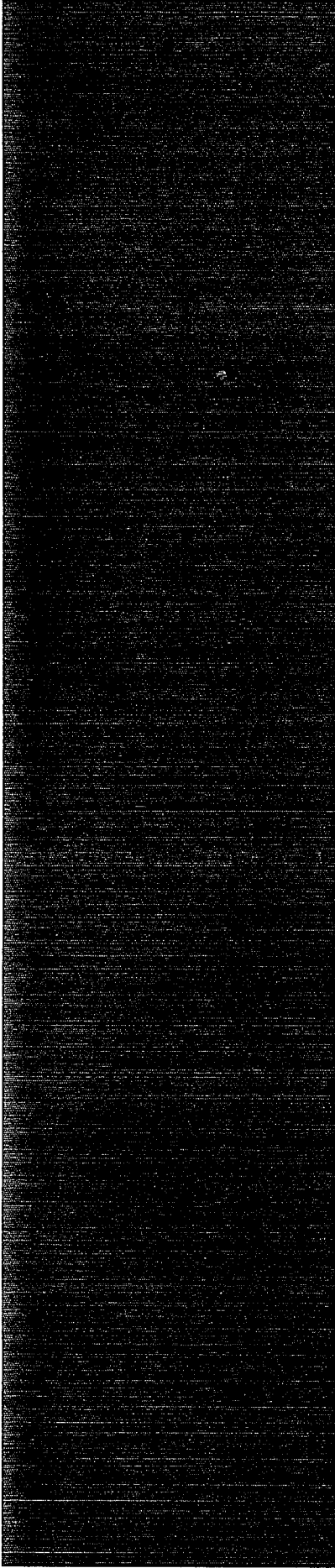
Os dados foram obtidos a partir de 4 exemplares de *Galemys pyrenaicus* e 5 de *Desmana moschata* filmados em vídeo em diferentes condições de cativeiro. Amostras de filmes foram analisadas em câmara lenta e imagem-a-imagem (25 imagens/seg.)

Foram descritas diferentes categorias de padrões de comportamento: repouso, movimentos e posturas fora de água, movimentos e posturas dentro de água, mergulhos e alimentação dentro de água, alimentação fora de água, cuidados com a pelagem, emissões sonoras, interacções sociais e outros comportamentos de significado incerto. Alguns padrões foram encontrados apenas no estudo de uma ou de outra espécie e evidenciaram-se algumas variações dos mesmos padrões.

A análise fina do comportamento de natação mostrou que, em *Galemys pyrenaicus*, a propulsão do movimento é essencialmente produzida pelas patas posteriores. Apenas num padrão de comportamento denominado “mergulhos superficiais” se observou uma significativa intervenção da musculatura do tronco, através de movimentos ondulatórios. Em *Desmana moschata*, a propulsão conferida pelas patas posteriores é auxiliada por movimentos ondulatórios da cauda quando os animais se deslocam no fundo. Compararam-se as durações dos ciclos de movimento das patas posteriores decompostos nas sua fases de propulsão e recuperação.

Estudaram-se ainda as durações dos tempos de mergulho, discriminando cada uma das suas fases (“submersão”, “natação no fundo” e “ascensão”): não se verificaram diferenças significativas entre as duas espécies para os tempos totais, mas apenas para as durações das submersões e ascensões. Diferenças significativas ocorrem também entre as durações dos intermergulhos.

A condição de semi-aquático, que os Desmaninae e outros insectívoros representam em diferentes estádios evolutivos, traduz-se em compromissos que revelam a ancestralidade terrestre e a secundária adaptação ao modo de vida aquático. O seu reportório comportamental é constituído por um conjunto de padrões comuns em toda a linhagem dos mamíferos. As maiores diferenças identificadas parecem relacionar-se com os padrões de locomoção e procura de alimento.



I - INTRODUÇÃO

SOBRE O CONHECIMENTO DAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA

1. Taxonomia e evolução

Pela definição de HEIM DE BALSAC & BAULIERE (1955), as toupeiras-de-água europeias (*Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*) são “mamíferos insectívoros da família Talpidae sem pavilhão auricular externo, focinho prolongado em forma de tromba, membros anteriores normais, patas posteriores muito alongadas, palmadas e adaptadas à natação; têm hábitos aquáticos e vivem nas margens dos cursos de água”. As duas espécies apresentam uma aparência muito semelhante, conferida por numerosas características morfológicas que lhes são comuns (Tabela 1).

Os primeiros naturalistas, confrontados certamente com espécimes mal conservados, hesitaram na classificação das toupeiras-de-água entre o grupo dos insectívoros ou o dos roedores (ver Tabela 2 para uma revisão sobre a sinonímia deste grupo). No entanto, o seu modo de vida não foi ignorado - Clusius chamou-lhes *Mus aquaticus exotica*; para Lineu, a quem se deve a descrição do exemplar-tipo de *D. moschata*, foi suficientemente notório o seu característico odor almiscarado (o restritivo específico *moschatus* originou mais tarde *moschata*). Só 60 anos depois deste acontecimento viria Geoffroy Saint-Hillaire a descrever o exemplar-tipo de *G. pyrenaicus*, atribuindo-lhe o nome genérico previamente dado por Cuvier a exemplares de *D. moschata*: *Mygale*. Mas este seria ainda alterado por existir já como designação de um género de aranhas.

De acordo com a mais recente revisão paleontológica sobre os Desmaninae, o grupo surgiu durante o Mioceno (RUMKE, 1985), tendo ainda no Plioceno e no Pleistoceno uma grande representatividade em termos de número de espécies e repartição geográfica. BORODIN (1963) tinha proposto uma origem mais remota (Oligoceno Médio) baseando-se em fósseis classificados por MENSBERG (1934 in BORODIN, op.cit.) no género *Echinogale*, considerado por este autor como o antepassado das toupeiras-de-água.

ZIEGLER (1971) estudou as homologias morfológicas dos dentes dos Talpidae e corroborou a hipótese de SCHREUDER (1940), que atribui a *Mygalea antiqua*, uma espécie fóssil do final do Mioceno, a origem dos Desmaninae actuais. Tal como as espécies actuais possuía dentição completa (n=44).

CAMPBELL (1939 in GRASSÉ, 1955) defendeu a sua relação evolutiva com o género actual *Uropsilus*. Uma tese semelhante foi seguida por HUTCHINSON (1963), que justificou a sua hipótese com base na morfologia do humero dos Uropsilinae (estreito, como nos Desmaninae).

Para YATES & MOORE (1989), a posição filogenética das toupeiras-de-água não está ainda determinada.

GRASSÉ (1955) sugere que a adaptação dos Talpidae à vida aquática se deu de um modo independente do que levou outras formas ao modo de vida fossorial. Das 5 sub-famílias actuais de Talpidae apenas duas possuem hábitos aquáticos: Desmaninae e Condylurinae. De acordo com a classificação de EISENBERG (1981), a sub-família Desmaninae teria divergido muito cedo do ramo de Talpidae que originou espécies com hábitos terrestres (modo de vida semelhante ao dos musaranhos - Uropsilinae), fossoriais (Talpinae e Scalopininae) e semi-aquáticos (Condylurinae).

Condylurinae está actualmente circunscrita a parte do continente norte-americano e é representada por uma única espécie: *Condylura cristata*. O resultado de investigações bioquímicas sobre as relações imunológicas de 7 espécies actuais de toupeiras norte-americanas indica que o gen. *Condylura* tenha tido uma origem paleártica (YATES & GREENBAUM, 1982). Segundo estes autores, o gen. *Condylura* ter-se-á expandido a partir da Europa para a América do Norte, no final do Plioceno ou no início do Pleistoceno. A corroborar esta tese, SKOCZEN (1993) descobriu vários

Tabela 1 - Resumo das principais características morfológicas dos Desmaninae (de acordo com TRUTAT, 1891, BORODIN, 1963 e RUMKE, 1985)

DESCRIÇÃO GENÉRICA	
Dentição	N = 44; diferem dos musaranhos por possuírem dois pequenos incisivos colocados entre os dois grandes incisivos inferiores e por terem os incisivos superiores triangulares e achatados;
Crânio	a face superior é lisa, os seus contornos arredondados e as arcadas zigomáticas direitas e filiformes; grande desenvolvimento dos ossos nasais onde se implanta a tromba; comprimido entre as fossas temporais e as orbitais que se encontram fundidas;
Esqueleto pós-craneal	série longa de vértebras caudais, quadrilaterada, com sulcos em todas as faces;
Probóscis	tromba móvel, nua e com uma depressão longitudinal que separa as duas narinas; anatomicamente é o resultado da coalescência das narinas com o lábio superior; a pele é negra, brilhante, por vezes com reflexos encarniçados, com granulações finas; sulcos transversais são visíveis na face inferior;
Cauda	longa e revestida de escamas com grupos de pêlos intercalares;
Patas	pentadáctilas, com os dedos reunidos por uma membrana natatória, sendo as posteriores muito longas e largas e as anteriores pequenas e curtas; todos os dedos são providos de garras; na face inferior das patas posteriores existem pequenas eminências da pele que conferem um certo grau de aderência; fiadas de pêlos rígidos no rebordo externo das patas, aumentam a sua superfície durante os movimentos natatórios e a capacidade propulsiva;
Pelagem	espessa e macia, castanha-escura com reflexos metálicos no dorso e esbranquiçada no ventre; retêm uma grande quantidade de ar em consequência de possuir três tipos de pêlos, sendo os de revestimento mais longos e com a terminação larga e achatada (pêlos de jarra);
Olhos	muito reduzidos; envolvidos por pelagem de coloração mais clara;
Ouvidos	sem pavilhão auricular; pêlos muito curtos nos bordos da abertura auricular; duas dobras de pele nua, uma superior e outra inferior, permitem fechar completamente este orifício;
Narinas	forma ovalada, situadas na face superior da extremidade da tromba; fecham-se nos períodos de imersão;
Pêlos sensoriais	vibrissas presentes no mentum (mentoniais) e na região facial (mistaciais); estão também descritos para <i>D.moschata</i> nas patas anteriores (na parte inferior do carpo);
Glândulas sub-caudais	constituídas por utrículos glandulares (20-40 em <i>D.moschata</i>) que se abrem separadamente na face ventral da cauda, implantados entre o músculo recto e a pele; cada utrículo tem uma parede feita de uma camada de células secretoras do tipo sebáceo, que limitam uma cavidade central onde se acumula uma substância gordurosa de odor almiscarado;
Dimorfismo sexual	as fêmeas são ligeiramente maiores que os machos; é complexa a distinção por observação externa dos órgãos sexuais - clitóris muito desenvolvido nas fêmeas é facilmente confundido com um pénis.

Tabela 2 - Sinonímia das toupeiras-de-água e espécies-tipo (*), segundo CABRERA (1914) e RUMKE (1985)

(*) <i>Mygale pyrenaicus</i> Geoffroy, 1811	<i>Mus aquaticus exotica</i> Clusius, 1605
<i>Myogalea</i> Fischer, 1829	<i>Sorex moscovites</i> Charleston, 1673
<i>Galemys</i> Kaup, 1829	(*) <i>Castor moschatus</i> Linnaeus, 1758
<i>Myogalina</i> I. Geoffroy, 1849	<i>Desmana</i> Gueldenstaedt, 1777
<i>Myogale pyrenaica</i> Trouessart, 1910	<i>Myogale moscovita</i> Trouessart, 1910
<i>Galemys pyrenaicus</i> Miller, 1912	<i>Desmana moschata</i> Miller, 1912

achados fósseis de *C. kowalskii* em estratos pliocénicos na Polónia (várias mandíbulas incompletas e 23 húmeros, dos quais 12 esquerdos). Parece relevante referir estes dados uma vez que o período geológico a que se referem (Ruscinian - Villanyan MN15/16) é o mesmo para o qual RUMKE (1985) menciona várias espécies de Desmaninae, tais como *Dibolia brailloni*, *Dibolia bifida*, *Desmana kowalskae*, *Desmana nehringi* e o aparecimento dos primeiros *Galemys* (*G. sulimskii* e *G. kormosi*).

Após as mais recentes investigações, para aceitar o esquema filogenético adoptado por EISENBERG (1981), é necessário pressupor terem existido simultaneamente duas linhagens de toupeiras aquáticas, evoluindo em paralelo, durante o Plioceno na Europa.

Desmaninae fósseis e actuais foram classificados com base na morfologia dos primeiros incisivos (I1 - superior; i1 - inferior) e na dimensão dos exemplares (RUMKE, 1985), definindo 4 géneros (dois dos quais sem qualquer representante actual, *Dibolia** e *Mygalinia*), caracterizados por:

- *Dibolia* (9 espécies extintas), pequena dimensão e o I1 recto e bifido;
- *Galemys* (4 espécies, 3 extintas), pequena dimensão e I1 com a ponta curva;
- *Desmana* (6 espécies, 5 extintas), média ou grande dimensão e I1 com a ponta curva;
- *Mygalinia* (1 espécie extinta), pequena dimensão e mandíbula com formato aberrante.

Achados não incluídos neste estudo, provenientes de diversos locais do território da ex-URSS e Hungria, forneceram dados diferentes sobre a distribuição e sistemática deste grupo (citados por BORODIN, 1963). Todavia, é consensual que as alterações climáticas do Pleistoceno são a principal causa da regressão dos Desmaninae. Para RUMKE (1985), só as espécies actuais (*G. pyrenaicus* e *D. moschata*) estão representadas desde o início do Holoceno.

Também a posição filogenética de cada um dos géneros *Dibolia*, *Desmana* e *Galemys* não se encontra ainda completamente esclarecida. Para RUMKE (1985), *Dibolia* e *Desmana* devem descender de um stock comum de Talpidae: a distribuição dos exemplares fósseis sugere que os dois géneros devem ter chegado à Europa Ocidental durante o Plioceno vindos provavelmente da Europa Central e do Noroeste da Ásia. O primeiro exemplar de *Galemys* (Plioceno) seria descendente de uma forma de *Desmana*.

Esta interpretação não coincide com a que MALYGIN & ZASLAVSKY (1985) fazem sobre a evolução destes dois géneros com base no cariótipo das espécies actuais. *G. pyrenaicus* tem um cariótipo muito arcaico ($2n=42$; $nF=65-67$), com um grande número de acrocêntricos ($n=6$). O cariótipo de *D. moschata* ($2n=32$; $nF=64$) parece resultar de fusão cromossómica. A diminuição do número cromossómico é uma tendência evolutiva geral dentro da família Talpidae, que ocorre também nas sub-famílias com modo de vida não-aquático (PEYRE, 1957).

2. Morfologia funcional e ecologia

Os Desmaninae são pequenos mamíferos semi-aquáticos. Ser semi-aquático significa viver preferencialmente nos habitats aquáticos e ripícolas. Estes animais caracterizam-se por:

- fazerem o seu repouso prolongado em terra;
- dependerem do meio terrestre para se reproduzirem;
- efectuarem a maior parte das suas deslocações no meio aquático;

* *Dibolia* foi renomeado por RZEBIK-KOWALSKA & PAWLOWSKI (1994) com a designação de *Ruemkelia* uma vez que este existia já como nome genérico de algumas espécies de coleópteros (COLEOPTERA, Chrysomelidae)

- recolherem pelo menos uma parte do seu alimento no meio aquático.

As toupeiras-de-água passam grande parte do seu período de actividade nadando e procurando alimento no fundo dos rios e lagos em que habitam. Algumas características morfológicas são reveladores do seu modo de locomoção.

A forma hidrodinâmica do corpo dos Desmaninae parece particularmente adequada a diminuir a resistência da água durante os movimentos e a minorar o esforço de progressão.

A pelagem de *G. pyrenaicus* foi estudada com bastante detalhe por PODUSCHKA & RICHARD (1985). Densa e brilhante, é constituída por três tipos de pêlos: ondulado lanoso, liso de protecção e de revestimento "em jarra" (*grannen*). Os pêlos "em jarra" são finos e sem medula pigmentada na zona de inserção, mas têm extremidades lanceoladas que se encaixam umas nas outras como telhas. São responsáveis pela manutenção de uma camada de ar aprisionada no revestimento, mesmo quando o animal está em imersão, o que diminui os custos energéticos necessários à manutenção da temperatura do corpo e aumenta a flutuabilidade.

SOKOLOV (1962) tinha identificado os mesmos três tipos de pêlos em *D. moschata*. Este autor realça ainda algumas diferenças nas dimensões relativas dos pêlos e da pelagem em relação aos de outras espécies de insectívoros terrestres (gen. *Sorex*) e semi-aquáticos (*Neomys fodiens*). Os pêlos lanosos são relativamente menos grossos - a sua espessura é a mesma em *S. araneus* e em *D. moschata*. A diferença de comprimento entre os pêlos lanosos e os de revestimento é maior em *D. moschata* (cerca de 2-5,5 mm), em *S. minutus* têm aproximadamente o mesmo comprimento. Em *D. moschata*, a medula dos pêlos lanosos tem cerca de metade da espessura da de *N. fodiens* e cerca de um terço da de *S. araneus*, o que torna o seu peso específico próximo de 1. Esta característica parece muito importante no controlo da flutuabilidade. O número de pêlos por cm² é igual a 15.000 na traseira e 14.000 no ventre de *S. araneus*, 16.000 na traseira e 15.000 no ventre de *N. fodiens* e 30.000 na traseira e 37.000 no abdómen de *D. moschata*. O abdómen coberto por uma camada mais densa de pêlos é uma característica comum a outros mamíferos semi-aquáticos, tais como a lontra (*Lutra lutra*) e o rato almiscarado (*Ondatra zibethicus*), com função na regulação da temperatura corporal (SOKOLOV, op.cit.).

As patas posteriores são longas e largas, providas de membrana interdigital e franjas de pêlos rígidos na margem externa, cuja função principal parece ser a de aumentar a superfície e a capacidade de propulsão. Nas patas anteriores, curtas e estreitas, estão também presentes as mesmas franjas de pêlos.

A cauda é longa. As vértebras caudais caracterizam-se por possuírem ossos "chevron" (protuberâncias em forma de H na sua face ventral), que se sobrepõem a dois centros e pressionam as meta-hipófises das vértebras distais. Tanto no lado dorsal como no lado ventral, apresentam ranhuras longitudinais por onde passam tendões. Esta característica tem sido identificada em outras espécies semi-aquáticas cuja cauda desempenha um papel importante no equilíbrio e propulsão dos movimentos natatórios (e.g. *Ondatra zibethicus*) (RUMKE, 1985).

No que se refere aos órgãos dos sentidos, a ausência de pavilhões auriculares, a capacidade de oclusão das narinas e o desenvolvimento das vibrissas e outras estruturas ligadas ao tacto mostram a forma como o animal explora o meio aquático.

Segundo BORODIN (1963), a posição frontal superior e não lateral das narinas permite aos animais pôrem apenas de fora uma pequena parte da tromba para respirar, mantendo-se dentro de água, protegidos contra os predadores.

Em submersão, as toupeiras-de-água utilizam um tipo de recepção química em fase líquida. O seu órgão olfactivo é do tipo Jacobson, característico dos vertebrados inferiores e apenas vestigial nos mamíferos adultos. Nos Talpidae, toda a superfície interna é coberta por um epitélio olfactivo, e não apenas a parte distal como geralmente acontece (RICHARD, 1985b).

No probóscis concentram-se ainda a maior parte dos receptores tácteis: vibrissas e “órgãos de Eimer”. Os “órgãos de Eimer” são protuberâncias epidérmicas agrupadas em volta de uma curta vibrissa. São-lhes atribuídas funções na detecção de vibrações e variações de pressão provenientes das ondas de choque da sua natação, idênticas às desempenhadas pela linha lateral nos peixes (RICHARD, 1981a). Apesar da sua utilização na detecção das presas, nenhum receptor químico aí foi detectado pelo estudo ao microscópio electrónico (BUISSERET et al, 1976). De acordo com RICHARD (1985b), o sentido do tacto é particularmente importante em *G. pyrenaicus* para a detecção de obstáculos, actuando na percepção à distância de objectos indetectáveis pela sua reduzida acuidade visual. Verificam-se ainda as suas potencialidades na discriminação de detalhes e de formas em relevo, por contacto.

As vibrissas distribuem-se na região facial (mistaciais) e no mento (mentoniais). Estas são relativamente mais curtas em *D. moschata* do que em outros insectívoros, tais como *Neomys* ou *Sorex*; possuem também um ou dois pêlos sensoriais na parte inferior do carpo (BORODIN, 1963). As vibrissas funcionam por contacto como uma alavanca deslocando um anel de receptores tácteis. Consoante a intensidade e a natureza da estimulação, são excitados diversos tipos e um maior ou menor número de receptores. RICHARD (1982) sugere que as vibrissas mistaciais em *G. pyrenaicus* estão relacionadas com a localização, por contacto próximo, de objectos no fundo das torrentes.

De acordo com o mesmo autor, *G. pyrenaicus* é capaz de reagir a uma forte variação da intensidade luminosa, mas parece não distinguir as formas. Num contexto experimental, foram-lhe apresentadas presas vivas dentro de recipientes de vidro: os animais não mostraram qualquer interesse por esses “objectos” (RICHARD, 1981b). BARABASH-NIKIFOROV (1968) refere-se aos “olhos pequenos” de *D. moschata* defendendo (contrariamente a outros autores) a sua funcionalidade “não só como receptores de luz mas também como órgãos de visão”. Até ao momento não se realizaram quaisquer estudos detalhados sobre a morfologia e o desenvolvimento das estruturas oculares das toupeiras-de-água.

A possibilidade de existir electrosensibilidade em *G. pyrenaicus* foi testada usando o método do condicionamento envolvendo um único animal: nenhuma resposta espontânea, nem respostas claramente ligadas aos estímulos foram evidenciadas numa experiência de cativeiro (SCHLEGEL & RICHARD, 1992).

Para EISENBERG (1981), os coeficientes de encefalização (taxa entre o peso do cérebro observado e do peso do cérebro esperado para o peso do corpo) podem ser muito sugestivos das relações entre forma e função. Este autor faz notar a elevada correlação existente entre certos padrões de locomoção complexos que envolvem movimentos a três dimensões, tais como adaptações à vida aquática (ou arborícola), e altos coeficientes de encefalização. Citando JERISON (1973), este autor apresenta os valores de 1.169 para *G. pyrenaicus* e 0.787 para *D. moschata*.

Embora ambas as espécies se encontrem adaptadas ao modo de vida aquático, o conhecimento dos seus habitats preferenciais revela diferenças significativas nos seus requisitos ecológicos:

- *G. pyrenaicus* vive sobretudo nos rios e ribeiros de águas correntes e alimenta-se de macroinvertebrados, nomeadamente larvas e adultos de insectos aquáticos (BERTRAND, 1993; SANTAMARINA, 1993); a sua área de distribuição actual restringe-se ao Norte da Península Ibérica e à região pirenaica;

- *D. moschata* escolhe os charcos adjacentes aos grandes rios de planície, onde sobrevive à custa de uma grande variedade de componentes, em que moluscos, pequenos peixes e material vegetal ocupam uma elevada proporção (BARABASH-NIKIFOROV, 1968); encontra-se actualmente nas bacias dos rios que sulcam a planície russa e na Sibéria Ocidental (onde foi introduzida).

Tabela 3 - Resumo das principais diferenças morfológicas existentes em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata* (adaptado de TRUTAT, 1891 e RUMKE, 1985)

	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
Dentição	é estreita, alta e afiada; o canino é maior que os pré-molares superiores e o P4 possui uma crista aguda;	é bulbosa, baixa e limada; o canino é pouco maior que os pré-molares superiores e o P4 é fortemente molarizado;
Crânio	orifício sub-orbital é redondo;	orifício sub-orbital é oval;
Mandíbula	côndilo mandibular pouco acima da fiada dentária;	côndilo mandibular muito acima da fiada dentária;
Esterno	o corpo da 1ª peça do esterno tem forma de T, com ramos ligeiramente voltados para baixo; as clavículas estão muito afastadas uma da outra nas suas articulações com o esterno (na face superior);	o corpo da 1ª peça do esterno é direito; clavículas separadas na sua articulação com o esterno (na face inferior) apenas pela sua ponta anterior;
Dimensão	comprimento total: 25 cm peso: 70 g	comprimento total: 40 cm peso: 450 g
Cauda	mais longa do que a cabeça e o corpo, cilíndrica, com a extremidade achatada verticalmente; pêlos curtos e aderentes mais frequentes nas faces laterais do que face dorsal e ausentes na face ventral; na porção terminal possui uma fiada de pêlos mais longos e rígidos; escamas quadradas dispostas em anéis regulares; musculatura relativamente menos forte que em <i>D.moschata</i> ; 30 vértebras caudais;	aproximadamente do comprimento da cabeça e do corpo; redonda na base e achatada verticalmente em grande parte da sua extensão; escamas de forma irregular, mais longas do que largas; 27 vértebras caudais;
Garras	muito longas e afiadas;	curtas nas patas anteriores, mostrando sinais de abrasão associados a actividade escavadora;
Patas anteriores	húmero mais curto do que o rádio;	húmero do mesmo comprimento que o rádio, mais encurvado na metade inferior e com a extremidade mais larga do que em <i>G.pyrenaicus</i> ; relativamente mais longas e deslocadas lateralmente do que em <i>G.pyrenaicus</i> .

Algumas diferenças na morfologia interna e externa são inumeradas por TRUTAT (1981) e RUMKE (1985) (Tabela 3). Segue-se uma tentativa de interpretação funcional, face aos conhecimentos actuais da ecologia das espécies.

A diferença de dimensão existente entre *D. moschata* e *G. pyrenaicus*, espécies que habitam áreas geográficas tão distintas, parece seguir a regra clássica da optimização da relação volume/superfície com a latitude (regra de Bergman). Este facto, que aparentemente explica porque um animal mais robusto consegue tolerar sem hibernar os períodos mais frios (quando a superfície dos lagos fica gelada e a captura de presas se encontra dificultada), deve ser interpretado com o conhecimento do registo fóssil deste grupo. Sem detalhes precisos sobre a paleoclimatologia dos períodos miocénicos, pliocénicos e pleistocénicos a que os vestígios se referem, RUMKE (1985) mostra como exemplares de várias dimensões coabitaram em zonas da Europa Central e Oriental (gen. *Migalinia*, gen. *Dibolia*, gen. *Desmana* e gen. *Galemys*) e em zonas da Europa Ocidental (gen. *Dibolia*, gen. *Desmana* e gen. *Galemys*).

Esta autora baseia-se na relação entre a forma e a função das mandíbulas, estudada para outros mamíferos, para interpretar as variações encontradas entre as duas espécies actuais. De facto, a posição da articulação mandibular (menos alta em relação à superfície de oclusão dos dentes) e a forma mais aguda e cortante dos dentes de *G. pyrenaicus* sugere um “modelo-carnívoro”. O “modelo-herbívoro”, não sendo integralmente representado em *D. moschata*, encontra paralelos nos seus dentes mais aplanados e na maior altura do côndilo mandibular (a permitir deslocamentos laterais durante a mastigação). Esta espécie é omnívora, e só essencialmente faunívora nos períodos do ano em que é maior a disponibilidade de moluscos e outros invertebrados (BARABASH-NIKIFOROV, 1975).

As patas anteriores de *D. moschata*, sendo proporcionalmente mais longas e deslocadas lateralmente, podem tornar-se eficientes na escavação de tocas nas margens de sedimento fino dos charcos onde vivem. Este hábito está descrito em toda a bibliografia russa sobre a espécie (e.g. BORODIN (1963)). Ao contrário, as garras longas e afiadas de *G. pyrenaicus* revelam que a espécie não possui hábitos escavadores - também os rios e ribeiros em que vive têm com frequência margens constituídas por seixos e outros sedimentos grosseiros.

3. Estatuto e conservação

G. pyrenaicus e *D. moschata* são espécies ameaçadas, incluídas no Livro Vermelho da IUCN (W.C.M.C., 1990) com o estatuto de Vulnerável e em todos os Livros Vermelhos dos respectivos países de ocorrência. Nas Tabelas 4 e 5, para além dos estatutos nacionais, fornecem-se elementos sobre os parâmetros populacionais, tal como são avaliados na bibliografia específica.

Tabela 4 - Resumo da informação sobre os estatutos e parâmetros populacionais de *Galemys pyrenaicus* (de acordo com os Livros Vermelhos Nacionais, CABRAL et al (Eds.) 1990; BLANCO, J.C. & GONZALEZ, J. L (Eds.) 1991; BEAUFORT, F. (Eds.); 1983), e ainda (*) NORES (1991), (**) BERTRAND (não publicado) and BERTRAND (1994)).

Estatuto	Parâmetros populacionais
PORTUGAL Vulnerável	- em regressão; - localmente abundante;
ESPAÑA Raro	- globalmente desconhecido; - sujeitos a variações anuais; - abundante nas zonas de influência atlântica; - 6.15 ind/Km nos Montes Cantábricos e 2.85 ind/km na região pirenaica de Navarra (*);
ANDORRA Vulnerável	- provavelmente em regressão; - população fragmentada em consequência de instalações hidroeléctricas e de urbanização; (**)
FRANÇA Vulnerável	- parcialmente em regressão; - população fragmentada em consequência de instalações hidroeléctricas e de poluição dos cursos médios; - densidades desconhecidas; - provavelmente mais abundante na região ocidental;

Tabela 5 - Resumo da informação sobre os estatutos e parâmetros populacionais de *Desmana moschata* (de acordo com os Livros Vermelhos Nacionais, DEZHKIN, V.V.; 1983 (Russia); KHAKHIN, G.V., 1984 (U. R. S.S.); SITNIK, K.M. et al (Eds.); 1980 (Ucrânia); BEKENOV, A.B. (1991) (Casaquistão)

Estatuto	Parâmetros populacionais
RUSSIA Vulnerável	- estável; - 40 000 indivíduos;
BIELORUSSIA Extinto	(não foi incluído na última edição do Livro Vermelho; no entanto, existem dados que confirmam a sua ocorrência ao longo do rio Ptich na região de Mogilyev);
UCRÂNIA Ameaçado	- globalmente desconhecido; - apenas alguns casais;
CASAQUISTÃO Vulnerável	- 2500 - 3000 indivíduos; - a area de distribuição aumenta a partir de exemplares vindos da Rússia;

Uma revisão recente sobre o estatuto e a Conservação dos Desmaninae (QUEIROZ et al, 1994) indica que as alterações dos habitats das duas espécies constituem as principais causas para a sua regressão. A destruição da estrutura natural do leito e das margens (nomeadamente pela construção de aproveitamentos hidráulicos e hidroeléctricos), e a poluição (particularmente a de natureza química), são identificados como factores de ameaça. Exemplares das duas espécies são ainda eliminados em consequência das actividades de pesca com redes. Este factor é mais relevante para *D. moschata*. Propõe-se a revisão da legislação sobre os meios e métodos permitidos e o aumento da fiscalização.

Estudos de base sobre estas espécies necessitam ainda ser desenvolvidos. No caso de *G. pyrenaicus*, parece essencial completar o estudo da área de distribuição e o inventário de habitats de ocorrência, bem como desenvolver a experiência de campo sobre captura e manuseamento, necessários à investigação sobre os parâmetros populacionais da espécie. No caso de *D. moschata*, uma actualização dos dados sobre a distribuição e os habitats da espécie parece imprescindível. O aperfeiçoamento das técnicas de reprodução em cativeiro constitui ainda um dos passos para a concretização de uma estratégia de conservação de *D. moschata*, que passa pela sua reintrodução em áreas naturais e a sua introdução em zonas não recentemente colonizadas, mas que podem albergá-la com sucesso (KHAKHIN, 1993).

4. Estudos de comportamento na Natureza e em cativeiro

4.1. *Galemys pyrenaicus*

4.1.1. Observações e vestígios indirectos

As observações desta espécie na Natureza são esporádicas e fugazes pelo que os investigadores se baseiam em vestígios indirectos (frequentemente em excrementos) para assinalar a sua presença.

HERNANDEZ (1988) publicou alguns registos de observações (n=9) que efectuou no Rio Torio (Léon), entre os anos de 1984 e 1988. Os animais foram observados de manhã (6h 35 min - 9h 45 min) e de tarde (16h - 17h 30 min). Desempenhavam movimentos à superfície a favor da corrente, actividades de exploração do meio, executando mergulhos e alimentando-se. Uma das observações correspondeu a um acto de predação de *Ciconia ciconia* sobre um exemplar de *G. pyrenaicus*. Este autor fornece indicação sobre as durações dos mergulhos, a variar entre 15 e 90 segundos, mas nenhum tratamento estatístico dos dados é apresentado.

Ainda que sejam dificilmente observados na Natureza, estes animais são relativamente conhecidos das populações locais que habitam a sua área de distribuição. São observados por pescadores à linha e capturados pelos que utilizam redes e engenhos com redes, o que constitui uma das causas de mortalidade importante em algumas regiões. Os agricultores referem que entram nos canais de irrigação dos campos agrícolas e são observados em torno de azenhas e moinhos. Os muros de pedra seca parecem constituir um ótimo refúgio para esta espécie.

A detecção da espécie com base em excrementos tem sido largamente realizada em estudos de distribuição (QUEIROZ, 1991; BERTRAND, 1992; NORES, 1992; QUARESMA, 1995). Estes encontram-se depositados sobre as pedras e a vegetação das margens e do leito dos cursos de água, muito pouco afastados da água (frequentemente a menos de 30 cm de altura e de distância). Podem ser encontrados em locais abertos e expostos, ou em reentrâncias e entradas de buracos. Encontram-se isolados e em latrinas. Quando frescos, têm forma aproximadamente cilíndrica, são negros, brilhantes e emanam um cheiro adocicado característico. Medem entre 15 e 25 mm de comprimento e entre 3 e 5 mm de diâmetro (para uma revisão ver QUEIROZ et al, in press)

4.1.2. Capturas

Das leituras efectuadas para a revisão metodológica sobre os métodos de captura, motivada pela necessidade de dominar as técnicas de trabalho de campo, foram repescados alguns dos escassos elementos sobre o comportamento desta espécie na Natureza. Inferem-se as preferências por certos locais de passagem, as direcções dos seus movimentos, os ritmos de actividade, o seu grau de (in)tolerância face a conspecificos aprisionados na mesma nassa, etc.

PUISSEGUR (1935) descreveu, pela primeira vez, o processo de armadilhagem com nassas metálicas utilizado para a captura de *G. pyrenaicus*. Este autor recomendou a colocação destes dispositivos sem qualquer isco, junto da berma dos cursos de água, próximo de raízes de amieiros, salgueiros ou choupos. Zonas de corrente, e não remansos de águas pouco movimentadas eram aconselhados, devendo montar-se sempre a armadilha com a abertura virada para jusante, e deixada uma porção emersa para que o animal não morresse afogado.

PEYRE (1961) usou o mesmo método mas introduziu nas suas nassas um abrigo a seco, acoplado a uma manga de rede que a prolongava até à margem. As suas armadilhas estavam permanentemente colocadas e eram vistoriadas uma vez em cada 24 horas, ao amanhecer. Nestas experiências referenciam-se ainda dois tipos diferentes de disposição dada aos dispositivos de captura: *armadilhagem simples*, quando apenas uma nassa é colocada numa secção transversal ou *armadilhagem em bateria*, quando lado a lado todo o leito do curso de água é preenchido.

Experiências de captura-marcação-recaptura realizadas com esta espécie (RICHARD & VALETTE VIALARD, 1968) forneceram elementos sobre as relações entre os dois sexos com o seu respectivo domínio vital, os movimentos dos indivíduos ao longo das estações do ano, fidelidade espacial e dinâmica de populações. Infelizmente, o modo pouco objectivo como foram apresentados estes resultados não permitiram explorar com consistência o enorme trabalho realizado no terreno. Dois animais de sexos opostos habitavam um troço de rio de algumas dezenas de metros de comprimento. Uma forte ligação a um determinado domínio vital (em particular das fêmeas) foi mostrada pela permanência dos indivíduos no mesmo local por vários meses. Mesmo quando foram afastados do seu local de origem, mostravam grande capacidade de voltar ao seu domínio vital num espaço de tempo breve.

RICHARD (1973) aconselharia mais precaução nos processos de armadilhagem para evitar que os animais viessem a perecer em consequência de desnutrição, arrefecimento ou afogamento, estimando que uma toupeira-de-água seria incapaz de sobreviver cativa numa nassa por mais de duas a três horas. Neste sentido, sugeriu que pelo menos duas vezes por noite deveriam as nassas ser

revisitadas. Usava nassas em fio de *nylon*, deixadas semi-emersas, com um prolongamento na extremidade posterior preso às árvores da margem. Este material é bastante mais económico, leve e fácil de transportar.

Mais recentemente, STONE (1985), BERTRAND (1992), NORES (1992) e AGUIRRE-MENDI (in press) desenvolveram experiências de armadilhagem.

STONE (1985) realizou visitas regulares de duas em duas horas durante o período entre as 22 e as 6 horas. Os animais marcados foram frequentemente recapturados, o que parece indicar que não adquiriram comportamentos de evitamento face às armadilhas após a experiência de cativeiro.

Um dos aspectos interessantes da aplicação da metodologia de capturas com nassas, consiste em aferir a eficácia do processo. BERTRAND (1992) detem-se na sua discussão, e conclui que varia significativamente no espaço e no tempo. Sendo escassos os registos detalhados de estudos prolongados de armadilhagem, não é possível concluir sobre a sua relação exclusiva com a variabilidade numérica das populações de toupeira-de-água. Este autor obteve uma taxa média de capturas extremamente baixa, correspondente a uma captura por armadilha em cada 20 noites.

AGUIRRE-MENDI (com. pess.), cujo objectivo do trabalho de armadilhagem consistia em detectar a presença da espécie, obteve resultados mais satisfatórios com nassas metálicas acopladas a panos de rede de *nylon* que bloqueavam parcialmente o curso de água. Deste modo, a superfície de intersecção dos corredores de passagem aumentava, potenciando um maior sucesso nas capturas.

4.1.3. Telemetria

A única experiência de telemetria realizada com esta espécie decorreu nos Pirinéus Franceses, e teve como objectivo estudar ritmos de actividade, organização social, distribuição e movimentos ao longo de um troço de rio (STONE, 1987a e 1987b).

Durante os meses de Maio a Julho, alguns indivíduos adultos formavam pares (um macho e uma fêmea) e partilhavam um troço de rio, activamente defendido pelos machos. Os seus territórios eram mais longos do que os das fêmeas. Alguns adultos mantinham-se solitários e os juvenis no território dos pares. Toda a área vital era explorada numa base de 24 horas, à excepção dos domínios dos adultos solitários que possuíam uma área vital mais longa e a exploravam numa base de 48 horas. Um sistema de evitamento mútuo parecia existir não só entre machos residentes de territórios vizinhos como entre os elementos do mesmo par, através de uma sincronização de movimentos (para os troços a montante ou para os troços a jusante do "ninho") que impedia frequentes encontros.

Nesta época do ano, a actividade era bifásica, sendo um período diurno de mais curta duração e o noturno mais prolongado. Quando fora do seu "ninho" (47% do ciclo diário), os animais estudados moviam-se ao longo do rio (provavelmente procurando alimento, correspondente a 45% do ciclo diário). Registaram-se ainda períodos de repouso de curta duração em abrigos na margem.

O mesmo autor descreve os locais de abrigo onde os animais efectuam repouso prolongado. Segundo estes, *G. pyrenaicus* não escava tocas mas ocupa cavidades naturais de rochas e raízes para se abrigar. Em muitos casos, estes abrigos possuem entradas submersas que conduzem a uma câmara com cerca de 15 cm de diâmetro. Os animais podem melhorar o seu conforto através de materiais que transportam para dentro dele. Usam a tromba, mais do que as patas, para alisar a areia ou o solo existente no seu interior.

4.1.4. Estudos em cativeiro

As primeiras descrições de padrões de comportamento foram realizadas por RICHARD & VALETTE VIALARD (1968), com base em alguns exemplares mantidos em cativeiro. Estas constituem um trabalho de referência no estudo do comportamento pelo inédito das indicações. RICHARD continuou os seus estudos com animais em cativeiro e investigou sobre o modo de detecção dos objectos em meio aquático e aéreo (1981a), a ocupação do espaço a três dimensões (1981b), a sensibilidade táctil de contacto (1982), os ritmos de actividade (1985a) e sobre a possibilidade de existir electrosensibilidade em meio aquático (SCHLEGEL & RICHARD, 1992). Alguns destes estudos foram já mencionados nesta introdução, ou sê-lo-ão mais tarde aquando da discussão dos resultados obtidos no trabalho.

Também NIETHAMER (1970) manteve durante 18 meses um exemplar macho: descreveu comportamentos de repouso, alimentação, eliminação e natação, e ainda obteve dados pontuais sobre o reportório acústico e a construção do ninho. As descrições deste autor são particularmente minuciosas e, na sua maior parte, coincidem com outros resultados publicados.

RICHARD (1973) publicou algumas importantes linhas orientadoras para o sucesso da manutenção de *G. pyrenaicus* em cativeiro, realçando os aspectos alimentares e de qualidade da água como os que merecem maior atenção:

- porque necessitam ingerir uma grande quantidade de alimento, este autor sugere a instalação paralela de uma criação de macroinvertebrados e a introdução de substitutos da sua dieta natural, tais como carne finamente cortada (de preferência fígado ou pulmão), uma vez que os tendões são difíceis de mastigar pelas frágeis mandíbulas da toupeira-de-água;

- torna-se imprescindível assegurar que o pêlo destes animais se mantenha em perfeitas condições; para isso, os “ambientes aquáticos” não devem apresentar restos de alimentos ou matéria orgânica em decomposição - estes elementos são responsáveis pela dissolução da camada gordurosa da pelagem, que a lubrifica e a torna impermeável.

Muito recentemente, foi iniciado o estudo do significado das emissões de bolhas de ar durante os mergulhos e a sua possível relação com uma actividade quimiorreceptiva de natureza olfactiva, realizada no órgão de Jacobson (RAMEL-ORENGO, 1995). Foi constatado que as emissões de bolhas de ar não ocorrem ao acaso - o seu volume é significativamente mais elevado na ausência de alimento do que na sua presença - sugerindo uma relação estreita deste comportamento com a procura e detecção de presas.

4.2. *Desmana moschata*

4.2.1. Observações e vestígios indirectos

De acordo com os investigadores russos (ver ONUFRIENJA & ONUFRIENJA, 1993), as observações de exemplares de *D. moschata* na Natureza são bastante esporádicas e restringem-se, quase exclusivamente, aos períodos de cheias. Após o degelo, quando os terrenos planos em volta dos grandes rios se inundam numa grande extensão, os animais abrigam-se por algum tempo nos arbustos e nas árvores emersas. Nesse período, vivem aos pares ou em grupos de três ou quatro indivíduos. Parece ser quando se verificam os acasalamentos. Foram vistos vários machos a nadar próximo de uma fêmea, produzindo sons característicos (KHAKHIN & IVANOV, 1990).

A ocorrência da espécie é muitas vezes efectuada com base na detecção de tocas ocupadas (KHAKHIN, pers.com). GORMAN & STONE (1990) referem que *D. moschata* escava túneis nas margens arenosas com entradas submersas. Para cada abrigo podem existir entradas a diferentes níveis, utilizadas alternadamente consoante a altura das águas. A câmara de repouso encontra-se

próximo da superfície do solo e é fissurada por raízes, o que lhe confere boas condições de arejamento. Está atapetada de folhas e musgos, colectados nas margens dos lagos.

4.2.2. Capturas

Conhecem-se três processos de captura de *D. moschata*, cuja eficácia depende da quantidade de água presente nos lagos.

ONUFRIENJA & ONUFRIENJA (1993) descrevem as capturas de animais que durante o período das cheias (Abril) se abrigam nas copas de árvores e arbustos, ou em tocas temporárias nas elevações do terreno poupados à submersão. Os animais são extremamente fáceis de apanhar com redes de mão, pelo que esta época constitui uma oportunidade excepcional para a realização de um trabalho de marcação.

No Verão e no Outono, quando os lagos têm alguns metros de profundidade, as desmanas são capturadas usando nassas metálicas, não iscadas, deixadas com a abertura voltada para uma das entradas submersas da sua toca. A mesma técnica é utilizada para capturar exemplares de *Ondatra zibethicus*, uma espécie introduzida na ex-URSS e cujo comércio da pele é legalmente regulamentado. Por via desta actividade, muitos exemplares de *D. moschata* são eliminados (KHAKHIN & IVANOV, 1990).

Uma das técnicas de captura mais usada em períodos de escassez de água (finais do Verão e início do Outono) consiste em fazer sair os animais das suas tocas, assustando-os, e capturando-os com uma rede de mão. Enquanto um “caçador” aguarda atentamente dentro de água a saída do animal, um ou dois “batedores” saltam e batem com paus no terreno sobre as galerias onde o animal está abrigado. Sendo um procedimento que implica um mínimo de recursos, tem sido bastante utilizado para realizar as estimativas populacionais em alguns dos locais mais bem estudados da sua área de distribuição (e.g. Reserva Estatal de Khopior e na Reserva Estatal de Oka, na Rússia). No entanto, não parece adequado a estudos detalhados de dinâmica populacional, uma vez que muito raramente um animal é recapturado, no mesmo ano, por este método (ONUFRIENJA, A., com.pess).

4.2.3. Telemetria

ONUFRIENJA & ONUFRIENJA (1993) referem um estudo de radiotelemetria realizado entre 1977 e 1979, na Reserva Estatal de Oka, com implantação subcutânea de transmissores. Neste trabalho foram seguidos dois machos e cinco fêmeas. As fêmeas adultas tinham territórios de 0,34 a 0,56 ha e podiam ocupar dois a seis diferentes abrigos.

4.2.4. Estudos em cativeiro

A experiência de manutenção em cativeiro de exemplares de *D. moschata* decorreu dos ensaios de introdução e reintrodução da espécie em numerosas províncias da ex-URSS, comuns entre os anos 30 e 70, e da necessidade de “guardar e transportar” dezenas de exemplares capturados na Natureza para locais afastados da sua área de distribuição natural, tais como a Sibéria Ocidental ou a Lituânia. Sendo considerada uma espécie cinegética até 1975, e tendo cotação oficial no mercado de peles, era incentivada a investigação sobre a possibilidade de criar espécimes em condições controladas para exploração comercial.

Apesar disso, os conhecimentos etológicos registados são bastante escassos, facto constatado também por investigadores russos (RUTOVSKAYA, in press) para quem a literatura em língua nacional se torna bastante mais acessível. Por exemplo, a única descrição de cópula foi feita por

PARIENKO (Abril de 1940) a partir de observações realizadas em cativeiros na Reserva de Khopior (citada por KHAKHIN & IVANOV, 1990):

“- O cio nas fêmeas é praticamente invisível. Neste período, o macho segue a fêmea. Ele está muito excitado e emite sons especiais. Muitas vezes os animais brincam antes da cópula - mergulham, chapinham, rodam sobre si mesmos e saem fora de água. A cópula não é longa. Acontece várias vezes durante o cio que dura 6 a 8 dias. O peso dos machos diminui durante esse tempo. No cativeiro, um macho pode fecundar duas fêmeas alternadamente.”

Outros dados sobre a reprodução e a ontogenia desta espécie constam do relatório de KRASOVSKY (1951, citado por KHAKHIN & IVANOV, 1990). A gestação é estimada em 45 a 50 dias. As crias nascem sem pêlo. O comprimento da cabeça e corpo é cerca de 75 mm e pesam 15 ou 16 g. Logo após o parto, a fêmea começa a lamber os recém-nascidos. Durante os primeiros dias passa a maior parte do tempo no ninho, e alimenta-os frequentemente. Dez dias depois, as crias estão quase cobertas de pêlo (excepção para as patas e o ventre). A partir dessa altura, a fêmea começa a utilizar as outras partes da toca para repousar. Inicialmente, tapa-os com material do ninho, mas deixa de fazê-lo à medida que se vão tornando maiores. Os olhos e os ouvidos abrem aos 18 dias. Começam a nadar aos 23 dias, ainda que se afastem pouco da toca. Com um mês, as crias são boas nadadoras e alimentam-se já de moluscos, larvas de insectos e pedaços de peixe.

Mais recentemente, com uma clara motivação conservacionista, foram desenvolvidos projectos de estudo da espécie que visavam obter conhecimento sobre o seu comportamento.

O Vivário da Reserva Estatal de Khopior foi construído nos anos 70. Inclui quatro módulos de cativeiros, dispostos em paralelo. São piscinas revestidas a azulejos, ligadas a uma zona seca por túneis de madeira com as entradas submersas. Na sua concepção não existiu qualquer preocupação de recriar o ambiente natural. Estes cativeiros, ainda em funcionamento, permitem alojar animais isolados ou em grupos (até três habitáculos a seco independentes para a mesma piscina).

Nos anos 80, o Jardim Zoológico de Moscovo construiu instalações que pretenderam criar um ambiente naturalista. A descrição que se segue é adaptada de KHAKHIN & IVANOV (1990) e espelha as opiniões apreciativas que estes autores fazem do projecto, ainda em curso à data desta publicação.

Inclua neste espaço cativeiros a seco e uma piscina (10 metros de comprimento, 3 metros de largura e 1,7 metros de profundidade), enriquecida com plantas aquáticas (*Nymphaea alba*, *Typha latifolia*, *Carex* sp. *Calla palustris*, etc.) e algumas espécies de invertebrados (Hirudinea e Gastropoda). Nas margens da piscina foram abertas as tocas com saída para a água, colocadas a diferentes níveis, e duas câmaras para reprodução, às quais os investigadores tinham acesso directo. Durante o Inverno, as tocas eram aquecidas, impedindo a temperatura de arrefecer abaixo de 10° C. No Verão, evitava-se que a temperatura subisse acima dos 20° C. O nível da água da piscina era regulável. Estas instalações foram entretanto desactivadas, por escassez de recursos humanos e financeiros.

Datam do início dos anos 90, os cativeiros concebidos por P.ROMANOV, para a Estação de Investigação do Instituto Svertzov de Morfologia e Ecologia de Moscovo, em Tchernagalovka (Rússia). Foi criado um lago artificial em forma de L. Um edificio construído na sua margem inclui as condições para manter até quatro exemplares isolados (ou quatro grupos de indivíduos) em condições de semi-cativeiro.

As “tocas” são em madeira, simulando um labirinto de túneis e câmaras, fechados por placas de vidro que permitem a observação permanente do seu interior. O ambiente é naturalmente fresco, húmido e escuro. Nesta zona, alimento artificial e algumas presas vivas são dadas aos exemplares cativos. O acesso ao “habitat aquático”, jaulas semi-flutuantes no exterior do edificio, é feito através de túneis de madeira. Os animais circulam livremente.

Tendo aparentemente condições favoráveis para proporcionar o estudo do comportamento das toupeiras-de-água, os investigadores russos debatem-se ainda com dificuldades na manutenção da estrutura das jaulas durante os Invernos extremamente rigorosos (temperaturas abaixo de -40°C), para evitar fugas dos animais cativos durante os períodos de cheias da Primavera (as quais inundam o piso inferior do laboratório e submergem as jaulas), e para controlar infecções de agentes patogénicos (RUTOVSKAYA, in press).

ENQUADRAMENTO TEMÁTICO E OBJECTIVOS

O estudo do comportamento das toupeiras-de-água (*G. pyrenaicus* e *D. moschata*) foi iniciado como parte de um projecto mais alargado que visa contribuir para o conhecimento de aspectos da Biologia mais relevantes para a sua conservação. Para além da distribuição e dos habitats de ocorrência, pretende-se obter um conhecimento aprofundado sobre os requisitos das espécies, tanto em termos estritamente ecológicos (e.g. alimentares, de abrigo, tolerância a alterações físico-químicas da água) como comportamentais (e.g. padrões de exploração do meio aquático, comunicação intraspecífica, territorialidade e reprodução). Outro dos tópicos prioritários do projecto relaciona-se com o estudo dos procedimentos adequados à captura, manuseamento e acomodação em cativeiro, como ponto de partida para a preparação de programas de reprodução em condições controladas para futuros repovoamentos. Esta vertente, ainda longínqua na sua aplicação à conservação de *G. pyrenaicus*, foi ensaiada pelos investigadores russos com *D. moschata*, numa época em que as introduções e reintroduções constituíam o eixo central da política de fomento da espécie. Apesar dos esforços desenvolvidos, não foi possível obter descendência a partir de exemplares nascidos em cativeiro, tarefa que constitui o primeiro indicador do domínio da técnica e da prática da reprodução em cativeiro.

Qualquer trabalho neste âmbito pressupõe um conhecimento básico do repertório comportamental das espécies, sem o qual o sucesso das acções se encontrará fortemente comprometido. Conhecidas as dificuldades de observação inerentes ao estudo de pequenos mamíferos com hábitos essencialmente noturnos, agravados no caso dos Desmaninae pela sua exclusiva relação com o habitat aquático para se alimentarem, apenas pareceu possível continuar a investigação com base em registos de cativeiro. MARTIN & BATESON (1986) referem-se às desvantagens destes estudos. O animal cativo está normalmente demasiado constrangido pelo seu ambiente artificial para que possa desempenhar todos os comportamentos de que é capaz. Estes autores dizem ainda que as condições em que decorrem as observações influenciam os seus resultados. A função e a causa próxima de determinadas respostas comportamentais podem corresponder a condicionantes de cativeiro, sem qualquer relação com as pressões a que os animais estão sujeitos no seu ambiente natural.

Face à improbabilidade de sucesso num trabalho de curta duração realizado na Natureza, foram aproveitadas todas as oportunidades de observação em cativeiros colocados à disposição. O aproveitamento das condições de estudo possíveis, introduziu no desenvolvimento deste trabalho gravíssimas limitações. Pode dizer-se que se partiu para a investigação com poucas opções de planeamento. Desde o início, face às dificuldades que sempre se colocaram para a obtenção de animais, de condições de cativeiro e registo apropriados, este estudo foi encarado como uma fase preliminar das investigações conduzidas com carácter exploratório.

Mesmo quando realizados em cativeiro, o maior interesse destes estudos é o conhecimento do modo de vida dos animais nos seus habitats naturais. Por isso, se deve encarar o conjunto do repertório comportamental das espécies como um produto não apenas do contexto actual, mas de todos aqueles em que evoluiu. A Etologia abraça deste modo as perspectivas evolucionistas e conservationistas: porque interpreta os requisitos das espécies actuais (e as respostas que estas fornecem aos ambientes modificados) como o resultado de um conjunto de capacidades inerentes à herança genética que transportam.

Situando-nos num ponto de vista *darwiniano*, pode dizer-se que os animais adquiriram, por selecção natural, um conjunto de características morfológicas e comportamentais que globalmente lhes asseguram a *fitness* mais elevada. Mas para compreender a sua história

evolutiva, muitos dados fundamentais parecem perdidos - são os comportamentos intermédios, mais do que as estruturas anatómicas, que nos dificultam a sua reconstituição. O recurso ao método comparativo, utilizando espécies actuais aparentadas ou espécies não-aparentadas que exploram ambientes semelhantes para identificar características plesiomórficas e apomórficas, discriminando analogias e homologias, é a via para o estudo da filogenia do comportamento.

Para evidenciar fenómenos de causalidade, seria necessário ainda excluir a possibilidade de algumas características, que resultam em benefícios para as espécies, resultarem de “exaptações” e não de verdadeiras “adaptações” (usando a terminologia com o sentido com que foi enunciada por GOULD & VRBA, 1982).

Citando EISENBERG (1981), o reportório comportamental é o resultado de processos ontogénéticos nos quais o organismo em desenvolvimento interage continuamente com o seu micro-ambiente, formando as suas capacidades comportamentais. Deste modo, pode evocar-se um conjunto de possibilidades de variação nos registos, com origem em diferenças genéticas e ambientais. Mas é um conjunto básico de padrões mais ou menos invariante, que constitui a base de estudo etológico de uma espécie. São estes legitimamente comparáveis entre espécies, de acordo com a própria posição de LORENZ (1961): todas as formas de comportamento que são invariantes na sua aparência podem ser tratadas como estruturas, no sentido em que o morfologista considera uma dada característica física como uma entidade estática.

No momento actual, profundas transformações operadas pelo Homem nos ambientes naturais exercem novas pressões selectivas sobre os organismos vivos. Destes, só alguns encontram as respostas mais adequadas à sobrevivência. Por esse facto, muitas espécies têm vindo a reduzir a sua área de distribuição e o seu efectivo populacional, tornando-se ameaçadas de extinção ou tendencialmente mais raras.

A Etologia fornece numerosos contributos para a prática da Conservação das espécies *in situ*, quer realçando características comportamentais com carácter indicativo, quer intervindo na gestão dos efectivos populacionais e dos seus habitats naturais. Citam-se a título de exemplo, o estudo dos modelos de variação dos sistemas sociais dos sardões na Ilha Berlenga e as suas consequências para a manutenção da variabilidade genética (PAULO, 1994, não publicado), o conhecimento dos factores comportamentais, sociais e perceptivos que determinam a raridade de respostas defensivas em cetáceos (dos SANTOS, 1994, não publicado).

Para a manutenção e reprodução de espécies em cativeiro, objectivos da Conservação *ex-situ*, todo o conhecimento dos requisitos comportamentais se torna ainda mais essencial. Neste contexto, não se trata exclusivamente de garantir a sobrevivência dos espécimes alojados, mas ainda de lhes proporcionar o bem-estar necessário a uma investigação e recuperação que sejam ética e cientificamente aceitáveis. Linhas orientadoras para a acomodação em Jardins Zoológicos (DURRELL, 1976) e muitas experiências de enriquecimento de cativeiros têm mostrado a sua importância.

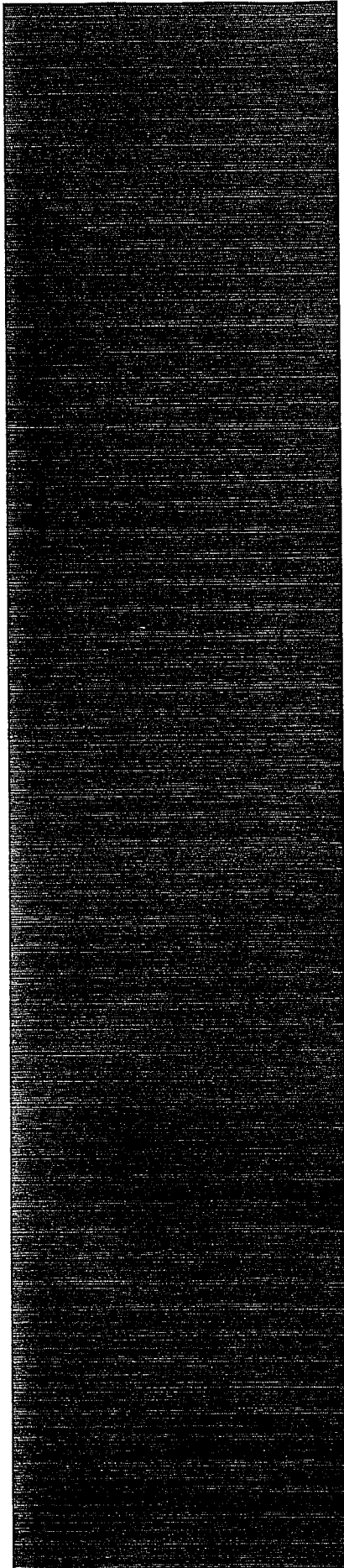
Toda a prática de introdução e reintrodução de espécimes em ambientes naturais, que vem culminar um trabalho relacionado de Conservação *in situ* e de Conservação *ex-situ*, exige uma preparação e um acompanhamento dos quais o etólogo não deve ser dispensado. Exemplos de tentativas falhadas de reintrodução de espécies derivam tantas vezes da desadequação dos habitats onde os espécimes são colocados como da sua capacidade de se adaptar ao “ambiente natural” (depois de uma história de cativeiro). Em fases iniciais, quando certas precauções não são tomadas em consideração (por exemplo, alimento de substituição, abrigos artificiais, mecanismos de defesa contra predadores ou agentes infecciosos), é

previsível uma elevada mortalidade dos indivíduos e uma consequente depleção no *stock* de introduzidos, com consequências genéticas e demográficas.

Foi a tentar organizar as contribuições de diversos autores sobre o comportamento das toupeiras-de-água que se revelou necessário refazer um inventário detalhado de descrições, bem como ensaiar a padronização de uma nomenclatura que permitisse referir e comparar os mesmos desempenhos. De um modo geral, só dos comportamentos básicos de manutenção se obtinham registos satisfatórios; estando toda a Etologia social dos Desmaninae ligada a apontamentos escassos e fragmentários.

Os principais objectivos deste trabalho são:

- (1) Reconhecer e descrever alguns padrões de comportamento de *G. pyrenaicus* e *D. moschata*, observados em cativeiro, como contribuição para o etograma destas espécies;
- (2) Comparar padrões equivalentes nas duas espécies, interpretando-os numa perspectiva evolutiva;
- (3) Proceder a um estudo mais detalhado dos padrões de natação, como ponto de partida para o conhecimento dos mecanismo de adaptação ao modo de vida aquático;
- (4) Fornecer indicações comportamentais úteis para a conservação *in situ* de *G. pyrenaicus*;
- (5) Contribuir para o conhecimento dos requisitos de manutenção em cativeiro de *G. pyrenaicus*, capazes de assegurar a sobrevivência, bem-estar e reprodução dos animais cativos.



**II - DESCRIÇÃO DE ALGUNS PADRÕES
DE COMPORTAMENTO,
OBSERVADOS EM CATIVEIRO**

MATERIAL E MÉTODOS

1. *Galemys pyrenaicus*

1.1. Exemplos observados

O estudo dos padrões de comportamento de *G. pyrenaicus* foi conduzido a partir de 4 exemplares capturados no Parque Nacional da Peneda-Gerês (Noroeste de Portugal), durante os anos de 1989 e 1990. Os dados referentes a estes exemplares são apresentados na Tabela 1.

Todos os animais foram ocasionalmente capturados durante estudos sobre a ictiofauna dos cursos de água desta área, usando pesca eléctrica. Não se tratando de um método específico de captura para as toupeiras-de-água, tem sido utilizado por outros investigadores (e.g. SANTAMARINA & GUITIAN, 1988; BERTRAND, 1992). Este procedimento não parece molestar significativamente os animais no momento do choque, uma vez que recuperam quase instantaneamente mostrando boas capacidades de natação e orientação. Logo a seguir à captura, quando aprisionados numa rede ou num contentor plástico, alguns animais emitem vocalizações agudas (“guinchos”), que não puderam ainda ser registadas e analisadas.

Tabela 1 - *Galemys pyrenaicus* - dados dos exemplares observados

F - fêmea AD - adulto (gra) - grávida
M - macho sAD -sub-adulto

	SEXO	IDADE	LOCAL DE CAPTURA	DATA DA CAPTURA	PESO (g)
<i>Primo</i>	M	AD	Gramelas	26/5/89	71
<i>Leonor</i>	F	sAD	Homem	26/9/89	42
<i>Maria</i>	F (gra)	AD	Rio Mau	22/3/90	56
<i>Murça</i>	F	AD	Adrão	6/7/90	49

A identificação do sexo foi confirmada após a morte dos indivíduos por observação interna dos seus órgãos reprodutores. *Leonor* foi considerada sub-adulta, tendo em consideração o critério de STONE (1987a): animais até 40 g são juvenis daquele ano que ainda não se reproduziram. Esta fêmea não apresentava a vagina perfurada e tinha 42 g de peso.

1.2. Descrição dos cativos

Foram registados os comportamentos dos animais acima descritos em diferentes condições de cativeiro:

1. *Primo* e *Leonor* foram mantidos em contentores plásticos durante cerca de 12 horas após a captura. Neste período foram alimentados com presas naturais (e.g. macroinvertebrados aquáticos, artrópodes terrestres) e artificiais (e.g. fígado de carneiro). Morreram durante o transporte para Lisboa.

2. *Maria* foi transportada para Lisboa num contentor plástico, a seco. Foi alojada num aquaterrário (215 cm x 60 cm x 63 cm) equipado com um sistema bastante eficiente de filtragem da água (carvão e lã de vidro). O cativeiro tinha cerca de 30 cm de altura de água.

O animal morreu 6 dias após ter sido instalado em consequência de uma fractura da tíbia e do perónio, contraída durante uma tentativa de fuga.

3. *Murça* foi instalada num cativo portátil, construído com o objectivo de estudar o comportamento dos animais sem o risco de os transportar por longas distâncias. Tratava-se de um dispositivo preparado apenas para alojar um animal durante um curto período de tempo: dois contentores de 60 cm x 40 cm x 30 cm, sendo um a porção aquática e outra a porção “a seco”, ligados por um tubo de plástico. A porção aquática tinha cerca de 30 cm de altura de água. Cerca de 20 horas depois de ter sido capturada, foi ficando progressivamente inactiva e deixou de se alimentar. Alguns minutos antes da morte, iniciou a produção de vocalizações agudas. Morreu subitamente.

1.3. Registo e análise dos comportamentos

Realizaram-se amostragens *ad-libitum* de todos os exemplares durante os períodos em que se encontraram cativos. Apenas *Maria* e *Murça* foram filmados em vídeo. Em todos os registos, maioritariamente noturnos, foi utilizada luz artificial.

Foram analisadas 2 h 12 min. de registos de vídeo. Amostras representativas de padrões de comportamento específicos foram ainda analisadas em câmara-lenta e imagem-a-imagem (25 imagens/seg).

1.4. Definição de unidades de comportamento

Procedeu-se à sub-divisão do contínuo do comportamento observado, o qual foi registado em unidades discretas, individualizadas intuitivamente. Conforme orientações propostas por MARTIN & BATESON (1986), para que possam obter-se boas definições operacionais é essencial distinguir com precisão o seu início e o seu fim, e respeitar os critérios da homogeneidade (actos incluídos na mesma categoria devem possuir as mesmas características) e da independência (que não representem apenas formas distintas de medir a mesma acção). O detalhe de descrição terá de preencher todas as acções desempenhadas, sem hiatos entre unidades reconhecíveis. A cada uma das “unidades de comportamento” será atribuída uma designação que evitará ser causal ou funcional, sempre que com isso não se perca informação importante.

2. *Desmana moschata*

2.1. Exemplares observados

O estudo dos padrões de comportamento de *D. moschata* foi conduzido a partir de 5 exemplares capturados na Rússia, durante o Verão de 1994. Os dados referentes a estes exemplares são apresentados na Tabela 2.

As capturas na Natureza foram dificultadas pelo facto de se verificarem elevados níveis de água nos lagos. Nesse ano, a Primavera foi anormalmente pluviosa. O rio Khopior, por exemplo, subiu 7 metros em relação ao seu leito estival médio, quando as subidas normalmente registadas rondam os 3-4 metros.

Nestas condições, o método de capturas mais eficiente consiste em fazer sair os animais das suas tocas, saltando e batendo com paus no terreno da margem, para os apanhar com uma rede de mão à entrada na água. Muitos animais conseguem escapar, uma vez que as saídas submersas dos tунeis se encontram invulgarmente profundas e difíceis de detectar.

Em face das dificuldades inerentes à identificação do sexo e da idade, estes procedimentos foram realizados sob orientação de M.RUTOVSKAYA e G.KHAKHIN. Medidas somáticas que

implicassem anestesiá os animais (e.g. comprimento da cabeça e corpo, ou do probóscis) não foram intencionalmente realizadas. Foi contado o número de cicatrizes da cauda, por este parâmetro ser considerado na bibliografia russa como um indicador da prévia participação dos indivíduos em interações agonísticas (KHAKHIN & IVANOV, 1990).

Tabela 2 - *Desmana moschata* - dados dos exemplares observados

F - fêmea
M - macho
IND - indeterminado

AD - adulto
sAD - sub-adulto

	SEXO	IDADE	LOCAL DE CAPTURA	PESO (g)	CICATRIZES NA CAUDA
<i>Shustraya</i>	F	AD	Klyazma Volga, reg. Vladimir	447	1
<i>Natasha</i>	F	AD	Khopior Don, reg. Voronezh	470	1
<i>Tarzan</i>	M	AD	Khopior Don, reg. Voronezh	410	6
<i>Ivan</i>	M	AD	Khopior Don, reg. Voronezh	desconhecido	desconhecido
<i>Giorgy</i>	IND	sAD	Khopior Don, reg. Voronezh	330	0

2.2. Descrição dos cativeiros

Os comportamentos dos animais acima descritos foram registados em diferentes condições de cativeiro:

2.2.1. Vivário da Reserva Natural de Khopior

Os exemplares estudados foram mantidos numa grande sala, com boa luz natural, onde existiam 4 módulos de cativeiros, dispostos em paralelo. Cada módulo era constituído por uma piscina revestida a azulejos, ligada a uma zona seca por um túnel de madeira com a entrada submersa.

Dois dos módulos (tipo A - 2,70 m x 3,15 m) foram concebidos para albergar até três exemplares isolados, tendo entradas na água e zonas de repouso independentes, e sendo possível aplicar redes para seccionar partes da porção aquática do cativeiro. Os outros dois módulos (tipo B - 2,40 m x 2,40 m) permitiam albergar apenas dois exemplares nestas condições.

A água utilizada para o enchimento das piscinas era bombeada a partir de um braço do rio Khopior, adjacente ao edifício. Não existia qualquer sistema de filtragem da água, sendo esta substituída quando os técnicos do vivário o consideravam necessário (e.g. imediatamente antes do início deste trabalho). A temperatura da água rondava os 18° C. As piscinas tinham cerca de 30 cm de altura de água.

Habitáculos de paredes de cimento e tampas de madeira constituíam as partes secas dos cativeiros (c.1 m x 1m x 1 m). No seu interior não existia qualquer luminosidade. Uma caixa de madeira (20 cm x 20 cm x 30 cm) podia ser usada como ninho. No chão encontravam-se restos de musgo. O alimento era deixado nesta zona, de manhã e à noite, dentro de um comedouro.

O túnel de madeira era constituído por um sistema de tábuas emalhetadas, uma das quais podia ser removida para permitir observar os animais no seu interior (apenas em parte do túnel). Constatou-se que em todos os cativeiros ocupados este se encontrava também revestido de musgo.

Natasha encontrava-se sózinha num dos módulos do tipo B. *Tarzan* e *Ivan* compartilhavam um dos módulos do tipo A: a piscina estava dividida em três faixas contíguas, utilizando estes animais as duas laterais. Deste modo, não estavam nunca em contacto directo mas partilhavam a mesma água.

2.2.2. Tchernagalovka1

Os animais foram acomodados em cativeiros contíguos (área = 2 m x 1m), separados por redes metálicas, com feno no chão e um contentor plástico de 0,5 m x 0,3 m de base, com 10 litros de água mudada uma vez por dia (cerca de 20 cm de altura de água). *Tarzan* foi alojado entre *Natasha* e *Giorgy*.

2.2.3. Tchernagalovka2

Shustraya foi acomodada numa piscina circular ligada a uma zona sêca, de configuração labiríntica vertical, que pretendia simular um “abrigo” natural. Musgo e feno foram postos à disposição do animal. A piscina tinha cerca de 30 cm de altura de água (o que corresponde a 2/3 da capacidade total = aprox. 800 litros). Um sistema de filtragem com carvão e lã de vidro mostrou-se insuficiente. Ao fim de poucos dias a água apresentou-se muito turva e com bastantes resíduos em suspensão.

2.2.4. Kliazma “curta duração”

Por menos de 12 horas, o tempo entre a captura e o transporte para Tchernagalovka, *Shustraya* foi mantida numa sala vazia, contendo apenas um “ninho” de feno dentro de uma nassa metálica. Não foram providenciadas quaisquer condições para que o animal pudesse nadar mas foi-lhe facultado um pequeno recipiente onde podia molhar-se.

Em todas as situações de cativeiro, os animais foram alimentados com componentes alimentares naturais (e.g. gastrópodes e larvas de insectos aquáticos) e substitutos (e.g. carne moída, ovos e batatas cozidas). Em Khopior, foram-lhes também oferecidos peixes e anfíbios, com o objectivo de estudar o seu comportamento alimentar face a estas presas potenciais.

2.3. Registo e análise dos comportamentos

Os animais foram filmados após períodos de cativeiro que variaram entre algumas horas e três semanas. Na impossibilidade de programar uma rotina de acesso aos cativeiros, e dado o tempo escasso de permanência, optou-se por realizar amostragens *ad-libitum* dos animais que se encontravam activos. Nos registos noturnos foi utilizada luz artificial.

Foram realizadas amostragens focais de todos exemplares mantidos isolados e ensaiaram-se encontros entre *Natasha* e *Tarzan* (Khopior): *Tarzan* foi colocado na piscina de *Natasha*; *Natasha* foi colocada na piscina de *Tarzan*; entre estes dois episódios decorreram cerca de 5 horas.

Na impossibilidade de acompanhar os dois exemplares, a filmagem recaiu sobre o animal que era “intruso” nesse episódio. Tendo-se inicialmente proposto registar as interacções verificadas nos 10 min. subsequentes à colocação do animal no cativeiro alheio, optou-se por retirar *Tarzan* aos 7 min., por este mostrar sinais evidentes de cansaço. Ao contrário, *Natasha* encontrou um ponto de

apoio na rede que ladeava uma parte do cativeiro de *Tarzan*, pelo que o registo se prolongou até aos 11 min. 57 seg..

Dado que os animais se encontravam em cativeiros contíguos ou próximos, foi ainda possível registar interações entre *Ivan* e *Tarzan* (Khopior), e entre *Tarzan* e *Natasha* (Tchernagalovka 1).

No total, obtiveram-se 7 h 46 min. 30 seg de registos de vídeo. Amostras representativas de padrões de comportamento específicos foram analisadas em câmara-lenta e imagem-a-imagem (25 imagens/seg). Os sons foram analisados utilizando o programa SONA PC, Bernd Waldman, 1992/1994.

A informação referentes aos tempos de registo em cada um dos episódios de cativeiro é apresentada na Tabela 3.

Tabela 3 - *Desmana moschata* - tempos de amostragens de vídeo analisados para cada um dos episódios de cativeiro

	KHOPIOR	TCHERN.1	TCHERN.2	KLYAZMA	TOTAL
<i>Shustraya</i>			44' 19''	23' 30''	1h 17' 19''
<i>Natasha</i>	40' 01''	1h 42' 30''			2h 22' 31''
<i>Tarzan</i>	23' 02''	1h 19' 29''			1h 42' 31''
<i>Ivan</i>	37' 58''				37' 58''
<i>Giorgy</i>		1h 26' 51''			1h 26' 51''
<i>Natasha + Tarzan</i>	7' 23''				7' 23''
<i>Tarzan + Natasha</i>	11' 57''				11' 57''
TOTAL	2h 00' 02''	4h 28' 50''	44' 19''	23' 30''	7h 46' 30''

2.4. Definição de unidades de comportamento

Foram seguidas as designações e descrições efectuadas para *G. pyrenaicus* e assinalaram-se as diferenças de forma verificadas em padrões equivalentes. Novas unidades foram descritas.

As limitações impostas pelo (1) número de animais que foi possível capturar, (2) tempo de acesso a cada um deles e a (3) dimensão, forma e estrutura dos diferentes cativeiros, condicionaram os dados obtidos. Todavia, mesmo registos ocasionais foram considerados relevantes e são mencionados neste trabalho, tão escassos são os conhecimentos disponíveis sobre o comportamento das toupeiras-de-água.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As diferentes categorias de padrões de comportamento observadas em cada umas das situações de cativeiro são apresentadas na Tabela 4.

Tabela 4 - Categorias de padrões de comportamento observadas em cada um dos cativeiros

Categorias de padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>		<i>Desmana moschata</i>			
	AQUAT	PORT	KHO	TCH.1	TCH.2	KLY
Repouso	*	*		*	*	*
Mov.posturas fora de água	*	*		*	*	*
Mov.posturas na água	*	*	*	*	*	
Mergulhos	*	*	*		*	
Alimentação	*	*	*	*	*	*
Cuidados com a pelagem	*	*	*	*	*	
Interacções sociais			*	*		
Emissões sonoras			*	*		*
Significado incerto	*		*	*		*

1. Categorias de padrões de comportamento observados nas duas espécies

Nas Tabelas 5-9 e 11-13 descrevem-se alguns padrões de comportamento das duas espécies de Desmaninae, de acordo com QUEIROZ & ALMADA (1993; 1994) para *G. pyrenaicus* e QUEIROZ & ALMADA (*in press*) para *D. moschata*. A letra “negrito” encontram-se as descrições primeiramente formuladas; na outra coluna/espécie são acrescentados os detalhes divergentes ou explicadas novas características. Um novo padrão de comportamento, “tocar objectos”, é adicionado às listas anteriormente elaboradas. Mencionam-se ainda os padrões de comportamento que não foram observados nas duas espécies.

1.1. Repouso

Tanto nos aquaterrários como durante os períodos de transporte, *Leonor* e *Maria* enrolavam-se em pedaços de papel higiénico, possivelmente a reproduzir um comportamento realizado no meio natural, usando material vegetal transportado para o ninho (e.g. musgo, folhas) (tal como foi descrito por STONE, 1987b).

Os exemplares de *D. moschata* que foram mantidos em Tchernagalovka1 faziam o seu repouso prolongado sob o feno que cobria o chão dos cativeiros. *Shustraya* (Tchernagalovka2) mantinha a câmara onde dormia atapetada com feno e musgo que lhe tinham sido fornecidos. Ainda que o animal não tivesse sido observado a carregá-los, a disposição dos materiais à data dos registos resultava de trabalho por este efectuado.

EISENBERG (1981) refere-se à “postura enrolada”, assumida durante os períodos de repouso de longa duração, como um padrão geral nos mamíferos e como, associada ao padrão de construção ou escolha de um ninho bem isolado, contribui para conservar a temperatura do corpo.

No caso das espécies em estudo, a bibliografia é relativamente escassa na descrição dos seus locais de repouso na Natureza (para uma descrição ver STONE & GORMAN, 1990). A sua diferente estrutura é consequência de *D. moschata* mostrar habilidades de escavador, e *G. pyrenaicus* se limitar a aproveitar esconderijos naturais depois melhorados com folhas, musgo e solo.

Pode supor-se que as exigências de isolamento estejam em conformidade com as desiguais condições físicas e área climática que os animais ocupam.

Durante períodos de repouso de curta duração, *Murça* tinha estremecimentos do corpo e da tromba, com movimentos rápidos de abertura e fecho das narinas. Não se observaram movimentos oculares. Ao contrário, *Giorgy* tinha movimentos em torno dos olhos durante idênticos estremecimentos. Uma análise fina destas sequências parece mostrar que não se tratam de movimentos orientados, mas de contracções reflexas de toda a musculatura da cabeça, possivelmente sem significado visual.

Ainda assim, é de salientar que os olhos são contornados por uma zona de pelagem branca. FICKEN et al (1971) sugere que estas podem funcionar como mecanismos para captar a luz.

Tabela 5 - Descrição dos padrões de repouso observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
REPOUSO		
“sentado” (sitting)	repouso de curta duração; o animal descansa sobre o abdomen, as patas posteriores sob o corpo e a tromba projectada para a frente;	<i>idem</i> ;
“adormecido” (sleeping)	repouso prolongado; corpo enrolado, deitado parcialmente sobre um dos lados, a tromba por baixo da cabeça e a cauda em volta do corpo;	<i>idem</i> ;
“bocejo” (yawning)	numa posição sentada; cabeça puxada para trás, boca aberta e tromba virada para trás;	<i>idem</i> ;

1.2. Movimentos e posturas fora de água

Maria foi observada em várias tentativas de fuga, subindo pelo canto do aquaterrário, cujas paredes eram de vidro. Estando molhadas, as patas posteriores proporcionavam uma certa aderência que lhe permitia “trepar” numa superfície vertical e lisa.

Os registos de vídeo efectuados com *Murça* permitiram observar a forma como esta se movimentava num caos de pedras: (1) passava através de estreitas reentrâncias comprimindo a região abdominal e usando as patas posteriores, providas de garras, como alavancas; (2) utilizava um “abrigo” (câmara entre pedras) para realizar alguns curtos períodos de repouso e cuidar da pelagem; (3) trepava sem qualquer dificuldade por blocos de dimensão muito superior à sua; (4) executava movimentos bem orientados, nunca tendo colidido; (5) teve alguns desequilíbrios que conduziram a pequenas quedas; (6) “farejava” frequentemente e “tocava” os objectos do cativeiro com a tromba.

Com *Shustraya* foram registados os seus movimentos e posturas quando explorava, pela primeira vez, o cativeiro em que tinha sido colocada: (1) movimentava-se preferencialmente junto das paredes da divisão; (2) parava repetidamente e “farejava”; (3) ocasionalmente tocava com a tromba num objecto mas geralmente movimentava-a apenas nas suas proximidades, sem contacto directo; (4) não temia os observadores que estavam na sala, explorando-lhes os sapatos mesmo quando estes faziam movimentos lentos; (5) só tinha reacções de medo a certos ruídos fortes (e.g. o rangido provocado pela abertura da porta; o disparo da máquina fotográfica).

KHAKHIN & IVANOV (1990) descrevem a postura “em pé” assumida por animais em contexto agonístico. Antes de iniciarem uma luta, os oponentes colocam-se frente a frente, apoiados na patas posteriores e na cauda, executando movimentos da tromba e das vibrissas (similar ao que foi descrito para “farejar”). RICHARD & MICHEAU (1975) apresentaram um desenho de *G. pyrenaicus* na mesma postura.

Tabela 6 - Descrição dos padrões de movimentos e posturas fora de água observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
MOV. E POSTURAS FORA DE ÁGUA		
“marcha” (walking)	metatarso e dedos tocando o solo; as patas traseiras impulsionam o corpo; as patas anteriores movem-se em coordenação contrária sincronizada e ajudam a suportar o corpo;	<i>idem</i> ; os animais têm uma forma muito massiça pelo que o ventre está permanentemente em contacto com o solo; os movimentos das patas são acompanhados por movimentos ondulatórios do tronco; a cauda também arrasta no chão;
“salto” (jumping)	o animal salta em posição bípede, com o impulso das patas traseiras;	não foi observado;
“trepar” (climbing)	o animal usa as patas anteriores e posteriores; as fortes unhas das patas anteriores e posteriores permitem ao animal utilizar as mínimas irregularidades para trepar; a cauda também suporta o corpo;	<i>idem</i> ;
“suspender-se” (hanging)	as fortes garras permitem ao animal permanecer suspenso por algum tempo ou movimentar-se, usando apenas as patas dianteiras;	<i>idem</i> ; usa simultaneamente as patas posteriores e as anteriores para se suspender;
“em pé” (standing up)	<i>idem</i> ;	o animal está em posição bípede; as patas posteriores e a cauda suportam o corpo e garantem o equilíbrio;
“farejar” (scenting)	<i>idem</i> ;	“sentado” ou “em pé” o animal respira e faz movimentos com a tromba esticada para a frente.
“tocar objectos” (touching objects)	por um curto espaço de tempo, o animal encosta a face basal da tromba aos objectos; por vezes, dá mais do que um toque no mesmo lugar;	<i>idem</i> ;

Os movimentos de torção do tronco no plano horizontal durante a marcha, mais evidentes em *D. moschata*, são característicos das formas menos evoluídas de mamíferos, tais como os Insectívoros. Estes resultam do modo como os membros anteriores e posteriores se articulam com as cinturas escapulares e pélvicas, modo semelhante ao que de forma extrema se encontrava em répteis e anfíbios primitivos (EISENBERG, 1981). *D. moschata* parece menos hábil a saltar e a trepar. Num contexto eco-etológico este facto pode ser interpretado como o reflexo de diferenças importantes nas dimensões e habitats de ocorrência das duas espécies.

1.3. Movimentos e posturas à superfície da água

À superfície da água, *Maria* e *Murça* movimentavam-se frequentemente junto das paredes dos aquaterrários.

A flutuar, *Natasha* realizava movimentos oculares (presumivelmente reflexos) ao mesmo tempo que “tocava a superfície da água com a tromba” (este padrão de comportamento é abaixo descrito).

Tabela 7 - Descrição dos padrões de movimentos e posturas à superfície da água observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
MOV. E POSTURAS À SUP. DA ÁGUA		
“flutuar” (floating)	parada à superfície da água; um terço do corpo fora de água: as patas posteriores esticadas lateralmente no plano do corpo e as patas anteriores viradas para baixo; tromba esticada fora de água, num ângulo de 45° com a superfície da água; o primeiro terço da cauda na superfície da água e o restante curvado para baixo;	<i>idem</i> ;
“natação a flutuar” (swimming afloat)	postura semelhante ao flutuar; patas posteriores movem-se alternadamente por baixo do corpo, propulsionando o movimento; cauda à superfície segue alinhada com o eixo do corpo;	<i>idem</i> ; por vezes, a cauda oscila com movimentos de baixa amplitude;
“mergulho superficial” (superficial dive swimming)	movimento rápido com sucessão de mergulhos superficiais; patas posteriores movem-se lateral e alternadamente por baixo do plano do corpo; flexões do corpo no sentido sagital propulsionam o animal; cauda segue passivamente o movimento do corpo; tromba alternadamente dentro e fora de água movendo-se independentemente da cabeça com flexões laterais e encurvamentos em todas as direcções;	não foi observado;
“natação a chapinhar” (splash swimming)	patas posteriores e movimento do corpo semelhante à descrição anterior mas com as flexões do corpo menos pronunciadas; a cabeça sempre fora de água com a tromba esticada; patas anteriores batem vigorosamente na superfície da água com movimentos verticais alternados (“crawl style”);	<i>idem</i> ; patas anteriores batem vigorosamente na superfície da água com movimentos verticais alternados (“crawl style”) ou simultâneos (“butterfly style”);

Dos dois exemplares de *G. pyrenaicus*, apenas *Maria* efectuou “natação a chapinhar”. Note-se que *Murça* permaneceu menos de 20 horas no cativeiro. Segundo RICHARD (1973), o autor que denominou este padrão como “tamborinage”, os animais apenas o executam depois de alguns dias de habituação ao novo espaço. Com *D. moschata* verificaram-se também diferenças interindividuais: (1) *Shustraya* (Tchernagalovka2) nunca executou este comportamento; (2) *Tarzan* e *Ivan* (Khopior) executaram-no durante ou após interações sociais; (3) em Tchernagalovka1, registaram-se diferenças muito marcadas em relação à frequência deste comportamento (*Tarzan* e *Natasha*

executavam-no frequentemente; com *Giorgy* foi observado apenas duas vezes, e na mesma sequência de movimentos na água).

Os mergulhos superficiais apenas foram observados nos registos de *Maria*. Este padrão de natação permitia ao animal movimentar-se com maior velocidade do que quando “nadava a flutuar”.

Detalhes sobre a propulsão dos movimentos, a posição dos animais em relação ao plano de água e a funcionalidade de cada um destes padrões serão discutidos no capítulo seguinte.

HICKMAN (1984) cita uma descrição de OGNEV (1928) sobre um padrão de locomoção de *D. moschata* na água que não foi observado no decorrer deste estudo. De acordo com os dados conhecidos, os animais podem movimentar-se próximo da superfície, com o corpo completamente submerso, mas com o probóscis fora de água, como um periscópio. Não se sabe em que contexto este padrão se efectua, nem em que cativeiros foi observado. De acordo com uma ilustração desta postura publicada em BARABASH-NIKIFOROV (1968), onde o animal aparece completamente distendido em posição perpendicular ao plano de água, exige-se uma altura de água superior ao seu comprimento total. Tanto os cativeiros do vivário de Khopior como os de Tchernagalovka não permitiriam a execução deste padrão de comportamento, por falta de profundidade de água.

1.4. Mergulhos

Tabela 8 - Descrição dos padrões de mergulho observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
MERGULHO		
“submersão” (descending)	começa com uma flexão vigorosa do corpo para baixo; depois da submersão, as patas posteriores começam a movimentar-se lateral e alternadamente; patas anteriores efectuam movimentos oblíquos sincronizados inversamente com os das patas posteriores;	<i>idem</i> ;
“prender-se ao fundo” (anchoring)	as garras de uma ou de ambas as patas posteriores prendem o animal às irregularidades do substrato;	não foi observado no fundo; no entanto, os animais usavam as paredes laterais das piscinas e dos contentores para se apoiarem, segurando-se com as garras, quando manuseavam uma presa; um dos animais, que tinha uma grande pedra na sua piscina, utilizava-a para propulsionar os movimentos debaixo de água, “empurrando-a” com a garras quando passava perto;
“natação no fundo” (swimming at the bottom)	patas posteriores movem-se continuamente, patas anteriores não auxiliam esta acção; o animal pode manter-se no mesmo lugar, movimentar-se e efectuar a pesquisa das presas; raramente nada na horizontal, movimenta-se na oblíqua com a cabeça para baixo, num ângulo que varia entre os 45 e os 90°;	<i>idem</i> ; as oscilações da cauda são de grande amplitude e propulsionam o movimento; movimenta-se de cabeça para baixo num ângulo igual ou menor que 45°, algumas vezes nada na horizontal, junto ao fundo;
“ascensão” (ascending)	as patas posteriores param de se movimentar, o corpo sobe passivamente numa posição horizontal;	<i>idem</i> , ou com batimentos alternados das patas posteriores e posição oblíqua;

Os mergulhos ocorrem em seqüências nas quais alternam actividades desempenhadas à superfície da água com períodos de submersão. Durante a submersão, natação no fundo e ascensão ocorre (por vezes) a libertação de bolhas de ar.

A reduzida quantidade de água disponível nos contentores colocados nos cativeiros de Tchernagalovka1 não permitia aos animais executar verdadeiros mergulhos (submersão, natação no fundo e ascensão). Mesmo quando prospectavam o fundo em busca de alimento, era possível observar a traseira e a cauda fora de água.

Detalhes sobre a duração dos mergulhos, propulsão dos movimentos e a posição dos animais em relação ao plano do fundo serão discutidos no capítulo seguinte.

1.5. Alimentação na água

Embora *Maria* procurasse o seu alimento no fundo do aquaterrário (inclusivamente revolvendo o areão), os seus movimentos à superfície da água (e.g. mergulhos superficiais) permitiam-lhe capturar larvas de mosca que boiavam. Do mesmo modo, este animal explorava as ranhuras de entrada de água para o filtro (suspenso a meia-água, junto ao vidro) no qual estas presas ficavam agarradas. *Murça* capturou girinos que foram colocados no seu contentor aquático. Não foi observado qualquer movimento orientado na direcção das presas que indiciasse a intenção de predação pelo é possível que estas tenham sido ocasionalmente detectadas. O comportamento de *Maria* e *Murça* sugeria ainda que os animais retinham memória espacial da topografia dos cativeiros, uma vez que prospectavam sucessivamente as mesmas áreas do fundo após mergulhos com sucesso na predação.

Estas observações sugerem que pelas suas capacidades natatórias, de percepção e de processamento, *G. pyrenaicus* é capaz de explorar um amplo leque de recursos. A sua preferência parece dirigir-se para as presas colocadas sobre o fundo, enterradas nas camadas superficiais do substrato ou presas a rochas e raízes. Os estudos sobre o seu regime alimentar na Natureza confirmam esta preferência: Ephemeroptera, Plecoptera e Tricoptera são as presas mais consumidas (BERTRAND, 1993; SANTAMARINA, 1993)

Em inquéritos às populações locais realizados no P.N.P.G. (Tourém) (QUEIROZ, 1991) foi referenciado que era possível detectar a presença da toupeira-de-água pela observação do fundo dos riachos. Nas zonas de remanso, onde se acumulam sedimentos finos sobre o substrato mais grosseiro, o limo é afastado pela actividade de prospecção do fundo, deixando “trilhos” marcados com o areão à vista. Exigindo condições muito particulares, esta informação nunca se revelou útil para aplicação de um método expedito de detecção da espécie. No entanto, por se basear em observações de animais na Natureza, constitui uma preciosa referência para completar os dados etológicos aqui apresentados.

Natasha foi mantida 12 horas em privação alimentar. Após este período, foram-lhe fornecidas apenas presas naturais. Este animal mostrou-se incapaz de capturar qualquer peixe vivo, mesmo os de menor dimensão (2-3 cm), rãs ou girinos. Não evidenciava qualquer “curiosidade” por estas presas mesmo quando passava muito perto delas. Apenas uma rã morta foi ingerida depois de ter sido detectada, mostrando que não existe nenhum comportamento de evitamento dos anfíbios como presas em consequência do seu cheiro ou gosto.

A mastigação (prolongada) e a ingestão das presas ocorreu à superfície ou fora de água.

Tabela 9 - Descrição dos padrões de alimentação na água observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
ALIMENTAÇÃO NA ÁGUA		
“procura de alimento” (food searching)	o animal patrulha e revolve o substrato do fundo com as patas da frente e com a tromba; a tromba move-se e enrola-se em todas as direcções;	<i>idem</i> ;
“captura da presa” (prey catching)	quando uma presa é detectada, a tromba enrola-se e leva-a à boca;	<i>idem</i> ;
“manipulação da presa” (prey handling)	quando uma presa é capturada, o animal ascende trazendo-o na boca; é ingerida à superfície da água com o animal a flutuar; quando a presa é de grandes dimensões as patas anteriores e a tromba auxiliam a imobilização da presa; movimentos vigorosos da cabeça, flexões do corpo e das patas posteriores;	<i>idem</i> ; no caso de um gastrópode, o animal enrola a tromba em volta da concha e transporta a presa para a superfície ou mesmo para fora de água, onde a consome; o corpo do molusco é removido da concha usando a boca, a tromba e uma das patas anteriores;

1.6. Alimentação fora de água

Todos os exemplares de *G. pyrenaicus* e de *D. moschata* foram alimentados fora de água. Aprenderam rapidamente a comer de um “prato” contendo alimento natural ou artificial. Na Tabela 6 apresentam-se os diferentes componentes alimentares que foram fornecidos às duas espécies durante os episódios de cativeiro, e os respectivos resultados de aceitação.

Em *D. moschata* foi frequentemente observado que os animais transportavam pedaços de alimento do prato (e.g. batatas ou carne) para o contentor com água e que só os ingeriam depois de molhá-los. Pareciam usar o cheiro e o tacto para encontrarem o alimento caído fora do prato, e nesse processo a tromba desempenhava um papel importante. *Tarzan*, por exemplo, foi observado a procurar insistentemente alimento num local onde antes estivera um pedaço de carne.

Este comportamento sugere que não utiliza a visão (mesmo a muito curta distância), e que possivelmente o odor deixado pelo alimento atraiu as suas buscas quimiotácteis para o local. Estes resultados concordam com as experiências de RICHARD (1981a e 1982), realizadas com *G. pyrenaicus*.

Tabela 10 - Aceitação de componentes alimentares (A - aceite; R - rejeitado)

COMPONENTES ALIMENTARES	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
insectos aquáticos - larvas/adultos	A	A
gastropodes	-----	A
artropodes terrestres	A	A
larvas de mosca	A	-----
peixes	R	R
anfíbios anuros - girinos /adultos	A	A
fígado de vaca	A / R	-----
carne de vaca	-----	A
batatas cozidas	-----	A
ovo cozido	-----	A
farinha lactea	-----	A

Tabela 11 - Descrição dos padrões de alimentação fora de água observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
ALIMENTAÇÃO FORA DE ÁGUA		
“procura de alimento” (food searching)	<i>idem</i> ;	o animal move a tromba no ar e as narinas fazem pequenos movimentos de abertura e fecho; muda de posição entre estes procedimentos; toca muitas vezes com a tromba nos objectos da sua busca (e.g. no chão);
“manipulação da presa” (prey handling)	<i>idem</i> ; num “prato” com pequenas presas ou pedaços de fígado, o animal usa a tromba para puxá-los para a boca;	no caso de um gastrópode: (1) o animal arrasta-o no chão entre as patas anteriores e com a tromba enrolada na concha; (2) segura a concha com uma das patas anteriores e introduz a outra e a tromba na abertura, fazendo movimentos para separar o corpo da presa da concha; a parte muscular é presa entre os dentes; (3) o animal empurra a concha e retira a parte muscular;

1.7. Cuidados com a pelagem

Cuidados com a pelagem foram observados tanto na parte seca dos cativeiros como com os animais parcialmente submersos. Unidades de acção (e.g. sacudir, limpeza do focinho ou coçar a cabeça com a pata posterior direita) ocorrem em sequências. Em cada sequência, as unidades de acção podem estar separadas por pequenas pausas ou serem desempenhadas numa sucessão contínua de actos interligados.

Estes comportamentos, para além de permitirem secar a pelagem, desempenham um papel importante na manutenção de um arranjo dos pêlos que favorece a retenção de ar durante as

actividades à superfície e debaixo de água. Todas as espécies de mamíferos com hábitos semi-aquáticos possuem pelagem densa (maior número de pêlos por unidade de superfície) e no caso dos insectívoros, observam-se três tipos de pêlos com estrutura e dimensão diversas (SOKOLOV, 1962). Frequentemente observa-se que o “coçar” atinge toda a espessura do revestimento, mas às vezes os movimentos das patas atingem apenas camadas superficiais. Parece legítimo dizer que nos “cuidados com a pelagem” se incluem actividades tais como o “coçar”, “pentear” e escovar”. Não é menos importante a sua função na remoção de ectoparasitas. Saliente-se, a este propósito, o papel que as garras das patas posteriores têm nesta actividade.

Mesmo porções relativamente glabras, tais como a região anal são coçadas também com movimentos energéticos. Neste caso, é possível que seja o espalhamento dos exudatos glândulares das sub-caudais a principal função desta acção. Deste modo, o almiscar (secreção de características particulares e provavelmente com significado comunicativo) seria espalhado por toda a pelagem (SOKOLOV et al, 1977).

Alguns autores sugerem que as condições do cativeiro, nomeadamente as características físico-químicas da água disponível, podem influenciar a qualidade da pelagem. Constatou-se que *Murça* deixou de entrar na água algumas horas antes de perecer. Uma situação idêntica foi assinalada por NIETHAMER (1970) em *G. pyrenaicus*, e por VOGEL (1990) em *Neomys fodiens*. Este autor qualifica o revestimento da espécie como “um sistema muito especializado e sensível, que pode perder a sua propriedade de repelir a água como resultado do *stress* da captura.

As glândulas sebáceas excretam substâncias responsáveis pela impermeabilização da pelagem, contribuindo ao mesmo tempo para a integridade da epiderme (LING, 1970). RICHARD & VALETTE VIALARD (1969) referem que a cobertura sebosa de *G. pyrenaicus* se dissolve na presença de uma certa quantidade de matéria orgânica. Em *D. moschata* deve existir uma grande tolerância a este componente. Em Tchernagalovka1 e 2, as porções aquáticas dos cativeiros eram sustentadas por água que provinha de um lago artificial, escavado numa região turfosa no centro de uma floresta mista, mediantemente eutrofizado. Restos alimentares deixados na água, excrementos e urina contribuíam para aumentar a carga orgânica em decomposição. Mesmo em momentos em que a água se mostrava particularmente “suja”, não foram observadas quaisquer alterações na aparência do revestimento dos animais, sempre molhada à superfície e seca no seu interior.

1.8. Comportamentos de significado incerto

Maria executava “toques na superfície da água” em sequências de três movimentos. Este padrão alternava com pequenas mudanças de posição (e.g. rotações), cuidados com a pelagem e “chapinhar”.

Em Khopior, *Natasha* executava repetidamente estes movimentos da tromba quando a flutuar, durante os intermergulhos. Neste contexto, nunca foram observados cuidados com a pelagem, mas o animal fazia ligeiras mudanças de posição (em natação a flutuar) e tocava a superfície da água virado para diversos ângulos do cativeiro.

Em Tchernagalovka1, *Natasha* e *Tarzan* batiam com as patas anteriores na superfície da água, sentados na rampa que os conduzia à água do seu contentor. Muitas vezes este comportamento era precedido da manipulação de uma presa (e.g. gastrópode) ou de um pedaço de alimento artificial.

Embora o “chapinhar” seja formalmente idêntico nas duas espécies, a diferença de contextos em que foi observado faz supôr a sua associação com diferentes significados funcionais.

Tabela 12 - Descrição dos padrões de cuidados com a pelagem observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
CUIDADOS COM A PELAGEM		
“limpeza do focinho” (forepaws grooming; face washing)	o animal usa as patas anteriores para cuidar da pelagem na região da cabeça; efectua movimentos unilaterais e bilaterais de diferente amplitude, que permitem coçar a região da tromba, da boca, dos olhos, da face e do topo da cabeça;	<i>idem</i> ;
“coçar o corpo -1” (forepaws grooming)	não foi observado;	o animal coça o ventre com uma das patas anteriores; simultaneamente a movimentos pendulares da pata anterior, observavam-se pequenas mordidelas na pelagem; foi observado apenas uma vez;
“coçar o corpo - 2” (hindpaws grooming; body scratching)	movimentos elípticos ou pendulares unilaterais utilizados para coçar a cabeça, o flanco, o ventre, a pata anterior e a traseira;	<i>idem</i> ;
“sacudir” (shaking)	o animal sacode vigorosamente a cabeça e o corpo;	<i>idem</i> ;

Tabela 13 - Descrição dos padrões de significado incerto observados em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
SIGNIFICADO INCERTO		
“toque na superfície da água” (water surface touching)	na postura de “sentado”: (1) o animal toca suavemente a superfície da água com as vibrissas mentoniais e a tromba esticada; (2) a tromba desce lentamente até tocar na superfície da água sem quebrar a película de tensão superficial que envolve a tromba; quando a extremidade da tromba toca a água criam-se uma série de pequenas ondas; (3) com a tromba esticada volta a tocar a superfície da água;	<i>idem</i> ; a “flutuar”;
“chapinhar”	na postura de “sentado”, o animal bate na superfície da água com movimentos simultâneos das patas anteriores;	<i>idem</i> ;

RICHARD (1981a; 1986), o primeiro investigador a descrever a “natação a chapinhar” em *G. pyrenaicus*, observou também animais que chapinhavam “parados e com o probóscis encostado às paredes do aquário”.

Estes movimentos produzem ondas de baixa frequência na superfície da água, elas mesmas geradoras de ondas reflectidas. Estes estímulos recebidos pelas vibrissas e pelos órgãos de Eimer, ambos mecanoreceptores, permitiriam detectar à distância os elementos do meio e fornecer orientação. Assim sendo, supõe-se que este padrão funcione num contexto de exploração táctil à distância, semelhante à descrita ecolocação de numerosas espécies de mamíferos. Noutros mamíferos insectívoros, essa ecolocação é obtida com base na emissão de ultra-sons (BUCHLER, 1976; GOULD, 1965; GOULD et al, 1964). No caso dos Desmaninae, tratar-se-ia de um mecanismo táctil e não acústico.

VOGEL (1983) refere que *Micropotamogale lamottei* toma uma postura particular antes de se meter na água, com a cabeça estendida horizontalmente e todas as suas vibrissas inferiores tocando a superfície da água. Esta descrição sugere algo de muito semelhante ao que se observou em *G. pyrenaicus* e *D. moschata*, aqui denominado “toque na superfície da água”, levando a supor que este padrão pode estar associado à condição de “semi-aquático”, excedendo a sub-família Desmaninae. Esta hipótese ganha maior consistência quando, em *Mustela vison*, a postura acima descrita (cabeça esticada e vibrissas tocando a superfície da água) constitui a primeira de uma sequência de acções descritas em contexto predatório (DUNSTONE, 1993). O papel das vibrissas é também essencial na orientação esquerda/direita da cabeça e na manutenção do nariz acima do plano da água durante movimentos de natação à superfície do roedor semi-aquático *Sigmodon fulviventer* (AHL, 1982).

2. Categorias de padrões de comportamento observados apenas em *Desmana moschata*

Vocalizações e interacções sociais, presentes apenas nos registos de *D. moschata*, são apresentados nas Tabelas 10 a 12.

2.1. Emissões sonoras

“Rufares” (rattles) foram registados durante interacções sociais - *Natasha* emitia-os quando *Tarzan* foi introduzido no seu cativeiro (vivário de Khopior); *Ivan* produzia-os repetidamente junto da rede que o isolava de *Tarzan* e *Tarzan* respondia-lhe do outro lado (vivário de Khopior); *Giorgy* emitiu esta vocalização na vizinhança do cativeiro de *Tarzan* (Tchernagalovka1).

Alguns dos registos foram analisados (n = 20 “bursts”):

- o número médio de pulsos por “bursts” é de 7,3 (STD = 2,5; MAX = 11; min. = 4);

- o intervalo médio entre “bursts” é de 515 mseg.;

- um pulso típico apresenta uma banda de energia entre 560 e 2800 Hz, com uma frequência fundamental próxima dos 1500 Hz;

- um pulso típico dura cerca de 15 mseg., com intervalos entre pulsos de cerca de 40 mseg.;

Apresenta-se, na Fig. 1, a título de exemplo, os espectrogramas de uma sequência de dois “bursts”.

“Guinchos” (squeak) foram emitidos por *Shustraya* quando esta se encontrava fechada dentro de uma nassa de rede metálica, provavelmente assustada. Deste modo, este som pode constituir uma forma de “grito de alarme” ou, pelo menos, uma expressão de medo ou excitação.

Os registos analisados mostram que a frequência fundamental típica é de cerca de 1700 Hz e a sua duração de 115 mseg..

Três tipos fundamentais de emissões sonoras foram descritas por EISENBERG & GOULD (1969 cit. GOULD, 1969) como sendo produzidas pelos Insectívora: (1) as associadas com a exalação e a inalação; (2) as de baixa frequência, em unidades simples ou frases repetitivas, derivadas

do estalamento da língua; (3) as de alta intensidade, provavelmente com origem na laringe. Se não restam dúvidas ao classificar os “guinchos” na última destas categorias, já é mais duvidoso enquadrar os “rufares”: estes parecem ser o resultado de exalação durante um processo em que vibram diversas estruturas da boca (e.g o lábio inferior e o probóscis); não é possível ver se a língua intervém neste processo.

Foi registado um outro tipo de emissão sonora, provavelmente não-vocal, aparentemente indicativa de excitação: *Shustraya* produzia-o em face da apresentação de um tipo de alimento favorito (gastrópodes). Este som é constituído por uma série não estruturada de estalidos. Possivelmente este corresponde ao tipo (2) definido acima.

Tabela 14 - Descrição dos padrões de vocalizações observados em *Desmana moschata*

Padrões de comportamento

Desmana moschata

EMISSÕES SONORAS

“rufar” (rattle)	séries de pulsos emitidos em “bursts” (até 11 pulsos cada); estes “bursts são emitidos isoladamente ou em sucessão;
“guincho” (squeak)	“bursts” muito agudos de estalidos produzidos a uma taxa de repetição maior que 500 pulsos por seg.undo, formando duas ou três bandas harmónicas; existem apenas três registos deste tipo de som;

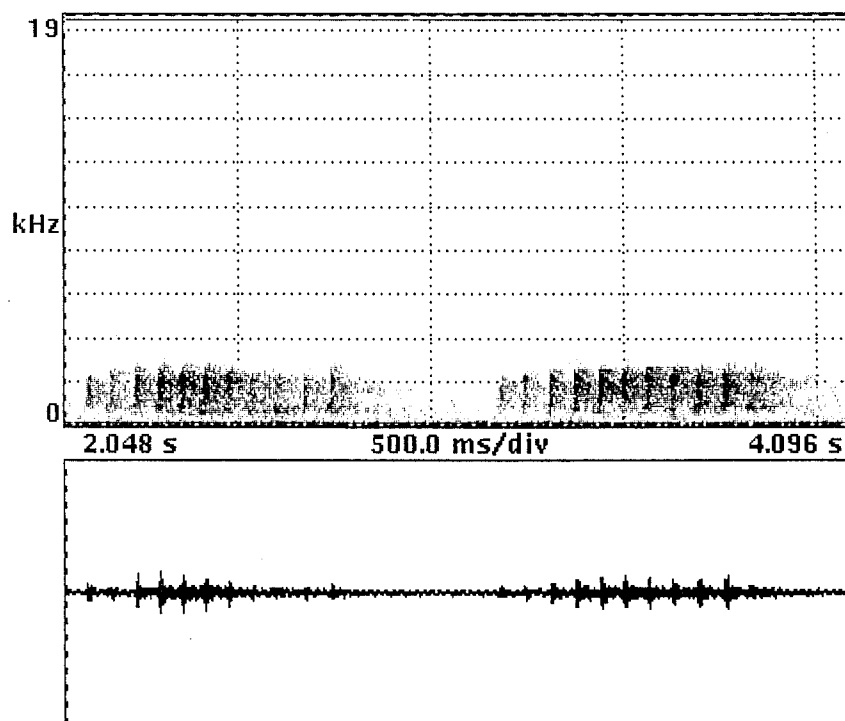


Figura 1 - *Desmana moschata*, sonograma dos “rufares”: sequência de dois “bursts”

2.2. Interações sociais na água

No vivário de Khopior, os registos das interações entre *Natasha* e *Tarzan* forneceram algumas informações novas sobre o comportamento social desta espécie. Estes dois animais mostraram diferenças de comportamento tanto quando eram “residentes” como quando eram “intrusos”. Os animais desempenharam comportamentos agonísticos e de evitamento.

No cativeiro de *Natasha*, esta era agressiva e nunca deixava que *Tarzan* descansasse perto da entrada do seu abrigo, saindo de lá para o perseguir. Durante as interações, a fêmea também produzia vocalizações, acima denominadas “rufares”. No cativeiro de *Tarzan*, este nunca tentou aproximar-se de *Natasha*, nem produziu vocalizações. Ao contrário, em duas ocasiões, a fêmea mesmo sendo “intrusa” conseguiu entrar no abrigo de *Tarzan*.

A “natação lateral”, padrão que pode ser interpretado como uma exibição, foi desempenhado por *Tarzan* no cativeiro de *Natasha*; foi ainda observado num contexto de interação à distância entre *Tarzan* e *Ivan*, acomodados em cativeiros contíguos.

Estas observações, tendo decorrido no Verão (Agosto), não reflectem possivelmente uma situação de actividade sexual. A bibliografia (KHAKHIN & IVANOV, 1990) sugere que estes animais são solitários fora dos períodos de reprodução. Existem dois picos reprodutores que correspondem à Primavera e ao Outono, ainda que na Natureza se possam encontrar fêmeas grávidas durante todo o ano. As fêmeas são muito agressivas e defendem territórios.

2.3. Interações sociais fora de água

Em Tchernagalovka1, *Natasha* e *Tarzan* foram acomodados em dois cativeiros contíguos, separados por uma rede metálica simples, como já foi descrito na metodologia. Nas amostragens focais noturnas, os animais passavam a maior parte do tempo explorando a rede, realizando “toques” ou cuidados com a pelagem próximo desta. Frequentemente, os animais repousavam ou cuidavam da pelagem com a tromba metida para o outro lado da rede.

Dos 7 min. 34 seg. nos quais foi possível obter também uma amostragem de *scan* (os animais eram observados muito próximos, afastados menos do que 10 cm, frequentemente ambos em contacto com a rede que separava os dois cativeiros), em 63% do tempo foram observados executando simultaneamente a mesma categoria de padrão de comportamento (“toques”, cuidados com a pelagem, movimentos fora de água ou repouso). Os padrões de “cuidados com a pelagem” eram desempenhados de forma sincronizada: (1) os animais começavam ao mesmo tempo ou com um atraso de menos de 2 seg. (14/19 sequências); (2) na maior parte dos casos (8/14 sequências), os animais assumiam uma postura “frente a frente” que podia ser simétrica - como num espelho - ou inversamente simétrica (Fig. 2 e Fig.3); de todos os “coçar o corpo-2”, 82% foram realizados no ventre.

De acordo com o conhecimento científico existente sobre o universo sensorial dos Desmaninae, supõe-se que estando os animais “frente a frente”, um de cada lado da rede a uma distância inferior a 10 cm, (por vezes) em contacto com a rede, os animais poderiam percepção o seu conspecifico usando vibrações de natureza táctil e acústica. Era provavelmente deste modo que realizavam, em simultâneo ou em sincronia, os mesmos padrões de comportamento. Os odores deveriam ser também sinais importantes. As secreções das glândulas cutâneas, em especial o almiscar, eram espalhados pela actividade de coçar na região mais exposta (o ventre). Os actos de “coçar”, em posição simétrica ou inversamente simétrica, podem ser interpretados como uma “exibição de odores” com significado comunicativo.

Ao contrário do que foi ensaiado em Khopior, os animais de Tchernagalovka1 estavam alojados em cativeiros contíguos e interagem espontaneamente sem intervenção do observador. Sequências de “toques” (com toques mútuos do probóscis) e sincronização nos cuidados com a pelagem podem representar uma forma preliminar de contacto sexual. Em alternativa, deve considerar-se a hipótese de se tratar de uma interação agonística pouco intensa. Repare-se que o

probóscis, que constitui um órgão muito sensível e importante para a percepção do meio, nunca for mordido ou arranhado durante estes encontros. RICHARD (1981a) refere que dois exemplares de *G. pyrenaicus* acidentalmente apanhados juntos numa nassa haviam lutado, tendo um deles sofrido uma grave lesão no probóscis, da qual veio a perecer. A literatura clássica russa (cit. KHAKHIN & IVANOV, 1990) menciona confrontos entre machos de *D. moschata*, no qual resultam ferimentos, não no probóscis, mas no corpo (principalmente no ventre) e na cauda. Todavia, uma diferente interpretação dos dados referentes às cicatrizes encontradas nos animais capturados sugere que estas derivam de disputas com *Ondatra zibethicus*. Estas duas espécies habitam tocas contíguas nas margens dos lagos e podem aproveitar abrigos escavados por animais que os precederam.

Tabela 15 - Descrição dos padrões de interações sociais na água observados em *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Desmana moschata</i>
SOCIAIS NA ÁGUA	
“aproximação” (approaching)	o animal nada na direcção do seu conspecífico;
“toque” (touching)	o animal toca o outro com o probóscis em diferentes partes do corpo - e.g. na tromba, no flanco e na traseira;
“perseguição” (chasing)	o animal segue o conspecífico numa natação rápida a meia-água ou no fundo;
“fuga” (escaping)	como resposta ao “toque” ou à “perseguição”, o receptor nada rapidamente afastando-se do oponente;
“natação lateral” (lateral swimming)	natação à superfície numa postura lateral; as patas de um dos lados ficam fora de água e chapinham enquanto as patas do lado contrário estão dentro de água e propulsionam um movimento circular; o animal expõe o ventre ao conspecífico;

Tabela 16 - Descrição dos padrões de interações sociais fora de água observados em *Desmana moschata*

Padrões de comportamento	<i>Desmana moschata</i>
SOCIAIS FORA DE ÁGUA	
“toque” (touching)	o animal põe a tromba e ou as patas anteriores na rede e toca (ou tenta tocar) o seu conspecífico na cabeça ou no corpo; “toque mútuo com as trombas” é frequente;

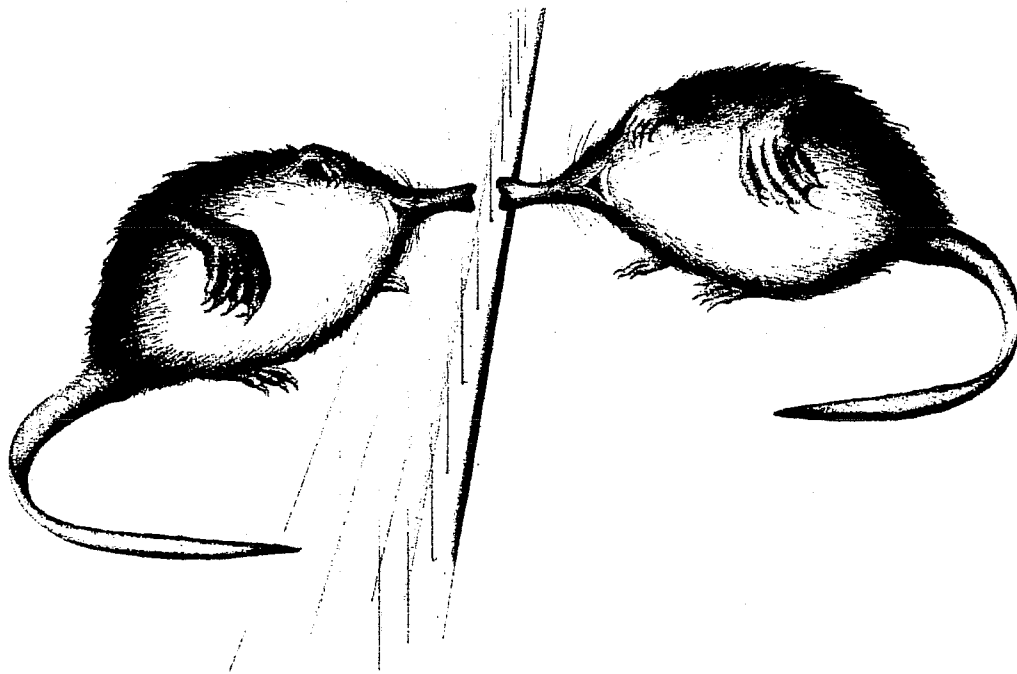


Figura 2 - *Desmana moschata* - "coçar o ventre" sincronizado numa postura simétrica

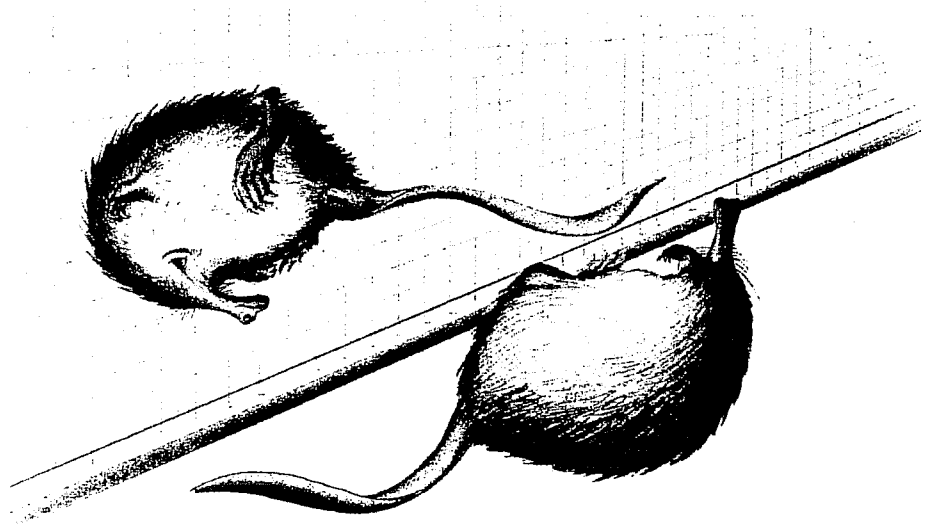


Figura 3 - *Desmana moschata* - "coçar o ventre" sincronizado numa postura inversamente simétrica

CONSIDERAÇÕES FINAIS

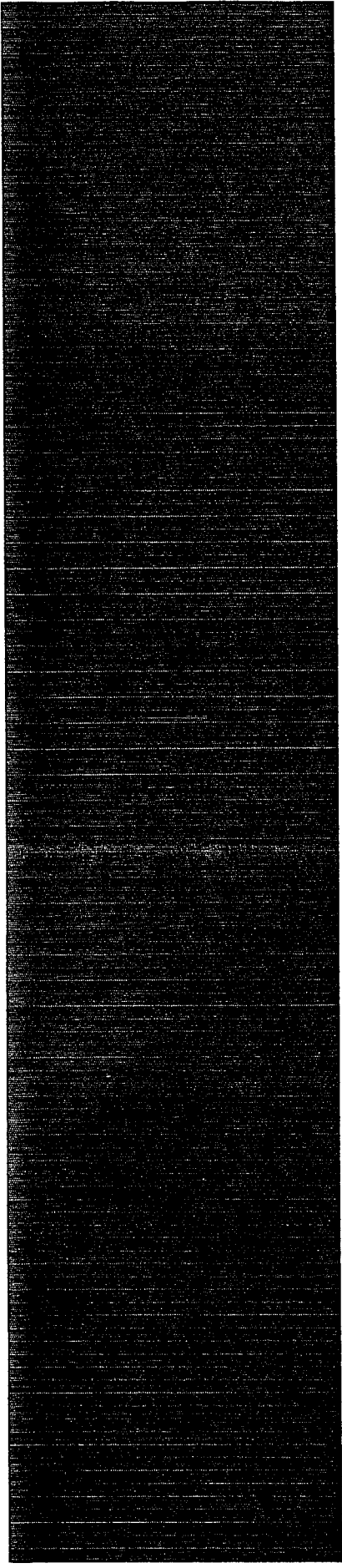
A maior parte dos padrões de comportamento que foram descritos por QUEIROZ & ALMADA (1993) para *G. pyrenaicus* puderam também ser observados em *D. moschata*. Alguns novos padrões foram encontrados no estudo de *D. moschata*, nomeadamente “coçar o ventre com a pata dianteira e a boca”, “manipulação de presas” usada para extrair a parte muscular dos gastrópodes da sua concha e “vocalizações”. Por outro lado, alguns padrões registados com *G. pyrenaicus* não o foram com *D. moschata*. Mesmo assim, não é possível concluir sobre a riqueza comportamental relativa destas duas espécies, pois o reportório registado reflete mais as oportunidades comportamentais permitidas pelas diferentes situações de cativeiro, do que diferenças nas suas capacidades específicas. Esta contribuição para etogramas estandardizados é, obviamente, muito incompleta.

O pequeno número de animais observado, oportunidades restritas para contextos comportamentais e diferenças nas situações de cativeiro em que se efectuaram os registos constituem limitações deste estudo. Apesar disso, este trabalho enfatiza o uso potencial das condições de cativeiro no estudo do comportamento de espécies tão inconspícuas na Natureza, e da utilização dos filmes de vídeo no estudo de animais tão activos como os Desmaninae.

Ainda que os padrões de comportamento tenham sido descritos a partir de registos de diferentes animais e em diferentes condições de cativeiro, estes mostram uma grande uniformidade, pelo menos na sua configuração qualitativa.

Tendo em atenção os limites do uso de estudos de cativeiro, um grande cuidado deve ser posto na interpretação de certos episódios comportamentais e na sua extrapolação para condições naturais (e.g. interacções sociais).

Posturas e movimentos básicos, em particular os que possuem uma configuração mais estereotipada (e.g. cuidados com a pelagem), ficaram documentados satisfatoriamente. No que diz respeito aos comportamentos sociais, só com um grande esforço de observação em condições “naturalistas”, será possível compreender um pouco mais da etologia das duas espécies.



**III - ANÁLISE FINA DE
PADRÕES DE LOCOMOÇÃO NA ÁGUA**

MATERIAL E MÉTODOS

Os dados relativos aos exemplares e aos cativeiros foram já descritos no capítulo anterior. Algumas sequências filmadas de “natação a flutuar”, “mergulhos superficiais”, “submersão”, “natação no fundo” e “ascensão” foram analisadas com mais detalhe. Realizaram-se observações repetidas das sequências em velocidade lenta (a 25 imagens/seg), com contagem de tempo (com a resolução mínima de 1 imagem = 0,04 seg).

No sentido de objectivar algumas destas observações, foram ainda captadas imagens para um computador, usando um sistema de placa de vídeo e *software* adequado. Algumas dessas imagens foram integradas como ilustrações neste trabalho.

1. Análise de movimentos de natação

Para a análise cinemática utilizaram-se apenas registos de *Maria* (*G. pyrenaicus*) e *Natasha* (*D. moschata*), por serem aqueles que tecnicamente apresentavam melhor qualidade de imagem. Atenderam-se aos movimentos realizados pelas patas anteriores e posteriores, pela cauda, e à posição e movimentação do corpo.

Para análise temporal da “natação a flutuar” e da “natação no fundo”, considerou-se o ciclo de movimento das patas (“swimming stroke cycle”) dividido em duas fases:

- fase de propulsão (“power phase”): tem início na posição de máxima extensão anterior da pata traseira, antes de esta se deslocar sob o ventre para a posição posterior; termina quando a pata traseira está na sua máxima extensão posterior, imediatamente antes de se mover para a frente;

- fase de recuperação (“recovery phase”): tem início na posição de máxima extensão posterior da pata traseira, antes de esta se deslocar sob o ventre para a posição anterior; termina quando a pata traseira está na sua máxima extensão anterior.

A posição do corpo dos animais observados em posturas ou movimentos à superfície foi classificada com base na escala estabelecida por DAGG & WINDSOR (1972). Esta inclui 4 diferentes níveis de flutuabilidade, avaliados pela posição do corpo em relação ao plano de água: (1) posição horizontal com traseira acima da água; (2) posição horizontal com traseira submersa, o que implica a cabeça inclinada para trás; (3) corpo fazendo um ângulo de 25° com a superfície da água; (4) corpo fazendo um ângulo de 45° com a superfície da água.

Nos movimentos próximos do substrato, foi estimado o ângulo definido entre o plano horizontal e o plano médio do corpo (que se prolonga pela parte anterior da cabeça e pelo probóscis).

2. Análise de sequências de mergulhos

Os mergulhos ocorrem em sequências, nas quais alternam actividades desempenhadas à superfície da água com períodos de imersão. Aos períodos à superfície, nos quais os animais flutuam, nadam, manipulam e ingerem presas, coçam-se brevemente ou fazem toques na superfície com a tromba (nunca saindo da água), denominam-se intermergulhos. Um intermergulho mede o período de tempo entre dois mergulhos consecutivos dentro de uma sequência.

As durações dos mergulhos de *G. pyrenaicus* e *D. moschata* puderam ser comparadas dada a relativa homogeneidade da profundidade dos cativeiros onde as diferentes experiências foram realizadas (c. 30 cm).

Apesar das limitações de observação e registo inerentes a algumas das condições de cativeiro, foi possível distinguir mergulhos com sucesso na actividade de predação: quando no intermergulho

consequente os animais manipulavam, mastigavam e ingeriam a presa. Nos intermergulhos em que não foram observados estes comportamentos supõe-se não ter sido obtido sucesso de predação no mergulho anterior.

3. Análise estatística

As durações dos ciclos de movimento das patas posteriores (incluindo as fases de propulsão e recuperação), de mergulho (incluindo os padrões “submersão” e “ascensão”) e de intermergulho foram sujeitas a uma análise estatística descritiva em que se calcularam a média, o desvio padrão, o mínimo e o máximo observados. Diferenças entre as durações dos mergulhos, intermergulhos, “submersões” e “ascensões” foram testadas usando um teste U de Mann-Whitney (para duas amostras independentes).

A distribuição dos dados observados para os tempos de mergulho foi comparada com a distribuição teórica normal através de um teste de Kolmogorov-Smirnov.

Foi ainda investigada a existência de correlações entre as durações dos mergulhos e das “submersões”, entre a duração dos mergulhos e das “ascensões” e entre a duração das “submersões” e das “ascensões”, utilizando um coeficiente de correlação de Spearman r_s .

Para averiguar sobre a existência de diferenças significativas entre as actividades (comportamentos) realizados durante os intermergulhos, foi aplicada a simulação ACTUS a uma tabela (2 espécies x 8 actividades). Esta baseia-se na prova χ^2 e faz uma simulação da distribuição dos valores para 1000 amostras, permitindo evidenciar o significado das diferenças entre o simulado e o observado encontradas actividade a actividade, e espécie a espécie.

Foi ainda estudada a existência de uma correlação entre a duração dos mergulhos e dos intermergulhos presentes numa mesma sequência. Calculou-se o coeficiente de correlação de Spearman entre os tempos de mergulho e do intermergulho precedente, e entre os tempos de mergulho e do intermergulho consequente. Usou-se um coeficiente de determinação, $(r_s)^2$, para comparação dos valores das correlações.

Todos os cálculos necessários à aplicação das estatísticas acima descritas foram efectuados utilizando os programas Statistica 4.5 for Windows © STATSOFT, Inc 1993 e Actus 2 © ESTABROOK & ESTABROOK, 1988.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. Análise de movimentos de natação

1.1. Movimentos das patas anteriores e posteriores

O tipo de propulsão dos movimentos mais frequentemente observado no decorrer deste estudo, registado em “natação a flutuar” (Fig.1) e “natação no fundo” (Fig.2 e 3), é descrito pelos autores de língua inglesa (e.g. FISH, 1992) sob a designação “bipedal paddling” ou “alternated hindpaws paddling” - batimentos (ou “remadas”) alternados das patas posteriores. Durante estes movimentos, as patas anteriores mantêm-se sob o corpo numa posição fixa ou, quando o animal prospecta o fundo na busca de alimento, actuam revolvendo o areão, aparentemente sem nenhuma função de orientação ou propulsão. O mesmo parece acontecer nos movimentos “a chapinhar”. A intervenção destes membros, com a produção de forte turbulência na superfície da água e algum ruído, tem sido relacionada com a ecolocalização de elementos do meio ou a comunicação intraespecífica.

A excepção ao padrão mais geral ocorre durante os movimentos de descida para mergulho, quando os animais usam também as patas anteriores como propulsores (Fig. 4, por exemplo em *D. moschata*). Nestas circunstâncias, os animais precisam de maior impulsão para vencer o interface ar-água, e passar exclusivamente para um meio onde aumenta a viscosidade e a resistência ao movimento.

O tipo de padrão locomotor “bipedal paddling” é considerado por FISH (1992) como derivado do “quadrupedal paddling”, característico de todos os animais terrestres ou pouco especializados no modo de vida aquático.

Os movimentos alternados dos membros são também bastante mais comuns nos mamíferos semi-aquáticos do que os movimentos simultâneos. Os Desmaninae fazem movimentos simultâneos das patas posteriores no início dos movimentos à superfície ou durante os movimentos de descida para mergulho. MORDVINOV (1976) refere-se ao facto de este padrão ser em si mesmo mais eficiente, uma vez que não existe consumo suplementar de energia na compensação do movimento de oscilação lateral do corpo resultante das “remadas”. Se parece intuitivo considerar que a movimentação alternada no meio aquático é derivada do padrão terrestre “marcha”, o mesmo paralelo se poderá estabelecer entre o “salto” e a propulsão da natação com movimentos simultâneos das patas posteriores.

Encontraram-se ainda diferenças na postura dos membros posteriores durante as fases de propulsão e recuperação. Na fase de propulsão, a pata posterior encontra-se totalmente distendida (dedos esticados e afastados aumentando a superfície coberta pela membrana natatória), movendo-se (no plano vertical) numa posição que maximiza o atrito com a água (Fig. 5). A fiada de pêlos rígidos na margem da pata destaca-se passivamente do seu contorno, aumentando a superfície. Durante a fase de recuperação, a pata posterior encolhe-se e roda sobre a articulação tíbio-társica, regressando à posição inicial da propulsão minimizando a resistência (numa posição oblíqua, com a face palmar virada para cima). Esta descrição já foi referida por RICHARD & SCHROFFER (1989) para *G. pyrenaicus* e está muito próxima da realizada para *Ondatra zibethicus* (FISH, 1984) e para *Castor fiber* (MORDVINOV, 1976).

MORDVINOV (1976) refere-se ao estudo comparado da superfície das patas posteriores de diversos pequenos mamíferos. *D. moschata* apresenta um “índice de área de remo” (relação entre a área funcional da pata posterior e a área da maior secção transversal do corpo, em percentagem) próximo dos 22%, obtendo-se o valor de 8,1% para o musaranho-de-dentes-vermelhos, *Sorex araneus*, 18,25% para *Ondatra zibethicus* e 6,9% para *Microtus arvalis* (segundo dados de GUDKOV-AKSIONOV, 1951 cit. MORDVINOV, 1976). Estes resultados mostram valores muito



Figura 1 - *Gallemys pyrenaicus* - “natação a flutuar”

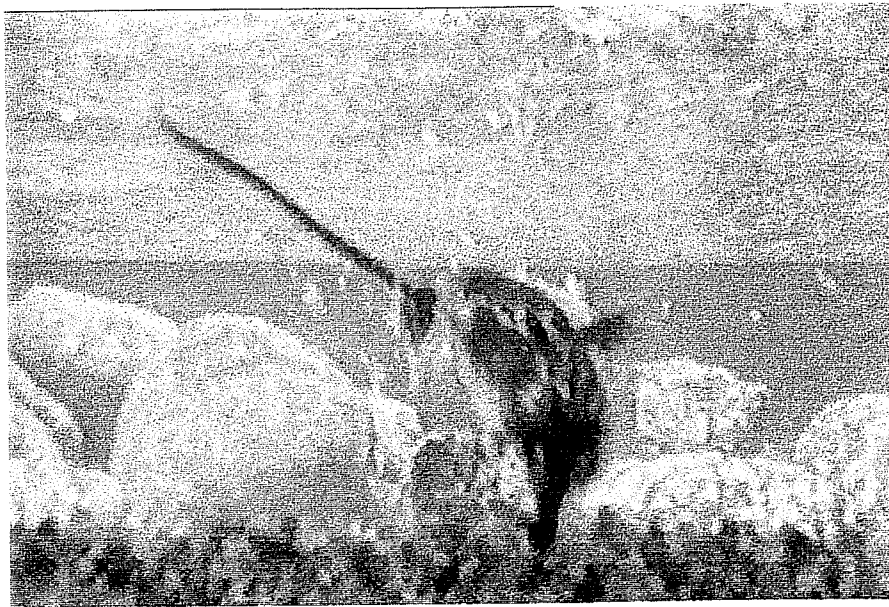
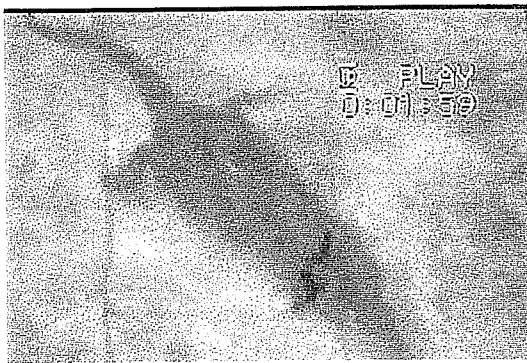
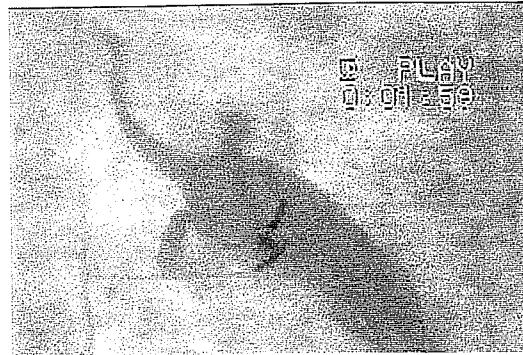


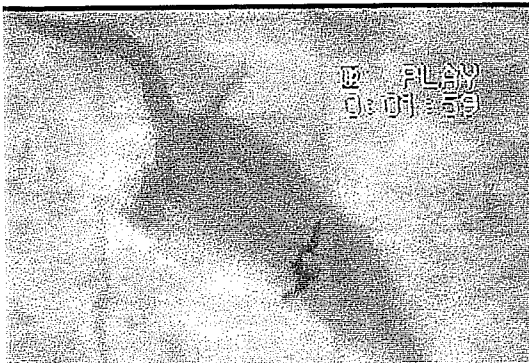
Figura 2 - *Gallemys pyrenaicus* - “natação no fundo”



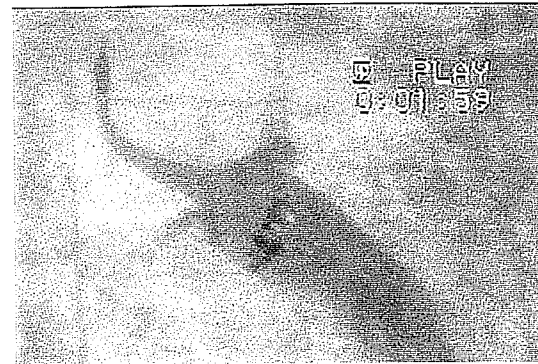
1



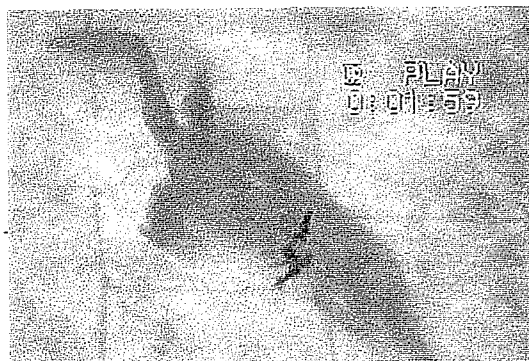
5



2



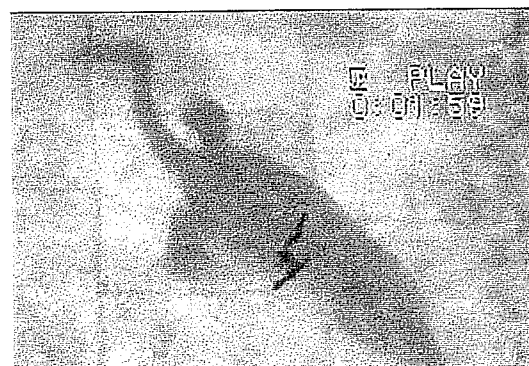
6



3



7



4

Figura 3 - *Desmana moschata* - “natação no fundo” (0.04 seg. entre cada uma das imagens)

mais elevados para as espécies semi-aquáticas. Os “índices da área de remo” foram posteriormente criticados por o seu valor ser afectado pelo estado de nutrição (sujeito a variações sazonais), e depender do sexo e da idade dos animais.

Recorde-se que os Desmaninae apresentam as patas posteriores profundamente adaptadas à natação: são compridas e largas, providas de membrana interdigital e apresentam uma fiada de pêlos rígidos na margem externa, que aumenta ainda a superfície palmar de formato triangular. Este formato parece ser aquele que, para apêndices propulsores da mesma área, cria menor resistência ao avanço do corpo ao qual está agarrado (BLAKE, 1980).

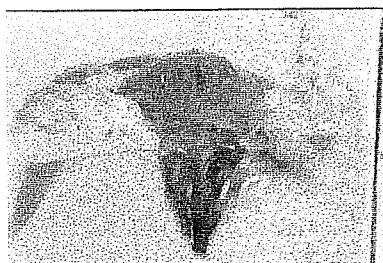
Ao contrário, as patas anteriores são pequenas e estreitas mas possuem também fiadas de pêlos rígidos nas duas margens. Esta característica morfológica, que nestes apêndices locomotores parece na actualidade menos ligada à propulsão, pode ter sido seleccionada ao longo do processo evolutivo numa fase em que o padrão “quadrúpede” dominava a locomoção no meio aquático. Saliente-se que SCHROPFER (1989) lhe atribui outra função: a de amortecedor da turbulência da água em torno do animal, provocada pelos movimentos. FISH (1984) refere os importantes gastos energéticos da natação à superfície originados pelo desgaste suplementar dos animais para vencer as ondas por eles mesmos produzidas.

A análise temporal de uma amostragem de ciclos do movimento (Tab. 1) permitiu evidenciar a existência de diferenças nos valores médios da sua duração para as duas espécies e para os dois padrões de locomoção. O gráfico da Fig. 5 mostra que:

- os movimentos de *D. moschata* são mais lentos do que os registados para os mesmos padrões em *G. pyrenaicus*;
- os movimentos das patas posteriores em “natação a flutuar” são mais longos do que os em “natação no fundo”;
- a fase de propulsão é ligeiramente mais longa do que a de recuperação nos movimentos à superfície, e mais curta nos movimentos no fundo.

Se os animais mantêm um ritmo constante de movimentos com a duração acima referida, é possível calcular a frequência média dos ciclos de movimentos (em Hz), para cada um dos padrões e para cada uma das espécies (Tab. 1). Todavia, observa-se que na “natação a flutuar” os animais desempenham frequentemente um irregular ritmo de “remadas”: por vezes, deslizam à superfície após um ciclo de movimento. Se no fundo, o animal não pode deixar de movimentar as patas traseiras ou ascende na coluna de água (salvo se encontrar um local onde possa “ancorar-se”). Limitações impostas pelos tipos de cativeiros utilizados impedem a realização de cálculos sobre a velocidade do movimento.

Dados de outros autores sobre a frequência do movimento à superfície de outras espécies semi-aquáticas (em Hz e referidos a uma velocidade de movimento calculada) indicam valores de 1.1 para *Chironectes minimus* (a uma velocidade < 0.28 m/s) (FISH, 1993), 1.5 para *Castor fiber* (a 0.40 m/s), 1.8 para *Ondatra zibethicus* (a 0.42 m/s), 1.9 para *Myocastor coypus* (a 0.41 m/s) e 3.0 para *Mustela lutreola* (a 0.44 m/s) (MORDVINOV, 1976). Para determinar a frequência dos movimentos à superfície em *Mustela vison*, WILLIAMS (1983) testou animais de diferente dimensão corporal tendo obtido valores significativamente diversos: 2.6 para o animal de maior dimensão (1570 g) e 3.8 para o animal mais pequeno (1027 g). Este autor verificou ainda que a frequência das “remadas” era constante em qualquer das velocidades testadas (0.25 - 0.9 m/s).



1



4



2



5



3

Figura 4 - *Desmana moschata*: movimentos alternados das patas anteriores durante a “submersão” (0.08 seg entre cada uma das imagens)



Figura 5 - *Desmana moschata* - pata posterior em “natação no fundo”

Tabela 1 - Análise temporal dos ciclos de movimento das patas posteriores durante os movimentos de “natação a flutuar” e “natação no fundo”

		DURAÇÃO		FREQUÊNCIA
		(seg) MÉDIA	D.PADRÃO	(Hz) MÉDIA
NAT FLUT - <i>G. pyrenaicus</i>	(n=9) total	.28	.03	3.57
	propulsão	.15	.02	
	recuperação	.13	.02	
NAT FLUT - <i>D. moschata</i>	(n=20) total	.40	.03	2.50
	propulsão	.21	.02	
	recuperação	.20	.02	
NAT FUND - <i>G. pyrenaicus</i>	(n=20) total	.21	.05	4.76
	propulsão	.10	.02	
	recuperação	.11	.02	
NAT FUND - <i>D. moschata</i>	(n=20) total	.35	.04	2.85
	propulsão	.17	.02	
	recuperação	.17	.03	

Comparativamente, os Desmaninae apresentam valores mais elevados das frequências à superfície, e ainda maiores quando em natação no fundo. Estes resultados devem ser interpretados atendendo às dimensões dos animais (*D. moschata*, *Natasha*=470 g; *G. pyrenaicus*, *Maria*=56 g) e ao facto de existirem diferenças metabólicas entre insectívoros, roedores e carnívoros. Não surpreende o facto de a frequência de “remadas” ser mais alta quando os animais se encontram no fundo. Aí estão sujeitos à força da impulsão e/ou corrente, tendo que contrariá-las.

Parece ainda interessante salientar as diferenças de duração encontradas nas fases de propulsão e recuperação nos dois padrões de locomoção. A análise dos movimentos de natação à superfície de *Didelphis virginiana* e *Chironectes minimus* (FISH, 1993) mostra que as fases de recuperação dos movimentos das patas posteriores nas duas espécies são, respectivamente, 2.3 e 1.8 vezes mais lentas que as fases de propulsão. FISH (1984) refere-se às durações das fases propulsão e de repulsão na sua análise sobre o movimento de natação de *Ondatra zibethicus*. De acordo com este autor, uma propulsão mais curta e uma recuperação mais lenta corresponderiam ao comportamento que maximizaria a eficiência propulsiva - por geração de uma grande força propulsiva e redução das forças de atrito.

Nos Desmaninae, fases de propulsão mais curtas que fases de recuperação são encontradas para os movimentos no fundo. À superfície, a assimetria na duração das fases tem sentido contrário. Os dados obtidos neste trabalho podem justificar-se por uma razão hidrodinâmica: nas condições experimentais utilizadas (sem corrente), a resistência da água é maior em profundidade, onde os animais necessitam contrariar a força de impulsão.

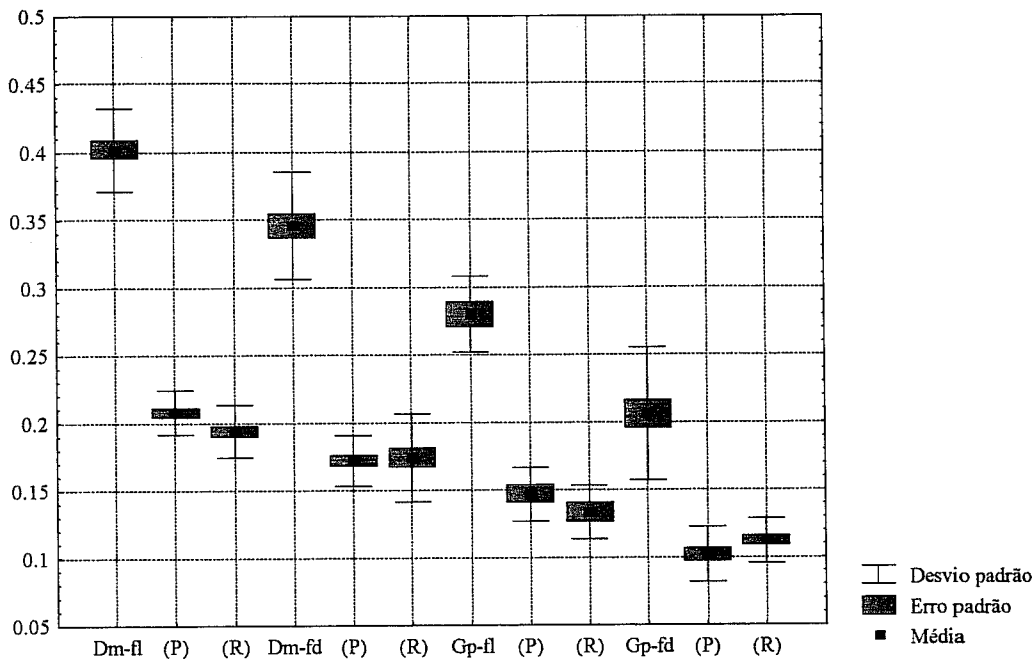


Figura 6 - Duração média do ciclo de movimentos das patas posteriores (seg), da fase de propulsão (P) e da fase de recuperação (R) durante os movimentos de natação a flutuar (fl) e no fundo (fd), em *G. pyrenaicus* e *D. moschata*

1.2. Movimentos da cauda

Na “natação a flutuar”, a cauda segue em linha recta o movimento do corpo e não desempenha qualquer papel propulsivo (Fig. 1). Pequenas oscilações observadas em movimentos mais rápidos de *D. moschata* parecem ter origem no balanço do corpo provocado pelos batimentos das patas posteriores. A cauda deve funcionar como amortecedor dessas oscilações laterais e ter funções de equilíbrio.

Na “natação no fundo” observam-se diferenças na movimentação da cauda (Fig. 2 e 3). Enquanto que em *G. pyrenaicus* esta segue ainda o movimento do corpo amortecendo viragens e variações de velocidade, em *D. moschata* a cauda oscila lateralmente com movimentos próprios, propulsionando o movimento. A distinta morfologia da cauda em *G. pyrenaicus* e *D. moschata* indicia a sua diferente função nos movimentos de natação.

A Figura 3 permite compreender como se processa a movimentação da cauda, em *D. moschata* ao longo de uma sequência, e em relação ao ciclo de movimentos das patas posteriores. A análise temporal de três sequências revelaram que os ciclos de propulsão da cauda têm uma duração que varia entre 9 e 10 imagens (0,36 - 0,40 seg.), correspondendo a um ciclo completo de movimentos das patas posteriores.

1.3. Posição do corpo

Quando flutuam ou se movimentam no padrão “natação a flutuar”, tanto *G. pyrenaicus* como *D. moschata*, mantêm o corpo numa posição horizontal, com cerca de 1/3 emerso. A sua forma é aproximadamente esférica. O probóscis esticado, também fora de água, faz um ângulo de cerca 45 ° com a superfície (Fig. 1).

Nos mamíferos semi-aquáticos, o controlo da flutuabilidade está associado à quantidade de ar retido na pelagem. Como foi já referido, nos Desmaninae isto é assegurado por um revestimento

denso e hidrófugo, constituído por três tipos de pêlos com dimensões e estruturas diversas. Tendo em conta a escala estabelecida por DAGG & WINDSOR (1972), as duas espécies devem ser incluídas no grupo ao qual pertencem as espécies capazes de se manter em posição horizontal e com a traseira fora de água (tipo 1). É de realçar que algumas espécies terrestres, colocadas experimentalmente em ambientes aquáticos, conseguem manter essa postura durante os primeiros tempos de imersão mas acabam por adquirir uma posição quase vertical no decorrer da experiência. ARMSBY *et al* (1966) descrevem esse comportamento para *Talpa europaea*.

Quando nadam no fundo, ambas as espécies apresentam o corpo distendido, mas uma postura diversa em relação ao substrato. *G. pyrenaicus* assume uma posição oblíqua ou quase perpendicular (formando um ângulo entre 45° e 90° com o substrato) (ver Fig.7); *D. moschata* assume uma posição quase horizontal (formando um ângulo inferior a 45° com o substrato) (Fig. 2 e 3).

Para compreender o tipo de forças em jogo na dinâmica do movimento no fundo destes pequenos mamíferos semi-aquáticos, enumeram-se os diferentes tipos de vectores que a influenciam: os animais estão sujeitos a uma força vertical que os impulsiona para a superfície e a uma força horizontal que se lhes opõe e os arrasta no sentido da corrente. No meio natural, para *D. moschata*, a segunda destas forças é quase nula, e resulta apenas da resistência da água (esta espécie vive nas águas lentas ou mesmo paradas). Supondo que os movimentos no fundo de *G. pyrenaicus* se processariam contra-a-corrente (de acordo com as descrições realizadas por investigadores que procederam a estudos de terreno com armadilhagem - entre outros RICHARD (1973)), os animais exporiam o seu dorso à força da água.

O batimento alternado das patas posteriores exerce uma força oblíqua, decomponível em dois vectores ortogonais: (1) perpendicular ao fundo, que contraria a impulsão e assegura que o sujeito se mantenha próximo do substrato; (2) paralelo ao fundo, que propulsiona o movimento para a frente, vencendo a resistência oposta pela corrente. Deste modo, a posição do corpo em relação ao substrato (influenciando directamente a direcção da força exercida pelas patas) será tanto mais “paralela” ao fundo quando maior a velocidade de progressão. Um animal que pretenda fazer deslocamentos junto ao fundo, ou explorar extensivamente o substrato à procura de presas, deve assim proceder. Ao contrário, o que pretenda explorar intensivamente um ponto localizado, não se movimentando, deve anular a componente horizontal da força que o propulsiona. Para isso, coloca-se o mais “perpendicularmente” possível em relação ao substrato.

Esta explicação justifica as diferentes posturas assumidas pelos animais durante a fase experimental. *G. pyrenaicus* executava prospecções do substrato muito localizadas (alguns centímetros em torno do local de chegada ao fundo), frequentemente repetindo o local onde tinham obtido sucesso na predação. Com *D. moschata*, apenas *Shustraya* dispôs de gastrópodes no fundo do cativeiro, mas as más condições de iluminação e a turbidez da água não permitiram observá-la nas suas prospecções no fundo. *Natasha*, *Tarzan* e *Ivan* executavam mergulhos com deslocamentos, muitas vezes atravessando as piscinas na sua máxima extensão. A propulsão exercida pela cauda reforçava o movimento para a frente e conferia-lhe maior velocidade e estabilidade.

Estas observações permitem colocar como hipótese (para posterior confirmação) a existência de duas estratégias distintas de procura de presas, executadas em condições diversas de disponibilidade de presas e/ou diferentemente pelas duas espécies. É de salientar que o resultado do estudo do regime alimentar de *G. pyrenaicus* efectuado por BERTRAND (1993), sugerindo que a espécie seja um predador “especialista” para presas de maior biomassa (Tricópteros, neste caso), é compatível com uma estratégia de repetição/selecção de locais de procura.

1.4. Ondulações do tronco

Movimentos dorso-ventrais ondulatórios do tronco, observados apenas em *G. pyrenaicus*, no padrão denominado “mergulhos superficiais” (Fig.8), foram descritos como uma forma básica de propulsão no meio aquático (TARASOFF & WITT, 1972). Durante estes, as patas anteriores mantêm-se sob o corpo e as posteriores fazem movimentos alternados. A análise fina de três sequências revelou que os ciclos de ondulação do corpo têm uma duração que varia entre 8 e 10 imagens (0,32 - 0,40 seg). Esta variação está relacionada com a velocidade com que se dá o movimento e com a amplitude da ondulação.

A partir dos registos analisados, pode resumir-se as suas mais importantes características funcionais: (1) tem curta duração (2 ou 3 ciclos propulsivos); (2) confere maior velocidade do que o movimento à superfície propulsionado apenas pelas patas posteriores.

Este movimento é comum a outros mamíferos semi-aquáticos, tais como a lontra (*Lutra canadensis*, de acordo com FISH, 1994), cetáceos, pinípedes e sirenídeos, e considerado um modo mais evoluído na adaptação secundária dos mamíferos ao modo de vida aquático (FISH, 1992). O mesmo autor afirma que este constitui um modo mais eficiente de deslocação à superfície, que permite ultrapassar a limitação de velocidade da natação por “remadas”: ultrapassar a velocidade prevista de máxima resistência às ondas de superfície.

Poder-se-ia supor que a selecção deste padrão locomotor, conferindo maior velocidade e eficiência no movimento, teria evoluído como resposta a pressões de predação, a exigirem fugas mais rápidas. Todavia, essa explicação parece mais plausível se associada a submersões prolongadas. Outra hipótese explicativa relaciona-se com a sua necessidade acrescida de progredir contra-a-corrente nas águas rápidas que são características do seu habitat preferencial. *D. moschata*, por viver em ambientes lânticos, não sofreria pressões neste sentido. Mas de acordo com a bibliografia específica (e.g. RICHARD & VIALARD, 1968), *G. pyrenaicus* deslocar-se-ia à superfície a favor da corrente; os seus movimentos contra-a-corrente seriam sempre junto ao substrato (onde esta é mais fraca).

Durante os “mergulhos superficiais” foram detectadas, capturadas e ingeridas algumas larvas de mosca (que flutuavam). Considerando os movimentos que o probóscis desempenha nesta acção (muito semelhantes aos realizados quando explora o substrato) pode presumir-se a hipótese de este se incluir num contexto de exploração de presas à superfície. Resta averiguar em que medida podem estes animais explorar a importante massa de invertebrados que derivam à superfície da água. As experiências de RICHARD (1981b) sobre a ocupação do espaço a três dimensões indicam uma mais baixa frequência de localização para a superfície do que para o fundo, o que não contrariaria os resultados verificados neste trabalho.

Para justificar a hipótese de este padrão ser mais evoluído que “natação a flutuar”, convém atender ao facto de RUMKE (1985) sugerir, como habitat ancestral dos Desmaninae, não as águas rápidas mas os troços lentos dos rios, lagôs e zonas encharcadas.



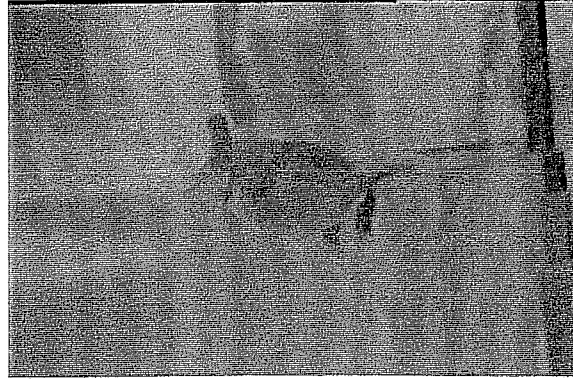
1



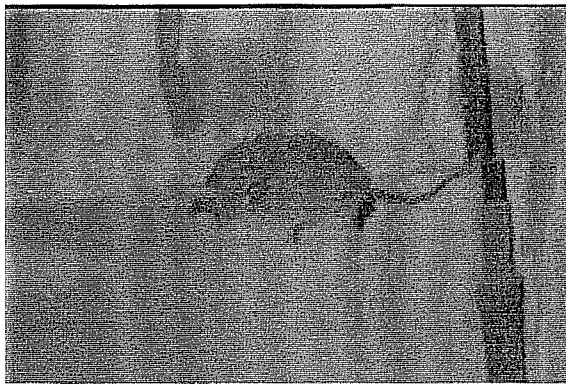
5



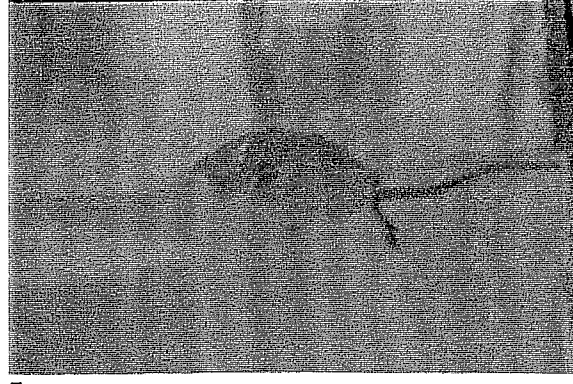
2



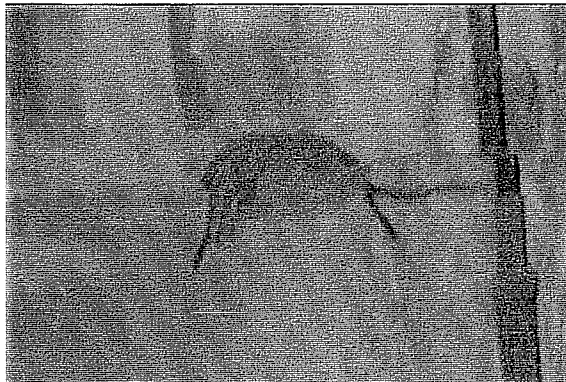
6



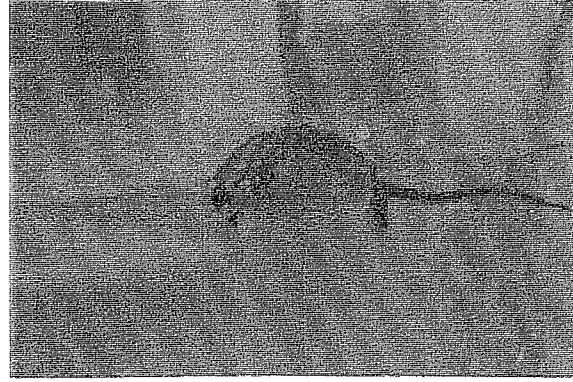
3



7



4



8

Figura 8 - *Galemys pyrenaicus* - “mergulhos superficiais” (0.08 seg entre cada uma das imagens)

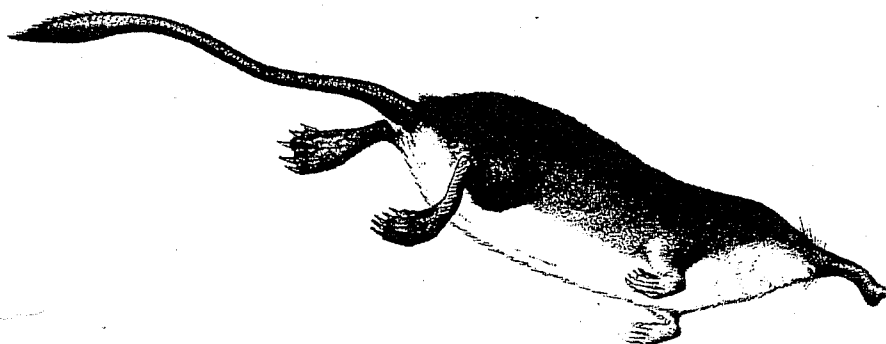


Figura 7 - *Galemys pyrenaicus* - posição oblíqua do corpo em relação ao substrato durante a “natação no fundo”

2. Sequências de mergulhos

2.1. Mergulhos

2.1.1. Atividades durante os mergulhos

Tal como foi descrito no capítulo anterior, cada mergulho é constituído por três fases distintas: “submersão”, “natação no fundo” (e, por vezes, “prender-se ao fundo”) e “ascensão”. Quando no fundo, os animais realizam “procura de alimento”, “captura da presa” e “manipulação da presa”.

2.1.2. Duração dos mergulhos

Conforme consta da Tabela 2, o resultado da estatística descritiva aplicada às durações dos tempos de mergulho de *G. pyrenaicus* e *D. moschata* evidencia uma grande semelhança nos valores das médias. A aplicação de um teste de Mann-Whitney não permitiu concluir existirem diferenças significativas entre as amostras das duas espécies ($U=5510$, $p>0,05$).

Tabela 2 - Duração de mergulhos (seg) em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

	<i>Galemys pyrenaicus</i>			<i>Desmana moschata</i>		
	total n=112	“submersão” n=20	“ascensão” n=20	total n=99	“submersão” n=20	“ascensão” n=20
Média	7.48	0.90	0.62	7.83	1.51	1.09
Desvio padrão	3.38	0.11	0.09	3.75	0.25	.18
Mínimo	1.32	0.76	0.44	2.12	1.12	.80
Máximo	15.20	1.12	0.76	20.16	1.96	1.40

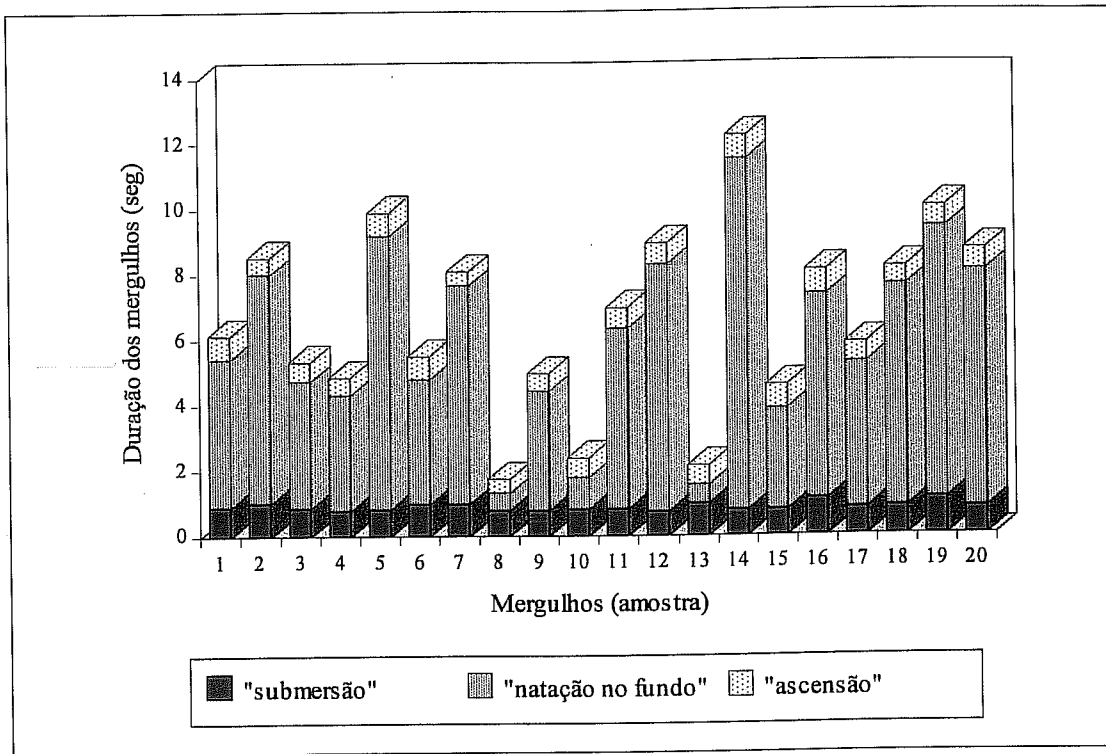


Figura 9 - *Galemys pyrenaicus* - duração dos tempos de “submersão”, “natação no fundo” e “ascensão”

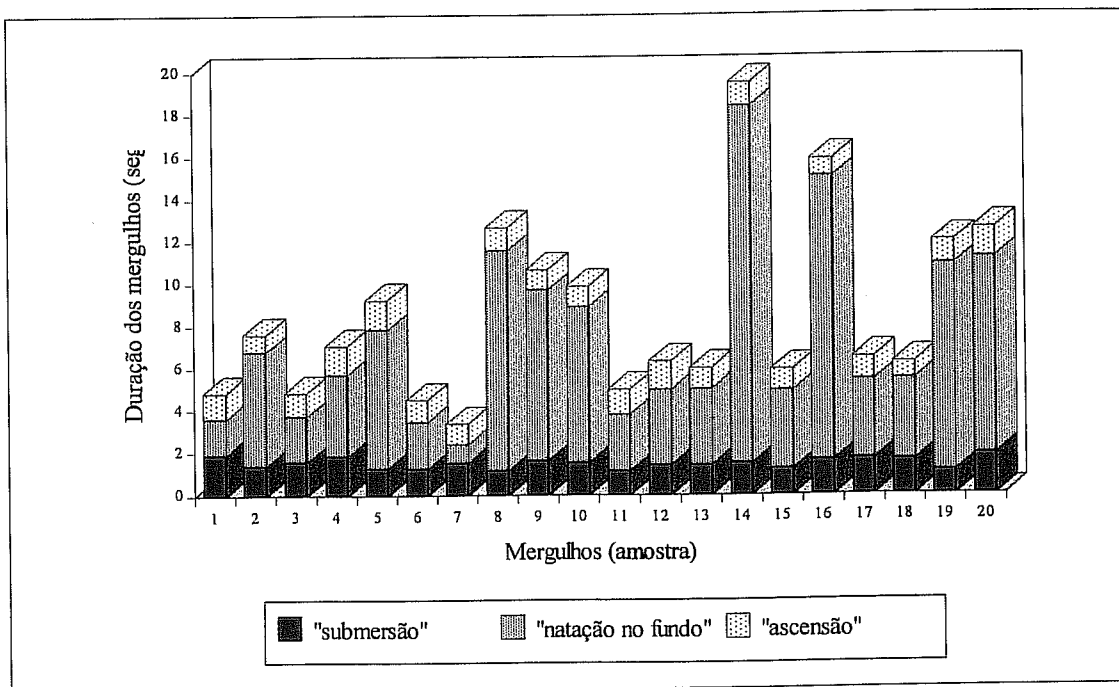


Figura 10 - *Desmana moschata* - duração dos tempos de “submersão”, “natação no fundo” e “ascensão”

O valor da duração máxima é ligeiramente mais elevado em *D. moschata*, facto que pode relacionar-se com a maior dimensão desta espécie, e por isso também com a sua maior capacidade respiratória. Nos vertebrados, a capacidade de resistir em apneia é tanto maior quanto mais ar puder ficar retido nos pulmões após inspiração e as taxas metabólicas decrescem com a dimensão dos animais.

A análise das duração dos tempos de “submersão” e “ascensão” (Fig.9 e Fig.10), com base numa amostra de 20 mergulhos para cada espécie, permite concluir que as diferenças encontradas nas durações dos mergulhos (total) derivam de diferentes durações dos movimentos de “natação no fundo”. Não se verificam quaisquer correlações significativas entre as durações dos mergulhos e das “submersões” ($r_s=0.17$, $p=0.45$ para *G. pyrenaicus* e $r_s=0.30$, $p=0.899$ para *D. moschata*), entre as durações dos mergulhos e das “ascensões” ($r_s=0.34$, $p=0.14$ para *G. pyrenaicus* e $r_s=0.00$, $p=0.99$ para *D. moschata*) ou entre as durações das “submersões” e das “ascensões” ($r_s=0.07$, $p=0.76$ para *G. pyrenaicus* e $r_s=0.30$, $p=0.94$ para *D. moschata*).

As durações das “submersões” são sempre mais longas que as das “ascensões”: ainda que os animais percorram um trajecto idêntico (da superfície para o fundo e *vice-versa*), os movimentos de submersão dão-se contrariando a impulsão, enquanto que os movimento de ascensão resultam desta força.

A aplicação de um teste de Mann-Whitney para as durações de “submersão” e “ascensão” permite concluir que existem diferenças significativas entre as duas espécies (“submersão”, $U=1.0$ para $p<0,05$; “ascensão”, $U=0$ para $p<0,05$).

Existindo diferenças significativas entre as durações da “submersão” e “ascensão” (são mais longas em *D. moschata* que em *G. pyrenaicus*), e não existindo essas diferenças na duração total de mergulho, o tempo dispendido na exploração do fundo (procura, captura e manipulação de presas) também difere. Em *G. pyrenaicus* este corresponde a 80% e em *D. moschata* corresponde a 67% do tempo médio total do mergulho. Este resultado aqui verificado pode não refletir uma situação real do comportamento das espécies, e resultar apenas de diferenças no contexto experimental. Relembre-se que os dados de *Maria* refletem uma sequência de predação e os dados de *Natasha* são mergulhos sem sucesso na predação.

Face às durações dos mergulhos verificadas, relativamente curtas e próximas dos tempos conhecidos para *Neomys fodiens* (na Natureza, $\max=24$ seg. segundo dados de SCHLOETH, 1980 cit. LARDET (1988); em cativeiro, 3-10 seg. segundo dados de KOHLER (1984); 4 seg segundo CHURCHFIELD (1985), RUTHARDT & SCHROPFER (1985) cit. VOGEL (1990)), *Micropotamogale lamottei* (em cativeiro, 2-5 seg. segundo VOGEL, 1983), *Lutra lutra* (13-16 seg. segundo vários autores cit. ESTES (1989) e *Mustela vison* (9.95 seg segundo DUNSTONE & O’CONNOR (1979) cit. ESTES (1989), parece plausível:

(1) considerá-los “mergulhos de rotina”, executados pelos animais para exploração do meio e procura de presas (“normal exploratory/foraging dives”);

(2) que o seu tempo de apneia seja suportado usando as reservas normais de oxigénio existente no corpo, e sempre abaixo da sua máxima capacidade.

Estas hipóteses parecem ser corroboradas pela forma como se distribuem os valores das durações dos mergulhos observados face à distribuição normal. A aplicação de um teste de Kolmogorov-Smirnov permite considerar que não se verificam diferenças significativas (Fig.11 e Fig. 12). Assim sendo, pode supor-se existir um “ótimo” para as durações de mergulho (intervalo em torno da média) que permite a exploração do fundo e a captura de presas, mas que não atinge ou ultrapassa o limite da sua resistência aeróbica em apneia.

Na Natureza, a capacidade de se manter submerso para além dos limites do metabolismo aeróbico possuiu valor adaptativo quando na presença de um predador aéreo ou terrestre. De acordo

Durações de mergulho de *G.pyrenaicus*; distribuição NORMAL

Kolmogorov-Smirnov $d = .0401110$, $p = n.s.$

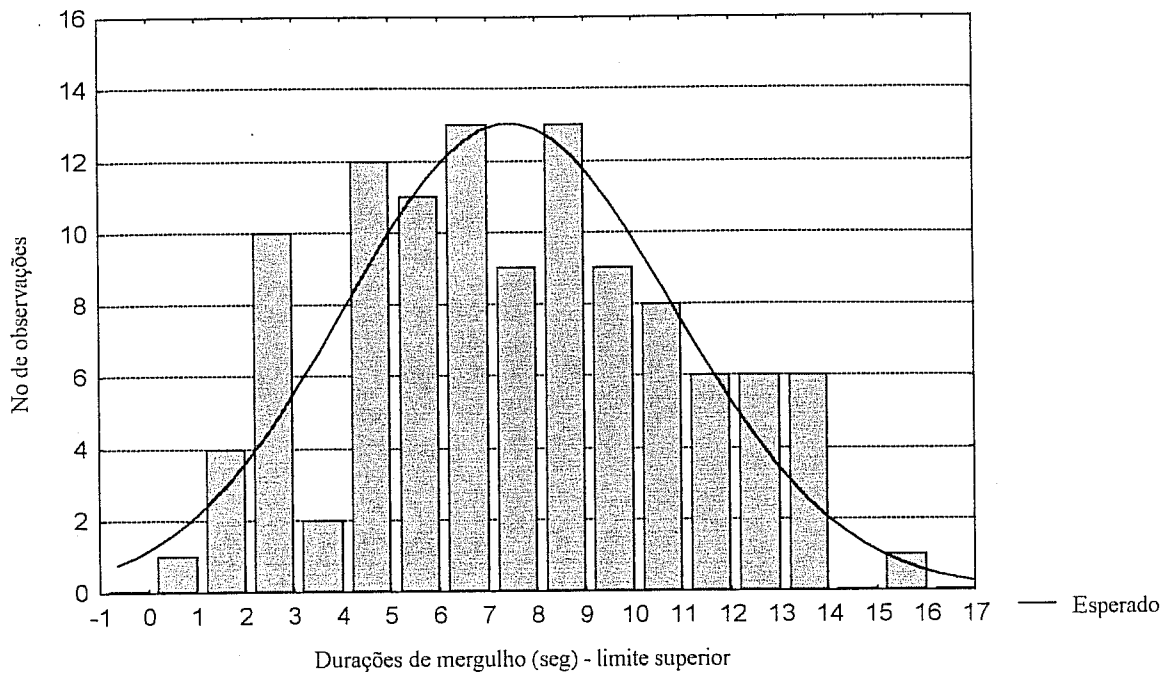


Figura 11 - *Galemys pyrenaicus* - Distribuição dos valores observados para as durações de mergulho e distribuição normal (esperada)

Durações de mergulho de *D.moschata*; distribuição NORMAL

Kolmogorov-Smirnov $d = .0874380$, $p = n.s.$

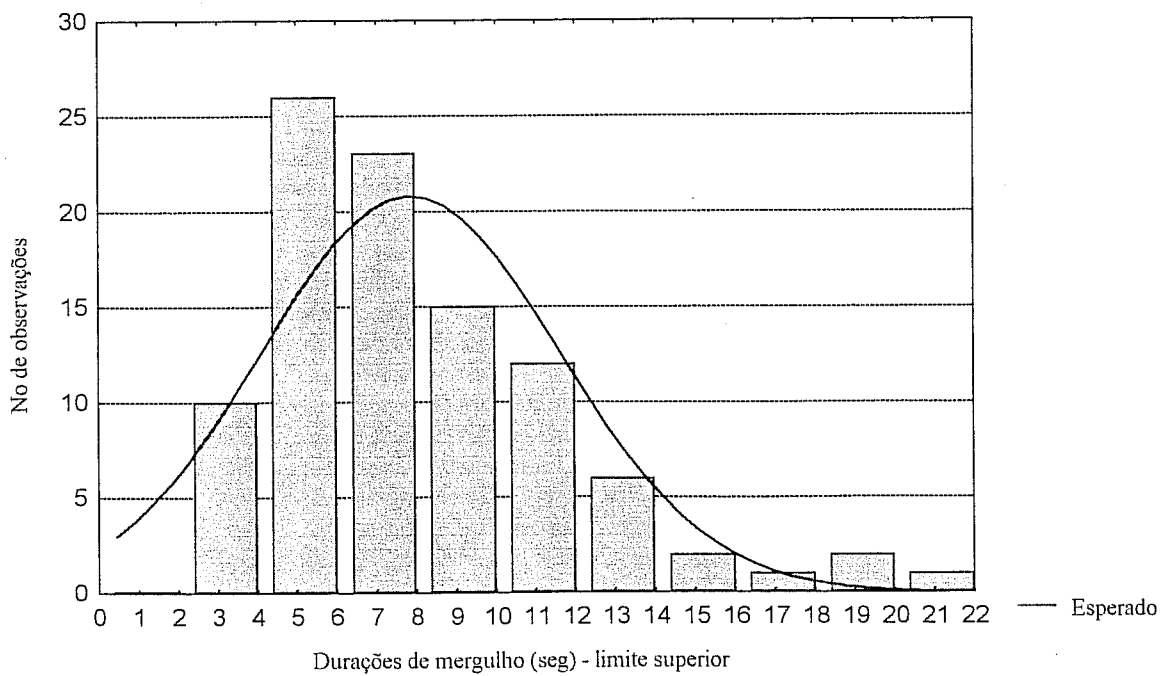


Figura 12 - *Desmana moschata* - Distribuição dos valores observados para os tempos de mergulho e distribuição normal (esperada)

com VOGEL (1983), os “mergulhos de fuga” são considerados uma adaptação ao meio aquático - devem implicar adaptações fisiológicas, que permitem ao animal diminuir o seu metabolismo energético. Os “mergulhos de fuga” acontecem em situações excepcionais e foram descritos para *G. pyrenaicus* por NIETHAMER (1970) (4 minutos é o tempo referido) e RICHARD (1986).

Em *D. moschata* foram observados “mergulhos de fuga”, resultantes da perturbação involuntária do animal (e.g. depois de vários disparos da máquina fotográfica ou da manipulação de elementos do cativeiro). Estes são mais prolongados e os animais (*Natasha* e *Tarzan* no vivário de Khopior) mantiveram-se fixos por baixo da entrada do seu abrigo

Parece justificado investigar sobre a existência de um mecanismo chamado “reflexo de mergulho”, conhecido em muitos outros vertebrados mergulhadores: a actividade cardíaca é reduzida (bradicardia), o sangue oxigenado é divertido para o coração e o cérebro, e a energia para a natação e para a manutenção dos tecidos é mantida a partir do metabolismo anaeróbico da glucose (ver BUTLER, 1988). Os “mergulhos de fuga” caracterizam-se ainda por uma reduzida actividade motora, que é interpretada por MacARTHUR & KRAUSE (1989) como uma adaptação a uma reduzida taxa metabólica. Segundo estes autores, a supressão da actividade motora permitiria a melhor expressão da resposta clássica do mergulho, com uma mais intensa vasoconstrição periférica e um mais reduzido consumo de oxigénio.

Em *Mustela vison*, o “reflexo de mergulho” ocorre em situações de “exploração de espaços novos” ou quando o animal é forçado a manter-se em apneia, não operando em condições normais de “mergulhos de rotina” (STEPHENSON et al, 1988). Estes mergulhos exigem uma longa fase de recuperação. Em geral, a média das durações dos mergulhos nos mamíferos aquáticos tem valores muito inferiores aos seus limites fisiológicos (ESTES, 1988; MacARTHUR & KRAUSE, 1989).

2.1.3. Mergulhos com sucesso de predação

Analisaram-se 111 mergulhos de *G. pyrenaicus* para verificar se existiam diferenças significativas entre os mergulhos com e sem sucesso de predação. Foram registados 68 mergulhos com sucesso de predação (61%).

Os valores das durações dos mergulhos com sucesso de predação (média = 7.80 seg; desvio padrão = 3.32) foram comparados com aqueles em que não foram observados comportamentos alimentares nos intermergulhos consequentes (média = 6.90; desvio padrão = 3.46), usando um teste de Mann-Whitney. Os resultados deste teste ($U = 1236.5$ para $p > 0,05$) não permitem concluir sobre a existência de diferenças significativas entre eles.

DUNSTONE (1978) sugeriu que se estudasse a duração dos mergulhos sem sucesso de predação, por fornecerem uma boa indicação sobre a capacidade de mergulho e resistência em apneia. Se uma presa é capturada, o mergulho termina. O animal vem à superfície para a manipular e ingerir. Um mergulho sem sucesso de predação pode prolongar-se até que as reservas de oxigénio do animal se encontrem quase esgotadas. No seu estudo com *Mustela vison*, este autor verificou que os mergulhos sem sucesso de predação eram em média mais longos do que aqueles em que os animais conseguiam capturar uma presa.

Para compreender o modo como é dispendido o tempo de mergulho é preciso atender à estratégia de procura de alimento utilizada. *M. vison* espera na margem até localizar uma presa e depois mergulha, perseguindo-a e capturando-a. Uma parte do tempo é consumida na perseguição. As toupeiras-de-água exploram o fundo à procura de presas mais ou menos imóveis, e capturam-nas quando as detectam. Por isso, é lógico supor que se coloquem opções diferentes a uma e a outra espécie. Não existindo perseguição, são as durações da “procura”, “captura” e “manipulação” que parecem determinar a duração total do mergulho (quando se comparam mergulhos em condições

semelhantes de profundidade apesar de diferenças importantes no tamanho das duas espécies). Como se referiu no capítulo anterior, *G. pyrenaicus* repete frequentemente a exploração de um local onde obteve sucesso na predação. Isto pode indicar que os animais não prolongam as buscas sem sucesso mas preferem ascender até à superfície, para respirar, antes de se aproximarem do limite das suas reservas normais de oxigénio. Se detectam uma presa, gastam ainda um pouco mais de tempo para a capturar e a manipular. A ingestão ocorre à superfície.

2.2. Intermergulhos

2.2.1. Actividades durante os intermergulhos

Para uma amostra de intermergulhos (n=67 para *G. pyrenaicus*; n=51 para *D. moschata*) foram registadas as diferentes actividades neles realizadas (Fig. 13).

A aplicação da simulação ACTUS às observações das actividades desempenhadas durante os intermergulhos permitiu evidenciar diferenças muito marcadas entre os valores observados e os simulados para 1000 amostras:

(1) COÇA, 1000 vezes menores os valores observados do que os simulados para *G. pyrenaicus*;

(2) TOQUE, 1000 vezes menores os valores observados do que os simulados para *G. pyrenaicus*;

(3) MSUP, 1000 vezes menores os valores observados do que os simulados para *D. moschata*;

(4) NFLUT, 906 vezes menores os valores observados do que os simulados para *G. pyrenaicus*;

(5) ALIM, 1000 vezes menores os valores observados do que simulados para *D. moschata*.

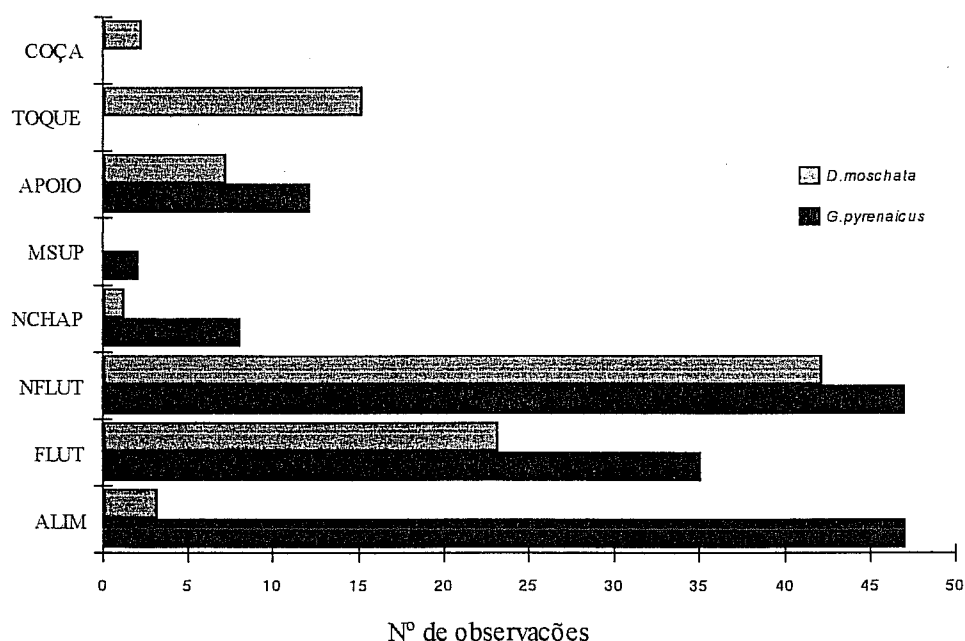


Figura 13 - Actividades realizadas durante os intermergulhos: manipulação ou ingestão de presa (ALIM); flutuar (FLUT); natação a flutuar (NFLUT); natação a chapinhar (NCHAP); mergulhos superficiais (MSUP); repouso com apoio (APOIO); toque na superfície da água (TOQUE) e cuidados com a pelagem (COÇA).

Os valores de χ^2 calculados a partir das tabelas simuladas nunca foram maiores ou iguais a 56.615 (o valor calculado a partir da tabela de observações, para 245 casos e 7 graus de liberdade).

Tal como foi anteriormente referido, o padrão de comportamento “mergulhos à superfície” (MSUP) apenas foi registado para *G. pyrenaicus* e “toque na superfície da água” (TOQUE) apenas foi registado em *D. moschata* (*Natasha* e *Ivan*) quando a flutuar. Os intermergulhos em que se observou este comportamento eram mais longos (média=35,5 para n=15) do que aqueles em que este não foi observado (média=16,5 para n=37).

A diferença encontrada na frequência de comportamentos associados à alimentação deve ser interpretada como resultado de variações no contexto experimental. No caso de *D. moschata*, só em parte das sequências de mergulhos observadas havia alimento disponível, enquanto que os registos de *Maria* e *Murça* decorreram após ter sido fornecido alimento vivo.

G. pyrenaicus executa menos movimentos de natação à superfície durante os intermergulhos. Este facto deve-se ao facto de esta espécie executar frequentemente intermergulhos muito curtos, sem se deslocar à superfície: nestes casos apenas flutua e mastiga as presas capturadas, voltando a submergir no local onde antes emergira.

2.2.2. Duração dos intermergulhos

Conforme consta da Tabela 3, o resultado da estatística descritiva aplicada às durações dos tempos de intermergulho de *G. pyrenaicus* e *D. moschata* evidencia uma grande discrepância nos valores das médias e máximo observado.

Tabela 3 - Duração de intermergulhos (seg) em *Galemys pyrenaicus* e *Desmana moschata*

	<i>Galemys pyrenaicus</i> n=88	<i>Desmana moschata</i> n=67
Média	4.45	21.4
Desvio padrão	3.12	20.0
Mínimo	0.08	0.6
Máximo	21.44	79.4

A aplicação de um teste de Mann-Whitney aos valores das durações dos tempos de intermergulhos permite concluir existem diferenças significativas entre as amostras das duas espécies ($U=669,5$ para $p>0,05$).

Pelo facto de os intermergulhos serem muito mais curtos em *G. pyrenaicus* do que em *D. moschata*, e não por diferenças significativas nos seus tempos de mergulho, a actividade natatória da primeira destas espécies tem um ritmo muito mais rápido. De um modo geral, *D. moschata* parece mais calma e menos excitada do que a espécie ibero-pirenaica. Nos registos analisados, o facto de esta se encontrar em plena actividade de predação pode contribuir para interpretar os resultados, mas é possível que outras causas, tais como diferenças metabólicas e dos habitats que frequentam, determinem aquelas variações do comportamento.

2.3. Correlações entre mergulhos e intermergulhos

A análise da relação entre as durações dos mergulhos e dos intermergulhos precedentes e consequentes não revela existir qualquer correlação significativa (Tab.4). Estes dados, vêm ainda

corroborar a hipótese de os mergulhos observados se manterem aquém do limite da resistência aeróbica em apneia. Se assim não fosse, seria de esperar que (1) a mergulhos curtos (sem o esgotamento de reservas de oxigénio) se sucedessem intermergulhos curtos (nos quais os animais não precisavam de recuperar) e que a mergulhos longos (com esgotamento de reservas de oxigénio) se sucedessem intermergulhos longos (com uma longa fase de recuperação do oxigénio gasto durante o mergulho anterior) ou que (2) os intermergulhos longos permitissem restabelecer os níveis de oxigénio armazenados para posterior mobilização no mergulho conseqüente.

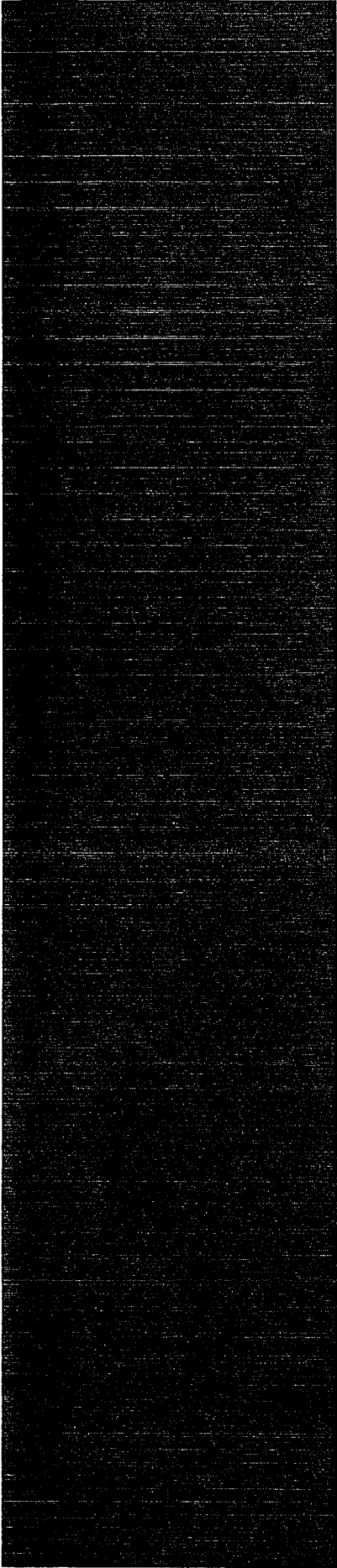
Tabela 4 - Correlações entre as durações dos mergulhos e dos intermergulhos precedentes (m/ip) e dos intermergulhos conseqüentes (m/ic)

Coefficiente de determinação	<i>G. pyrenaicus</i>	<i>D. moschata</i>
(m/ip)	.000064	.007
(m/ic)	.007056	.000841

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estes resultados completam as descrições dos padrões referidas no capítulo anterior, objectivando as diferenças na velocidade dos movimentos. De facto, qualquer observação destes animais nas suas deslocações na água é suficiente para constatar o ritmo frenético da actividade de *G. pyrenaicus* em contraste com o ritmo mais calmo de *D. moschata*. Outros trabalhos que se venham a desenvolver, quer sobre os movimentos de locomoção quer sobre outros comportamentos muito rápidos, tais como os cuidados com a pelagem, justificam que o registo vídeo se realize a 200 imagens por segundo, e não às 25 imagens como se procedeu aqui. Isto permitirá observar imagens de maior estabilidade e pormenor, e ser mais preciso na avaliação das durações dos comportamentos.

Estudos biomecânicos desta natureza devem ainda ser complementados com investigação fundamental de dados fisiológicos e morfológicos, para a completa compreensão dos mecanismos que constituem a especificidade adaptativa dos Desmaninae ao seu modo de vida aquático.



IV - DISCUSSÃO FINAL

EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO NAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA

Alguns aspectos da história natural dos insectívoros, e em particular o estudo do seu comportamento, revelam-se interessantes no conhecimento da filogenia dos mamíferos. NICOLL (1989) designa por “insectívoros primitivos” alguns *taxa* com origem no conjunto básico dos primeiros mamíferos que evoluíram mais cedo no quadro geral da classe Mammalia: os Monotremata, os Marsupialia, os Insectivora, os Edentata, os Macroscelidae, os Pholidota e os Tubulidentata. A insectivoria aquática (captura de invertebrados no meio aquático) é ainda referida por este autor como uma das mais arcaicas estratégias alimentares. EISENBERG (1981) salienta o facto de os Insectivora, grupo ao qual os Desmaninae pertencem, manterem um importante conjunto de características comportamentais plesiomórficas. Ao mesmo tempo, durante a sua radiação adaptativa, diferenciaram-se formas de vida terrestre, semi-fossorial, arborícola, semi-aquática e antropofílica (segundo a classificação de HUTTERER, 1985), preenchendo uma grande variedade de nichos ecológicos, e gerando uma grande diversidade de novas estruturas anatómicas e padrões de comportamento.

Nesta reflexão, tentar-se-á enquadrar os dados disponíveis sobre os Desmaninae procurando (1) homologias morfológicas e comportamentais com os outros Talpidae actuais; (2) analogias morfológicas e comportamentais com outros mamíferos, em particular com os “insectívoros primitivos” com hábitos semi-aquáticos.

Os aspectos ligados às capacidades perceptivas e ao modo de locomoção serão discutidos.

1. Radiação adaptativa dos Talpidae

As toupeiras fossoriais (Talpinae), representadas na fauna europeia pelo gen. *Talpa*, obtiveram êxito na colonização de diferentes habitats naturais e modificados pelo Homem, sendo mesmo favorecidas por certas condições criadas pelas explorações agrícolas - mais alimento, terra mais solta - onde se transformaram em pragas. Ao contrário, as toupeiras-de-água da Europa (Desmaninae) são actualmente consideradas ameaçadas. A destruição de certas condições naturais dos seus habitats de ocorrência, os ambientes aquáticos e ripícolas, é tida como a principal causa da sua actual regressão.

Partilhando antepassados comuns, provavelmente não aquáticos, toupeiras fossoriais (Talpinae) e toupeiras-de-água (Desmaninae) desenvolveram adaptações a ambientes distintos, testemunhadas com muita evidência, por exemplo, em pormenores morfológicos dos membros. O membro anterior e a cintura escapular de *Talpa europaea* exhibe numerosas estruturas com implicações funcionais na escavação e progressão em meio terrestre e subterrâneo (YALDEN, 1966; CASTIELLA et al, 1992). As extremidades posteriores dos Desmaninae (grandes, largas e palmadas) são importantes propulsores dos movimentos natatórios. A partir de um ancestral Talpidae que não foi ainda identificado, desenvolveu-se ainda o ramo dos denominados Condylurinae, toupeiras-de-água que habitam algumas regiões dos Estados Unidos da América e do Canadá mas cuja origem terá sido paleártica (YATES & GREENBAUM, 1982).

Comparando os dados morfológicos e comportamentais disponíveis sobre as espécies actuais de Talpidae (com particular ênfase para as sub-famílias acima referidas), parece possível identificar diferentes estádios evolutivos para padrões motores e sensoriais, bem como reflectir sobre um conjunto de características partilhadas que se consideram pré-requisitos básicos de uma espécie ancestral (ou espécies ancestrais), a partir da qual os ramos actuais podem ter divergido.

1.1. Mecanismos perceptivos

RICHARD (1985c) enumerou algumas das características partilhadas por gen. *Talpa* e *G. pyrenaicus* que motivam a classificação que lhe atribui de pré-adaptações de um ancestral comum, indispensáveis para a posterior evolução no sentido de um modo de vida aquático: os órgãos de Eimer, o órgão de Jacobson e a existência de uma separação entre as funções respiratórias e olfactivas, assegurada por uma estrutura particular da laringe.

Como sugerem os resultados do trabalho aqui apresentado, tanto na exploração dos recursos alimentares como na exploração do espaço, são os sentidos do tacto (por contacto ou à distância) e do olfacto que dominam o universo perceptivo dos Desmaninae. Comportamentos que suportam esta hipótese ocorrem quando os animais se encontram fora de água, à superfície ou explorando o fundo dos cativeiros. Parece útil relembrar o seu papel na detecção e manipulação de alimento e em comportamentos de significado ainda incerto mas provavelmente ligados à exploração do espaço envolvente, tais como o “farejar” e o “toque na superfície da água”.

Os órgãos de Eimer, que foram identificados inicialmente no gen. *Talpa* (fossorial) e depois em *G. pyrenaicus* (semi-aquático), já se conhecem hoje em *Condylura cristata* (semi-aquático) e noutros mamíferos afastados da linhagem dos Talpidae, tais como o gen. *Sorex* (terrestre). Em *Ornitorrynchus anatinus* (semi-aquático) corpúsculos tácteis muito idênticos, aos quais GREGORY *et al* (1988) chamou “push rods”, parecem desempenhar a mesma função.

Estes dados fazem supor que este tipo de receptores está presente num conjunto mais alargado de mamíferos primitivos (pelo menos em insectívoros), não necessariamente semi-aquáticos. Todavia, nalguns semi-aquáticos, a extremidade do rostro atinge um desenvolvimento acentuado: veja-se o probóscis dos Desmaninae, a estrela ou roseta de *Condylura cristata* e o “bico” do *Ornitorrynchus anatinus*. Os órgãos de Eimer (e outros sensores) estão incluídos numa estrutura dotada de movimentos próprios. No caso dos Desmaninae, o probóscis desempenha funções manipulativas, tácteis e mecanoreceptivas. As mesmas funções, mais a função electrosensorial, foram atribuídas à “roseta” de *C. cristata* (GOULD *et al*, 1993).

Com os resultados obtidos neste trabalho não se evidencia o papel desempenhado pelo órgão de Jacobson durante a procura e detecção de presas. A intervenção do olfacto é mais nítida fora de água, quando os animais se alimentam de um comedouro, dirigindo-se a ele sem hesitação, ou quando procuram alimento num local “sujo” devido ao facto de ali ter estado anteriormente um pedaço de carne. Relembre-se que, em meio aquático, RAMEL-ORENGO (1955) relacionou a quantidade de bolhas de ar emitidas por *G. pyrenaicus* durante os mergulhos com a procura e detecção de presas.

Foi repetidamente observado que *D. moschata* leva pedaços de alimento dos comedouros para os contentores aquáticos onde os ingere. Este comportamento, que é comum a muitos outros mamíferos e está associado a uma maior facilidade de deglutição quando na presença de água, pode vir a ser investigado como uma forma de otimizar a percepção química do valor olfactivo dos componentes alimentares em meio líquido.

Esta capacidade resulta de uma particular configuração anatómica da faringe (partilhada com as actuais toupeiras fossoriais), que protege as vias inferiores da inalação de água mantendo possível que esta penetre nas fossas nasais para análise olfactiva (RICHARD & MICHEAU, 1975). Esta característica encontra-se noutros mamíferos aquáticos, tais como os Cetáceos Odontocetes ou em embriões de numerosas espécies de mamíferos, inclusivamente no bebé humano (SCHLUMBERGER, 1968 in RICHARD & MICHEAU, *op. cit.*).

A baixa acuidade visual é outra das componentes do universo sensorial partilhadas pelos Talpidae.

Em *Talpa europaea*, os olhos têm tamanho diminuto em consequência de um incompleto desenvolvimento destes órgãos durante a vida uterina. As diferentes partes do olho são afectadas de modo variável, mas são o cristalino e o vítreo que no adulto conservam uma estrutura embrionária (GODET, 1951). Segundo este autor, a toupeira não distingue diferentes intensidades luminosas nem os objectos em movimento. Ao contrário, os estudos comportamentais desenvolvidos por LUND & LUND (1965 cit. in QUILLIAM, 1966) com *Talpa europaea* parecem mostrar que esta espécie não é cega. De facto, os olhos actuam como fotoreceptores e podem discriminar luz (ou sombra) e a presença (ou ausência) de certos objectos que entram no seu campo de visão. Por causa do tamanho reduzido dos seus olhos (em especial da pupila), é possível que ocorra uma sobreposição dos sinais na retina antes que um reconhecimento seja processado. Dizem os autores que, para que isso não acontecesse, requerer-se-ia um sistema de memória construído na retina ou um tipo de memória visual central pouco usual. Deste modo, se uma toupeira necessita de observar por um certo tempo um objecto para que possa identificá-lo, é possível que não seja capaz de distinguir um predador que se movimentava rapidamente e não tenha uma adequada reacção de fuga.

Como já foi enunciado, algumas divergências sobre a capacidade visual dos Desmaninae baseiam-se exclusivamente em dados comportamentais dispersos e nenhum estudo sobre a anatomia ou a fisiologia da visão foi realizado. No decorrer deste trabalho, as observações parecem indicar que este sentido, se utilizado, é pouco significativo para a construção do universo perceptivo das espécies.

Fora de água, não é de excluir a possibilidade dos animais reconhecerem variações da intensidade luminosa (ou de distinguirem objectos fixos). Todavia, as experiências realizadas com luz intensa, que se acendia e apagava esporadicamente, não desencadeavam qualquer reacção (nem fuga nem interrupção do comportamento em curso). Sabendo-se que os animais têm hábitos essencialmente nocturnos, duvida-se ainda da utilidade de receptores visuais de tão reduzida dimensão. Nem a orla de pelagem branca que rodeia os olhos das toupeiras-de-água deve ter qualquer efeito significativo na ampliação do estímulo luminoso.

Em emersão, é ainda mais improvável que os estímulos visuais sejam percebidos com nitidez. A visão debaixo de água exige certas modificações da estrutura do olho, para focar e receber luminosidade. Em carnívoros (ver ESTES, 1989 para uma revisão), as espécies piscívoras de lontras apresentam essas modificações e boa acuidade visual: em *Lutra lutra*, as lentes distorcem-se em consequência de um bem desenvolvido esfíncter e músculos ciliares. *Aonix cinerea*, uma espécie de lontra de pequenas dimensões com um regime alimentar essencialmente constituído por invertebrados, usa mais o tacto do que a visão: pêlos sensoriais nas patas anteriores auxiliam a detecção das presas no fundo dos cursos de água.

Os estudos experimentais desenvolvidos por RICHARD (1981a) mostraram que *G. pyrenaicus* não exhibia qualquer interesse por minhocas encapsuladas em recipientes transparentes mas as procurava em recipientes opacos quando perfurados. Sugeriu-se a maior importância da estimulação química face à estimulação de natureza visual.

Por todas estas razões, não parece possível que as toupeiras-de-água desenvolvam comportamentos predatórios sobre presas em movimento, tais como peixes ou girinos que entram esporadicamente no seu regime alimentar. Em *D. moschata*, uma rã morta foi acidentalmente detectada e ingerida. O mesmo aconteceu com girinos predados por *G. pyrenaicus*. Nunca se observaram perseguições de presas.

Os poucos dados sobre as interacções sociais de *D. moschata* sugerem uma maior importância dos canais perceptivos do olfacto e audição.

Os animais emitem “rufares”, sinal sonoro descrito pela primeira vez nos Desmaninae. Qualquer comparação com as emissões sonoras referidas por QUILLIAM (1966) para *Talpa*

europaea, a cujas descrições faltam dados sobre intensidades e frequências de emissão, é impossível de realizar neste momento.

A possibilidade de os Desmaninae realizarem uma qualquer forma de ecolocação não está posta de parte. O comportamento de “chapinhar”, que pode ter significado na comunicação intraspecífica (como se observou em contexto agonístico com *D. moschata*, os animais nadam de lado, chapinhando), já foi associado a uma forma de ecolocação de baixa frequência (RICHARD, 1981b). O “chapinhar”, associado a “toques na superfície da água”, tal como foi registado em *G. pyrenaicus*, vem ainda reforçar esta hipótese: a turbulência do chapinhar emitiria ondas à superfície da água; a recepção de ondas reflectidas nos objectos seria descodificada pelos receptores mecânicos situados na tromba e pelas vibrissas, em contacto com a película de tensão superficial.

A emissão de ultra-sons não foi confirmada em *G. pyrenaicus* (apesar de uma tentativa referida por RICHARD, 1985b), nem em *Talpa europaea* (tentativas de PYE & QUILLIAM, 1964, não publicado cit. QUILLIAM, 1966; RUDGE, 1965, com. pess. cit. QUILLIAM, 1966). Tão pouco se conhece a reacção comportamental dos Desmaninae à sua emissão, nem foi ainda efectuado o estudo pormenorizado do aparelho auditivo destas espécies (por exemplo, como para *Talpa europaea*, HENSON, 1961), pelo que se infere da sua capacidade auditiva a partir de observações do comportamento e da relativamente desenvolvida área cerebral ligada à audição (BAUCHOT & STEPHAN, 1968).

A comunicação olfactiva entre sujeitos parece ser especialmente relevante nos Desmaninae. Das observações realizadas com *D. moschata* constata-se que, em interacção social, os animais se coçam intensamente, numa postura “frente a frente”. Sabe-se actualmente que uma das funções do escovar da pelagem é a dispersão por todo o corpo de exudatos glandulares. O escovar da pelagem serve ainda para espalhar os odores no ar. Nesta espécie, eles são particularmente intensos e a actividade glândular das sub-caudais, que segregam o almíscar, já foi relacionada com a idade, o sexo e a época do ano (SOKOLOV et al, 1977). Apesar de não terem sido observados quaisquer comportamentos de deposição desta substância sobre objectos, sobre o substrato ou sobre um congénere, não se exclui a possibilidade de estes se puderem manifestar em outros contextos comportamentais.

No caso de *G. pyrenaicus*, a deposição de fezes em locais mais ou menos fixos (formação de latrinas), sugere a existência de um comportamento de marcação que alguns autores associam a territorialidade (BERTRAND, 1995). Não existem dados que nos permitam inferir sobre um comportamento semelhante em *D. moschata*.

Ainda que explorem ambientes tão diversos como o aquático e o subterrâneo, parecem existir características comuns a todos os Talpidae que constituem a base do seu universo perceptivo: mais tacto e olfacto e menos visão; sobre a audição, e todo o espectro de comunicação sonora, tudo está ainda por investigar.

1.2. Locomoção

Ainda que não utilizem o meio aquático para se alimentarem ou efectuarem a maior parte das suas deslocações, quase todos os mamíferos terrestre sabem nadar. DAGG & WINDSOR (1972) referem apenas as girafas e os chimpanzés como espécies-excepção.

As toupeiras terrestres foram observadas em deslocações espontâneas através de linhas de água (ALDRICH & QUILLIAM (1966); ARMSBY et al (1966)). Um estudo sobre a capacidade de natação dos Talpidae incluiu análise de espécies da fauna da Europa e América do Norte, tais como *Talpa europaea*, *Parascalops breweri*, *Scalopus aquaticus* e *Condylura cristata* (HICKMAN, 1984).

Na Tabela 1 pretendeu-se resumir e comparar algumas das características morfológicas consideradas como adaptações ao modo de vida aquático (membrana I - interdigital; cauda P - propulsora; pelagem H - hidrófuga com três tipos de pêlos, tendo os de revestimento as extremidades alargadas) e padrões conhecidos de posturas à superfície (de acordo com DAGG & WINDSOR, 1972), de movimentos na água (PP - natação bípede; PP+PA - natação quadrúpede; OND - mergulhos superficiais) e de mergulhos (MERG.). Os dados de *Talpa europaea* e de *Condylura cristata* foram extraídos da bibliografia acima citada.

Tabela 1 - Quadro comparativo de características morfológicas e comportamentais de alguns Talpidae ligadas à capacidade de locomoção no meio aquático.

TALPIDAE	CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS			POSTURAS E MOVIMENTOS NA ÁGUA				MERG.
	membrana I	cauda P	pelagem H	PP	PP+PA	OND	pos.FL	
gen. <i>Talpa</i>	-	-	-	-	*	-	1 a 4	-
<i>Galemys pyrenaicus</i>	*	-	*	*	*	*	1	*
<i>Desmana moschata</i>	*	*	*	*	*	-	1	*
<i>Condylura cristata</i>	-	-	?	-	*	-	1	(*)

De acordo com FISH (1992), a propulsão do movimento de natação com remadas das patas anteriores e posteriores, num movimento alternado e contra-lateral semelhante ao que é utilizado na marcha, é a mais primitiva de todas as formas de natação, característica de mamíferos terrestres ou muito pouco adaptados ao modo de vida semi-aquático. Este é o padrão único conhecido em *Talpa europaea* e descrito também para *Condylura cristata*. As duas espécies não apresentam membranas interdigitais, cauda com capacidades propulsivas e pelagem hidrófuga (não foi possível recolher informação a este respeito para *C. cristata*). Estudos desenvolvidos por FISH (1982) e por WILLIAMS (1983) indicam ainda que a “eficiência” (a razão entre a “mechanical power output” e a “metabolic power input”) é maior para os animais que usam apenas as patas posteriores na natação, do que para os que utilizam os quatro membros.

Condylura cristata, diz HICKMAN (1984), evita mergulhar e só o faz ao disparo da máquina fotográfica: realiza “mergulhos de fuga” mas não “mergulhos de rotina”. Na Natureza, esta espécie pode ser encontrada a alguma distância da água. Explora os recursos alimentares do meio aquático (numa percentagem que varia conforme os autores - 40% para HAMILTON (1931) e 10% para CONNOR (1966) citados por HICKMAN, op.cit.) apenas em zonas de baixa profundidade, próximo da margem e dentro de túneis parcialmente alagados (assim evita expôr-se a predadores). Ainda que apresente certas características morfológicas e comportamentais de semi-aquático, parece explorar esse meio de forma bastante menos intensa que os Desmaninae.

Nos Desmaninae conhece-se um regime alimentar quase estritamente constituído por elementos recolhidos no meio aquático (isto é bem testemunhado pelo trabalho de BERTRAND, 1993). Ainda que no meio natural o estudo do tempo utilizado na procura de alimento em imersão não tenha sido ainda estimado, algumas indicações dos estudos de cativeiro mostram que estes padrões de comportamento consomem a maior parte do tempo da sua actividade (RAMEL-ORENGO, 1995).

Os Desmaninae utilizam mais frequentemente a natação bípede, que parece corresponder a um padrão comportamental derivado numa primeira etapa evolutiva (FISH, 1992). Uma morfologia compatível assegura uma propulsão eficaz usando apenas as patas posteriores (*G. pyrenaicus*) ou as patas posteriores e a cauda (*D. moschata*). Quando nadam à superfície, a flutuabilidade é garantida pela pelagem, hidrófuga e capaz de reter no seu interior uma grande quantidade de ar.

Uma segunda etapa evolutiva, que para FISH (1992) corresponde a uma maior adaptação ao meio aquático, é testemunhada pelo padrão de natação “mergulhos superficiais” (ou “ondulation”) de *G. pyrenaicus*, que não foi observado em *D. moschata*. Esta espécie, tanto em detalhes da morfologia dos membros anteriores (por exemplo, das garras mais robustas e curtas) como em toda a estrutura mais maciça e pesada do corpo (abdômem roçando o substrato nas deslocções a seco), sugere ainda um modo de vida subterrâneo. Na suas movimentações no solo, os animais de *D. moschata* mostraram-se bastante ágeis, mas nunca exibiram o padrão “salto” descrito para *G. pyrenaicus*. A sua capacidade para escavar, citada por alguns autores, não pôde ser avaliada.

A duração dos mergulhos parece ainda dependente da capacidade de manter a temperatura corporal, capacidade que se relaciona com a manutenção da pelagem seca e em boas condições de impermeabilização. Alguns autores (TOMPSON, 1988; STEPHENSON, 1994) referem ainda que a explicação para a manutenção de taxas metabólicas normais em mamíferos semi-aquáticos (ao contrário do que se julgava anteriormente serem mais altas do que as dos mamíferos terrestres) deriva do facto de possuírem um revestimento hidrófugo e de, nalguns casos, terem evoluído para dimensões relativamente superiores aos dos outros membros do seu grupo. Constata-se que *Limnogale mergulus* é o maior dos Orizoctinidae e que os musaranhos aquáticos (gen. *Neomys*, *Nectogale elegans*, gen. *Chimarroale*) são os maiores representantes da família Soricidae.

No caso dos Desmaninae, sub-família que inclui apenas espécies com modos de vida semi-aquáticos, apenas se destaca o facto de a espécie com a distribuição mais setentrional e que habita as condições climáticas mais adversas ser também a de maiores dimensões (animais cerca de 8 vezes mais pesados). No entanto, para explicar este fenómeno não seria necessário evocar qualquer adaptação ao meio aquático, tão só porque a regra de Bergman já o estabelece.

Quanto a *G. pyrenaicus*, cujos habitats de ocorrência variam geograficamente desde as altas montanhas dos Pirinéus até aos rios e ribeiros do Norte e centro da Península Ibérica, qualquer reflexão no sentido de explicitar uma possível relação entre a dimensão e o clima exigiria um saber mais detalhado da evolução biogeográfica deste género que ocupou uma extensa faixa na Europa durante o final do Terceário e início do Quaternário (RUMKE, 1985). O enquadramento paleoclimático dos registos fósseis levantaria interessantes hipóteses de estudo na área do conhecimento dos seus requisitos ecológicos e contribuiria para a conservação dos seus actuais habitats de ocorrência.

Variações importantes ocorrem certamente na frequência com que desempenham cuidados com a pelagem. Estes comportamentos asseguram a manutenção de uma estrutura do revestimento indispensável para o controlo da flutuabilidade e do isolamento térmico, menos necessária nos seus parentes terrestres. A insuficiência de dados não permite uma comparação temporal interespecífica.

Mais dados sobre o comportamento dos Talpidae, a morfologia e a fisiologia comparada dos Desmaninae são ainda necessários para esclarecer algumas hipóteses filogenéticas: a da origem dos Desmaninae a partir de um ancestral terrestre (não fossorial) (GRASSÉ, 1955; HUTCHINSON, 1974) e a origem do gen. *Galemys* a partir de um ancestral do gen. *Desmana* (RUMKE, 1985).

2. Convergência adaptativa ao modo de vida aquático

Segundo EISENBERG (1981), a existência de um conjunto de recursos alimentares disponíveis estaria na origem de diversos processos evolutivos que levaram alguns insectívoros a colonizar o meio aquático: constata-se actualmente que em diferentes áreas biogeográficas houve pelo menos uma linhagem que o ocupou e se especializou em explorá-lo. As mesmas características morfológicas e comportamentais, observáveis em espécies de Monotremata, Marsupiacarnivora, Tenrecomorpha e Soricomorpha, resultam de um processo de convergência, que evidenciam numerosas analogias morfológicas (ver Tabelas 2 e 3).

Uma das histórias evolutivas mais reconstituível respeita ao processo de diferenciação dos Potamogalidae, iniciada em África durante o Mioceno (GUTH et al, 1960). Este grupo, que actualmente inclui três espécies de semi-aquáticos, é o único de um conjunto de três linhagens - duas das quais terrestres, já extintas. Os Potamogalidae são os únicos Tenrecomorpha que existem fora de Madagascar. Supõe-se que a extinção dos Tenrecomorpha terrestres nesta região biogeográfica resultou da competição que lhes foi movida por outros insectívoros, nomeadamente os Soricidae e Erinaceidae. Ao contrário, ainda hoje não existem Soricidae semi-aquáticos nesta região biogeográfica, pelo que se pode pensar que a ocupação desse nicho ecológico se encontrava previamente preenchida pelos Potamogalidae.

O Tenrecidae aquático de Madagascar (*Limnogale mergulus*) terá resultado de um outro processo evolutivo independente, a partir do *stock* básico de espécies que ficaram isoladas nesta ilha no momento da sua separação do continente africano.

Apesar do esforço realizado para obter dados eco-etológicos sobre *Nectogale elegans* e o gen. *Chimarrogale*, muito pouca informação sobre estas espécies pôde ser incorporada nesta reflexão. Mencionam-se apenas alguns detalhes de morfologia (dados de HUTTERER, 1985 e 1892), incluídos como indicações para posterior pesquisa. É ainda relevante o trabalho de VOGEL & BESANÇON (1979) sobre a posição taxonómica dos dois géneros.

2.1. Mecanismos perceptivos

À excepção do gen. *Hydromys* (RODENTIA), o ornitorrinco (*O. anatinus*) é o único mamífero semi-aquático a habitar a Austrália. Está presente em ambientes lênticos e lóticos. O estudo do seu comportamento está relativamente bem documentado, pelo que é constatável a existência de inúmeras analogias com outras espécies de semi-aquáticos, em particular com os Desmaninae.

O ornitorrinco apresenta as patas palmadas, providas de garras longas e fortes, e a pelagem hidrófuga. A extremidade alongada do rostro forma uma estrutura córnea profusamente coberta por corpúsculos sensoriais de natureza mecânica e electroreceptiva. Tal como as toupeiras-de-água da Europa, estes animais procuram alimento exclusivamente na água. SCHEICH et al (1986) fornece uma descrição bastante interessante de exemplares observados em cativeiros sob condições experimentais:

- “Os animais circundam o fundo da piscina com os olhos, os canais auditivos e as narinas fechadas, mantendo uma das patas posteriores em contacto com a parede. O “bico” executa movimentos ondulatórios (2-3 por segundo), paralelos ao fundo, o que caracteriza da fase de patrulha (“patrol phase”). A fase de procura (“search phase”) começa quando o “bico” toma contacto com objectos interessantes, tais como negaças com odor de alimento (presumivelmente mediado pelo seu grande órgão vomero-nasal) ou dípolos de fraca corrente. O fase de procura consiste em movimentos erráticos do “bico” numa área restrita do fundo da piscina e termina com o regresso do ornitorrinco ao seu esconderijo com uma negaça ou um dipolo eléctrico. A sequência completa-se com a fase de ataque (“attack phase”) na qual rápidas “bicadas” são dadas sobre o objecto predado.

Tabela 2 - Insectívoros primitivos (*sensu* NICOLL, 1989) com hábitos semi-aquáticos

Posição sistemática (classificação usada por EISENBERG, 1981)		Zona biogeográfica
MONOTREMATA Ornithorhynchidae	<i>Ornithorhynchus anatinus</i>	Austrália
MARSUPICARNIVORA Didelphidae	<i>Chironectes minimus</i>	América
TENRECOMORPHA Tenricidae	<i>Limnogale mergulus</i>	Madagascar
TENRECOMORPHA Potamogalidae	<i>Micropotamogale (Mesopotamogale) ruwenzori</i>	África
TENRECOMORPHA Potamogalidae	<i>Micropotamogale lamottei</i>	África
TENRECOMORPHA Potamogalidae	<i>Potamogale velox</i>	África
SORICOMORPHA Soricidae	gen. <i>Neomys</i> (3 spp.)	Europa
SORICOMORPHA Soricidae	<i>Sorex palustris</i>	América
SORICOMORPHA Soricidae	<i>Nectogale elegans</i>	Ásia
SORICOMORPHA Soricidae	gen. <i>Chimarrogale</i> (4 spp.)	Ásia
SORICOMORPHA Talpidae	<i>Galemys pyrenaicus</i>	Europa
SORICOMORPHA Talpidae	<i>Desmana moschata</i>	Europa
SORICOMORPHA Talpidae	<i>Condylura cristata</i>	América

Tabela 3 - Resumo das principais características morfológicas encontradas nos insectívoros primitivos (*sensu* NICOLL, 1989) com hábitos semi-aquáticos

DESCRIÇÃO GENÉRICA	
Pelagem	mais densa do que nas formas não aquáticas que lhe são aparentadas; incluindo pêlos de revestimento com uma terminação alargada, chamados pêlos de jarra (e.g. <i>G. pyrenaicus</i> , <i>Neomys fodiens</i> ; <i>O. anatinus</i> ; <i>M. lamottei</i>); existem secreções intensas das glândulas sebáceas; nos musaranhos aquáticos, o corte transversal dos pêlos de revestimento apresenta-se em forma de H, com os ramos laterais tanto mais pronunciados e maior o número de ranhuras no seu contorno quanto mais intensa é a utilização que a espécie faz do habitat aquático;
Forma do corpo	fusiforme;
Patas	patas e dedos com franjas de pêlos rígidos; patas anteriores e/ou posteriores providas de membrana interdigital (há excepções, e.g. <i>M. lamottei</i> , <i>P. velox</i> , gen. <i>Neomys</i> , <i>C. cristata</i>); extremidades geralmente mais longas e largas do que nas formas não aquáticas que lhe são aparentadas; maior desenvolvimento das almofadas, por vezes aderentes (e.g. <i>N. elegans</i>);
Cauda	longa, muitas vezes achatada lateralmente formando uma quilha ou lâmina vertical terminada em ponta (e.g. <i>P. velox</i> , <i>L. mergulus</i> , <i>D. moschata</i>); nalguns casos a mesma "quilha" resulta de uma fiada de pêlos rígidos (e.g. <i>N. elegans</i>); no <i>O. anatinus</i> é achatada dorso-ventralmente;
Lábios	muito espessos nos Tenrecomorpha aquáticos e em <i>N. elegans</i> ;
Pavilhões auriculares	reduzidos em tamanho; situados na parte de trás da cabeça; muitas vezes encobertos pela pelagem (e.g. <i>G. pyrenaicus</i> , <i>D. moschata</i> , <i>N. elegans</i>); <i>pinnae</i> pode estar completamente ausente;
Olhos	deslocados dorso-lateralmente (e.g. <i>C. minimus</i>); muitas vezes reduzidos (e.g. <i>G. pyrenaicus</i> , <i>D. moschata</i>) e mesmo recobertos por uma camada de pele em <i>N. elegans</i> ;
Vibrissas	mais intensamente enervadas do que nas formas não aquáticas que lhe são aparentadas; muito longas em <i>G. pyrenaicus</i> e <i>L. mergulus</i> ;
Nariz	<i>rhinarium</i> com pronunciadas dobras de pele (e.g. <i>N. fodiens</i>); narinas capazes de se fecharem durante as actividades em submersão (e.g. <i>O. anatinus</i> , <i>C. minimus</i> , <i>N. elegans</i> , <i>G. pyrenaicus</i>);
Cérebro	lóbulos olfactivos reduzidos, aumento da dimensão do nervo trigeminal e do peso total do encéfalo;

São nítidas as semelhanças de comportamento na procura e captura de alimento entre o ornitorrinco e os Desmaninae. Do mesmo modo, estes animais podem "ancorar-se" no fundo dos cursos de água (usando as garras), utilizar o tacto e o olfacto na detecção das suas presas e manipulá-las e ingeri-las à superfície ou fora de água. A electrosensibilidade existente no ornitorrinco não foi confirmada em *G. pyrenaicus* (SCHLEGEL & RICHARD, 1992), e está actualmente em estudo com *D. moschata* (RUTOVSKAYA, com.pess.). Outras analogias podem ainda vir a ser reconhecidas.

Os órgãos perceptivos de outros insectívoros semi-aquáticos relevam também diversas analogias morfológicas. Os órgãos do tacto, tais como vibrissas e outras estruturas mecanoreceptoras implantadas no rostro ou em lábios espessos muito enervados, parecem particularmente importantes.

Apenas para *N. fodiens* se obtiveram descrições de comportamento alimentar, que sugerem também a utilização de mecanismos tácteis na detecção de presas. Segundo SCHROPFER (1989), os animais mergulham num ângulo quase vertical para procurar alimento no fundo dos contentores, escolhendo margens mais ou menos verticais para se atirarem directamente para a água. Uma vez no fundo, usam as patas anteriores e o rostro para prospectar o substrato e procurar invertebrados, revolvendo pequenas pedras e folhas. Esta forma de obter alimento, que se assemelha muito com a que foi observada em *G. pyrenaicus* (RICHARD & SCHROPFER, 1989 e no decorrer deste trabalho com as duas espécies de Desmaninae), parece ser apenas ocasionalmente utilizada por *N. fodiens*.

Os dados de regime alimentar de *N. fodiens*, apresentados por CHURCHFIELD (1985) apontam para uma percentagem de presas aquáticas variável com a estação do ano, mas sempre inferior à percentagem de presas de origem terrestre. Também RUTHARDT (1990), que estudou o comportamento alimentar em cativeiro, constata que os animais só procuram presas na parte aquática quando o alimento na porção terrestre está disperso ao acaso. No caso das presas apresentarem uma distribuição contagiosa na porção terrestre, os animais nunca procuram alimento dentro de água. Estes resultados sugerem que o meio aquático se torna uma opção em termos de recursos apenas em situações de escassez. O maior dispêndio de energia na procura de presas aquáticas deve estar na origem desta opção. Para *G. pyrenaicus* e *D. moschata* foi já referida a sua estrita dependência alimentar do meio aquático.

Estudando o comportamento de *M. lamottei*, VOGEL (1983) descreve uma postura particular adoptada por estes animais antes de entrarem na água: projectam a cabeça para a frente e tocam com as vibrissas na superfície da água. Reconhecem-se facilmente as semelhanças desta postura com a descrita para *G. pyrenaicus* sob a designação "toque na superfície da água". Uma vez mais, o sentido do tacto parece desempenhar um importante papel na percepção do meio envolvente.

O estudo comparativo das modificações encefálicas resultantes da adaptação ao meio aquático, que segundo STEPHAN & BAUCHOT (1968) resultam das necessidades de orientação do movimento e da capacidade de procura e captura de presas, foi realizado para as seguintes espécies de insectívoros: *G. pyrenaicus*, *D. moschata*, *N. fodiens*, *L. mergulus* e *P. velox*. Em todos os casos, verifica-se que: os centros ligados à audição e à sensibilidade trigeminal, bem como as formações estriadas e neocorticais, aumentam a sua importância; os centros ligados ao olfacto evidenciam uma certa regressão. Destas alterações resulta um aumento global do peso do encéfalo.

O aumento das formações ligadas à sensibilidade táctil (medula alongada e nervos trigeminais) atinge o seu máximo desenvolvimento (de entre um conjunto de insectívoros semi-aquáticos) em *L. mergulus* e *P. velox*, respectivamente 206 e 246% do peso das mesmas formações em Tenricinae terrestres. Os valores de *G. pyrenaicus* e de *D. moschata* correspondem, respectivamente, a 181 e 154% das de *T. europaea*. Os valores de *N. fodiens*, em relação a *Sorex araneus*, são mais modestos (128%). O neocortex, estrutura que de um modo mais directo parece espelhar o "nível evolutivo" dos mamíferos, tem um crescimento de 159% em *N. fodiens*, 189% em *D. moschata*, 224% em *G. pyrenaicus*, 297% em *L. mergulus* e 478 % em *P. velox*. De um modo geral, o peso total do encéfalo de *G. pyrenaicus* é comparativamente maior do que o de *D. moschata*. A aceitar a teoria expressa por BAUCHOT & STEPHAN (1968), constatar-se-ia um maior progresso evolutivo no sentido da adaptação ao meio aquático para a espécie ibero-pirenaica. Note-se que com a análise fina dos padrões de locomoção no meio aquático, também se aventava a hipótese de *D. moschata* apresentar mais detalhes morfológicos e padrões de comportamento em que o compromisso fossorial/aquático se evidenciava.

2.2. Locomoção

O estudo dos padrões de natação à superfície da água realizados com *C. minimus*, a única espécie conhecida de marsupial semi-aquático, foram realizados por FISH (1993). Esta espécie desempenha uma propulsão com base em movimentos das patas posteriores (que possuem membrana interdigital) e um excelente controlo da flutuabilidade (graças à sua pelagem, hidrófuga e capaz de reter uma grande quantidade de ar). Uma característica particular do marsúpio permite-lhe evitar a entrada de água.

Quando comparada com a espécie terrestre mais aparentada, *Didelphis virginiana*, *C. minimus* apresenta músculos dispostos de modo diferente, o que lhe confere algumas vantagens mecânicas. Este facto é interpretado também como uma adaptação ao modo de vida aquático (STEIN, 1981).

O estudo dos habitats de ocorrência e do regime alimentar dos musaranhos semi-aquáticos da Europa (gen. *Neomys*) permite afirmar a existência, dentro deste *taxa*, de diferentes graus de relacionamento com o meio aquático: *N. fodiens* é mais frequentemente associada ao meio aquático do que *N. anomalus*, uma espécie para a qual os estudos de comportamento são ainda incipientes (ver e.g. CHURCHFIELD, 1991).

A análise de sequências filmadas de *N. fodiens* em cativeiro (SCHROPFER, 1989) demonstrou a existência de um padrão geral de propulsão dos movimentos de natação com base em remadas alternadas das patas anteriores e posteriores. A natação à superfície é pouco frequente e de curta duração. VOGEL (1983) refere-se à sua aparência “em bola”, semelhante à que NIETHAMER (1970) descreveu para *G. pyrenaicus*, e que foi descrita neste trabalho para as duas espécies de Desmaninae.

Não se obtiveram quaisquer dados eco-etológicos no que respeita a *N. schelkovnikovi*.

Descrito por VOGEL (1983), o modo de locomoção à superfície da água de *M. lamottei*, assemelha-se ao padrão apresentado neste trabalho para *G. pyrenaicus* sob a denominação “mergulhos à superfície”. Este autor refere-se a movimentos contra-laterais das patas posteriores e anteriores (em *G. pyrenaicus* só se observam movimentos alternados das posteriores) e a oscilações simultâneas do tronco e da cauda. Não sendo descrita a amplitude dessas oscilações, é difícil determinar a semelhança de um detalhe que se julga importante: será que a cabeça (ou parte do rosto) emerge e submerge durante essa progressão? É de salientar que *M. lamottei* possui as patas relativamente pequenas, sem membrana natatória e a cauda tem forma arredondada. Ainda segundo VOGEL (op.cit), esta forma de natação pode ser considerada como primitiva nos Potamogalinae, uma vez que ela está na origem de duas especializações divergentes: por um lado, a propulsão por movimentos ondulatórios da cauda de *P. velox*; por outro lado, a propulsão das patas palmadas de *M. ruwenzorii*, na qual os movimentos ondulatórios do corpo persistem.

Como elemento propulsor do movimento, a cauda é particularmente importante nas deslocações junto ao fundo efectuadas por *D. moschata*. *L. mergulus* possui também uma cauda longa e achatada. MALZI (1965) descreve muito sucintamente o seu comportamento natatório: “deslocações extremamente rápidas, sobretudo com movimentos das patas posteriores e da cauda; mergulha e captura a maior parte das presas na água”. Com a mesma função, a cauda de *N. elegans* (fina e circular) possui uma “quilha” resultante de uma fiada de pêlos rígidos (HUTTERER, 1985).

A condição de semi-aquático, que os Desmaninae e outros insectívoros representam em diferentes estádios evolutivos, traduz-se em compromissos morfológicos e comportamentais: estruturas e padrões que revelam a ancestralidade terrestre e a secundária adaptação ao modo de vida aquático. O seu reportório comportamental é constituído por um conjunto de padrões comuns em toda a linhagem dos mamíferos. As maiores diferenças identificadas parecem relacionadas com os padrões de locomoção e procura de alimento.

ETOLOGIA E CONSERVAÇÃO DAS TOUPEIRAS-DE-ÁGUA

1. Conservação *in situ* de *Galemys pyrenaicus*

Os conhecimentos obtidos sobre a Etologia dos Desmaninae podem contribuir para uma correcta gestão dos efectivos populacionais das espécies e para a avaliação dos impactos resultantes de alterações das características físicas e estruturais dos seus habitats de ocorrência.

O estudo de alguns padrões de comportamento exploratório, locomotor e alimentar de *G. pyrenaicus*, associados ao conhecimento dos habitats de ocorrência da espécie e aos locais onde são regularmente detectados os seus vestígios indirectos, permitiram a previsão de alguns impactos resultantes da implantação de pequenos empreendimentos hidroeléctricos (QUEIROZ *et al*, 1993).

De um modo geral, identificam-se distintas perturbações causadas em três secções do curso de água: (1) acima da barragem, com a formação de uma zona de alagamento, (2) entre a zona de desvio das águas e a restituição (no caso dos empreendimentos que não possuem o gerador na base da barragem) e (3) abaixo da zona de restituição. O aumento da profundidade das águas, a transformação de um ambiente lótico num ambiente lêntico e as alterações da granulometria do substrato, são algumas das modificações estruturais impostas aquando da formação de uma albufeira.

Do ponto de vista alimentar, a espécie encontra nesse meio um suporte de macroinvertebrados bentónicos muito diferente do original. Presas preferencialmente predadas nos cursos de água corrente, tais como Tricópteros, Efemerópteros e Plecópteros, são aqui bastante menos abundantes. De um modo geral, estas comunidades são menos ricas e diversificadas. Sendo maior a profundidade, são também mais elevados os gastos energéticos dispendidos nos seus mergulhos de exploração e procura de alimento.

Para mergulhos de uma duração compatível com a manutenção de mecanismos aeróbicos, os animais gastam mais tempo nas fases de submersão e ascensão e, por isso, um tempo mais limitado a prospectar o fundo. Há ainda que realçar o facto de desaparecerem as irregularidades do substrato. Um sedimento fino e uniforme recobre-o, impedindo a prática de um comportamento natatório observado, a que se chamou "ancorar-se". Este permite que o animal se mantenha no fundo, sem necessidade de um constante batimento alternado das patas posteriores, diminuindo os seus gastos energéticos.

As condições de abrigo sofrem alterações consideráveis. As primitivas linhas de margem são submersas, e com elas os sistemas radiculares e os caos de blocos que constituem os refúgios desta espécie. É previsível que a nova margem não possua os requisitos adequadas ao abrigo de *G. pyrenaicus*, uma espécie que não escava tocas em substrato mole e que se limita a ocupar cavidades naturais junto à água.

No caso dos empreendimentos que incluem o desvio das águas para um canal de adução, uma câmara de carga e uma conduta forçada (com o gerador a algumas centenas de metros a jusante da retenção), acontece frequentemente que a subtracção de água nesse troço intermédio compromete as comunidades bióticas que nele habitam. Sugere-se a manutenção de um caudal ecológico; a definição dos seus parâmetros quantitativos requer ainda estudos de base para *G. pyrenaicus*. Os seus requisitos alimentares e a densidade das suas populações distingue-se da de outros predadores insectívoros para os quais alguns modelos têm sido desenvolvidos (e.g. a truta, *Salmo trutta fario*, ALVES (1993)).

As alterações da quantidade da água interferem ainda com o factor qualidade da água, quando a entrada de matéria orgânica ou a chegada de efluentes se mantém. Sabe-se que um aumento moderado de matéria orgânica pode, em águas muito oligotróficas, como são algumas onde *G. pyrenaicus* ocorre, aumentar a abundância da macrofauna de invertebrados, e conseqüentemente o

suporte alimentar desta espécie. Mas com níveis elevados de poluição, sobretudo de origem química, toda a comunidade de suporte sofre uma diminuição importante, com implicações drásticas nos níveis superiores da cadeia alimentar.

A jusante da zona de restituição são conhecidos os efeitos de arrastamento do substrato fino e dos macroinvertebrados do fundo, em consequência da corrente de água concentrada num ponto restrito. Outras alterações com impactos negativos no suporte alimentar de *G. pyrenaicus* relacionam-se com o aumento da turbidez e o fluxo irregular entre descargas.

Em conclusão: os impactos de um empreendimento hidroeléctrico sobre o habitat de *G. pyrenaicus* manifestam-se no troço de rio onde se instala e numa zona a jusante da restituição, que BOON (1988) estima poder atingir uma extensão de 3 Km, onde se regista um decréscimo na abundância e riqueza específica de macroinvertebrados.

A construção de diversos empreendimentos num mesmo curso de água, separados por troços onde as características naturais se mantêm, pode comprometer a conservação da espécie nessa área. Identificam-se os impactos que incidem directamente sobre as suas populações.

Os dados disponíveis sobre o comportamento social dos adultos parecem indicar que são solitários na Natureza e agressivos face a conspécíficos (STONE, 1987a; RICHARD, 1986). Estes comportamentos originam uma distribuição relativamente espaçada e uma fraca densidade. Deste modo, a fragmentação dos cursos de água (resultado da criação de sectores com características “inadequadas” ou por barreiras intransponíveis, tais como paredes de grande altura) conduz ao isolamento de pequenos núcleos populacionais (tão mais pequenos quanto menos extensa for a área não intervencionada). A viabilidade destes pequenos grupos populacionais pode ser afectada por factores demográficos e/ou genéticos.

Caso os animais ensaiem a sua dispersão com base em movimentações fora de água, poderão expôr-se particularmente a acidentes e aumentar o risco de predação. Se os juvenis estiverem deste modo limitados na sua dispersão, mesmo em situações de *stress* social e aumento das interacções agonísticas, é possível que alguns deles cheguem a reproduzir-se dentro do limite da sua tolerância comportamental e dos recursos alimentares disponíveis. Todavia, a taxa de incremento da população poderá ser afectada de uma forma negativa.

Requerem-se ainda os estudos de base necessários à avaliação do isolamento genético de diferentes meta-populações, a determinação da “população mínima viável” e o estudo da distribuição espacial e temporal das comunidades de *G. pyrenaicus*. Só assim podem ser elaboradas algumas linhas orientadoras da delimitação de “áreas protegidas” com intenção de conservar populações viáveis desta espécie. Sendo complexo o estabelecimento de sectores de um curso de água onde a intervenção humana na envolvente não se venha a repercutir (note-se o carácter contínuo dos ecossistemas dulciaquícolas e a sua dependência dos fenómenos que ocorrem na zona de escorrência e infiltração da sua bacia hidrográfica), devem considerar-se “áreas mínimas” a preservar.

Na posse de conhecimentos sobre os mecanismos perceptivos que actuam na exploração do meio, do modo e capacidade de resistência em natação e em movimentação fora de água, e dos padrões temporais e motivacionais da dispersão, deve ser avaliado o comportamento de espécimes em dispositivos de transposição de barreiras físicas, tais como as que actualmente estão a transformar os contínuos populacionais em “isolados”. A concepção dos dispositivos de transposição, quando baseada no comportamento da espécie e nas suas capacidades motoras e sensoriais, evitará incorrer em erros cometidos com espécies da fauna ictiológica migradora para as quais têm sido construídos mecanismos incorrectamente posicionados ou dimensionados (e.g. ALEXANDRINO, 1990).

2. Manutenção e reprodução em cativeiro

Quando se trata de manter indivíduos isolados, a alimentação e a qualidade da água adequadas continuam a levantar problemas em matéria de sobrevivência dos cativos. Para esta espécie, registam-se ainda mortes devido a acidentes (e.g. fugas mal sucedidas) e à alteração dos comportamentos de manutenção, em consequência do que vulgarmente se designa *stress* do cativeiro: os indivíduos deixam de se alimentar, evitam o contacto com a água, e dispendem uma grande quantidade de energia a tentar fugir ou a cuidar da pelagem.

RICHARD (1973) sugeriu uma dieta diversificada de presas naturais (macroinvertebrados) e de substitutos (carne crua finamente cortada), mas não foram referidos os aspectos relacionados com o local de colocação do alimento, frequência da sua atribuição e dosagem diária.

Parece mais adequado basear a dieta desta espécie em macroinvertebrados bentónicos (a exigir uma cultura paralela), cuja administração deve ocorrer preferencialmente no início dos períodos de maior actividade natural (noite e amanhecer). Presas vivas colocadas dentro de água têm a vantagem de garantir um equilíbrio nutricional e comportamental semelhante ao que a espécie teria na Natureza. Mas em face das quantidades de alimento diário requeridas por insectívoros (os autores que o quantificaram referem pelo menos metade do seu peso, cerca de 30 g !), sugere-se ainda outro alimento vivo, dado fora de água: e.g. larvas de *Tenebrium molitor*, larvas de *Asticot* e minhocas são facilmente aceites pelas toupeiras-de-água, complementando o regime-base de macroinvertebrados aquáticos. Estes podem ser colocados num recipiente aberto, donde existe o risco de se dispersarem, ou num comedouro fechado que os animais aprendem a accionar voluntariamente. As experiências de RICHARD (1982) mostraram que, para aceder a alimento, os animais são capazes de usar a tromba e as patas dianteiras com funções manipulativas. É ainda de considerar a hipótese de se administrar um complexo vitamínico de reforço, partindo-se de produtos industriais para outros animais em cativeiro.

Sabendo-se que esta espécie apresenta diversos períodos de actividade, nos quais ingere alimento, julga-se necessário repartir a dose diária que venha a ser estimada para cada animal (consoante o peso, a época do ano e a condição reprodutora) ao longo das 24 horas (três vezes no mínimo). O conhecimento de cada um dos animais cativos, aos quais numa fase inicial deve ser dado alimento em abundância, regulará a quantidade média a oferecer.

É possível que *G. pyrenaicus*, à semelhança de *D. moschata*, transporte pedaços de alimento para a parte aquática do cativeiro, para aí os ingerir. Em face da necessidade de manter a água limpa deve proceder-se à remoção manual dos restos alimentares. A boa qualidade da água vai depender ainda da capacidade dos filtros instalados. Sugere-se a sua renovação frequente a partir de um curso de água natural e nunca o enchimento directo do cativeiro a partir da torneira, com água tratada com compostos de cloro. RICHARD (1986) descreve uma experiência de acomodação de *G. pyrenaicus* mal sucedida, cujo resultado explica com base na utilização da água distribuída para consumo doméstico em Paris.

As condições de repouso e abrigo proporcionadas no cativeiro devem reproduzir as que se conhecem como características desta espécie no meio natural. Para isso devem ser previamente construídos um ou mais “ninhos” (para proporcionar escolha): uma câmara com um acesso simples a partir do plano de água, com pelo menos 15 cm de diâmetro (dimensão dada por STONE (1987a) para o abrigo natural). Folhas, musgos e outros restos de material vegetal podem ser postos à disposição dos animais.

A acomodação de grupos de animais não foi ainda realizada. No entanto, com os conhecimentos actuais sugerem-se algumas condições mínimas, necessárias para um resultado satisfatório.

A verificar-se um comportamento de mútuo evitamento, evidenciado pelos estudos de STONE (1987a), devem os cativeiros desenhados para dois ou mais exemplares possuir: (1) áreas de refúgio e isolamento onde os animais se possam sentir em segurança e se possam alimentar sem risco da perturbação infligida por congéneres; (2) um espaço comum de ambiente aquático e terrestre, onde os animais tenham acesso voluntário e do qual possam sair sem dificuldade, em caso de ameaça.

Em resultado das observações efectuadas no decorrer do trabalho com *D. moschata* infere-se que a aproximação forçada de animais, quando pelo menos um deles não pode escapar ao confronto, deve ser evitada. Estes parecem tornar-se mais “socialmente tolerantes” quando são acomodados na vizinhança um do outro, e quando se habituam à presença do seu congénere.

De acordo com as opiniões formuladas por investigadores russos com experiência no manuseamento e manutenção de espécimes cativos (KHAKHIN, com.pess. e RUTOVSKAYA, com.pess.), o insucesso das experiências de reprodução em cativeiro com *D. moschata* derivaram principalmente das reduzidas opções de encontros inter-individuais que foram ensaiadas: as experiências decorreram sempre com um número restrito de animais em simultâneo. KHAKHIN defende que os animais usados nestas experiências deveriam ser seleccionados a partir de um largo stock de cativos, observados em isolamento: aqueles que se alimentam com dificuldade ou os que exibem comportamentos “nervosos” seriam excluídos e restituídos ao meio natural. Segundo este investigador, os animais seleccionados manter-se-iam em grupos de 4 ou 5 indivíduos, em instalações que permitissem simultaneamente contacto e evitamento. Os casais que se formassem seriam isolados do grupo inicial, e tentar-se-ia a sua reprodução em cativeiro.

A ocorrência de acasalamentos depende ainda da época do ano. As tentativas mal sucedidas de formar casais podem ter origem numa escolha inadequada do período em que os animais se encontram fisiologicamente preparados para a reprodução. Requerem-se ainda estudos na Natureza para a determinação mais precisa deste período.

Mais do que a recriação de um vivário ou de um “jardim zoológico” nos moldes em que se descreveram os cativeiros de *D. moschata*, é uma estrutura de semi-cativeiro que parece mais adequada à manutenção dos requisitos de *G. pyrenaicus*.

O estudo da reprodução controlada de *G. pyrenaicus* pressupõe a existência de:

- condições de acomodação num local de ocorrência da espécie;
- um importante esforço de armadilhagem e seguimento dos cativos;
- o estabelecimento de protocolos de observação e investigação bem planeados.

Numa fase inicial, o número de animais envolvido nestas experiências deveria limitar-se ao mínimo necessário para completar os dados comportamentais de base (não só por questões éticas mas também por questões de gestão dos efectivos na Natureza), e a avaliação das possibilidades práticas de obter descendência a partir de espécimes nascidos em cativeiro.

Uma acção deste tipo justificar-se-ia num contexto global de conservação da espécie, em articulação com outros estudos de ecologia, genética e fisiologia.

BIBLIOGRAFIA

- AGUIRRE-MENDI, P. (in press) Distribucion geografica y estatus de *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), *Neomys anomalus* Cabrera, 1907 y *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811)(Mammalia, Insectivora) en La Rioja. Seminar on desmans and water-shrews. Convenção de Berna. Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Espanha).
- AHL, A. (1982) Evidence of use of vibrissae in swimming in *Sigmodon fulviventer*. *Anim.Behav.*, 30: 1203-1206
- ALDRICH & T.A. QUILLIAM (1966) Some aspects of mole behaviour. *J.Zool., Lond.*, 149:112-114 (informal contributions)
- ALEXANDRINO, P.J. (1990) Dispositivos de transposição para peixes migradores em deslocação para montante. Trabalho de síntese englobado nas provas de capacidade científica e aptidão pedagógica. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto. 66p + anexos.
- ALVES, M.H. (1993) Métodos para a determinação do caudal ecológico. Dissertação para a obtenção do grau de Mestre em Hidráulica e Recursos Hídricos. Univ. Técnica de Lisboa, IST.
- ARMSBY, A.; QUILLIAM, T.A. & H. SOHNLE (1966) Some observations on the ecology of the mole. *J.Zool., Lond.*, 149:110-112 (informal contributions)
- BARABASH-NIKIFOROV, I. I. (1975) *Die Desmane*, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg
- BARABASH-NIKIFOROV, I. I. (1968) Desmana da Rússia. *Voroniej. Ed. Tsentralnotchernozemno*, vol. VI, 63 pag. (em russo)
- BAUCHOT, R. & H. STEPHAN (1968) Étude des modifications encéphaliques observées chez les Insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia*, 32:228-275
- BEAUFORT, F.de éd. (1983) Livre Rouge des espèces menaces en France. Tome 1: Vertébrés. Inventaire de Faune et de Flore, 19-29; 231 p.
- BEKENOV, A. B. (1991) *Desmana moschata* - Kazakhstan Red Data Book, vol.1 - Alma-Ata. Cynym. 560 pp. (em russo)
- BERTRAND, A. (1992) Le Desman des Pyrénées. Statut, Ecologie, Conservation. Rapport Inédit, Ministère de l'Environnement, Direction de la Protection de la Nature, 94 p.
- BERTRAND, A. (1993) Stratégies alimentaires du Desman des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* dans un cours d'eau des Pyrénées Françaises. Proceedings of the Meeting on the pyrenean desman. Lisboa, Sept. 1992.
- BERTRAND, A. (1994) Répartition géographique et écologie alimentaire du Desman des Pyrénées *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) dans les Pyrénées Française. Thèse, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 264 p.
- BERTRAND, A. (1995) Le depot de fèces chez *Galemys pyrenaicus* Geoffroy, 1811 (Insectivora: Talpidae: Desmaninae). DOC T-PVS-ORD (95) 5. Seminar on desmans and water-shrews. Convenção de Berna. P.N.Ordesa y Monte Perdido (Espanha).
- BLAKE (1980) Mechanics of drag-based mechanisms of propulsion in aquatic vertebrates in M.H.Day (Ed.) *Vertebrate Locomotion - Symp.zool.Soc.Lond.* (1981), 48: 29-52
- BLANCO, J. C. & GONZALEZ (Eds) (1991) *Libro rojo de los Vertebrados de España*. ICONA.
- BOON, P. (1988) The impact of river regulation on invertebrate communities in the U.K.. *Regulated rivers: research and management*, vol.2, 389-409
- BORODIN (1963) *Desmana da Rússia*. (em russo) Saransk. 303 pp.
- BUCHLER (1976) The use of ecolocation by the wandering shrews (*Sorex vagrans*). *Anim.Behav.*, 24: 858-873.
- BUISSERET, Y; BAUCHOT, R. & ALLIZARD (1976) L'équipement sensoriel de la trompe du desman des Pyrénées, *Galemys pyrenaicus*, Insectivores, Talpidae. Etude en microscopie electronique. *Journal Microsc.Biol.Cell* 25(3):259-264
- BUTLER (1988) The exercise response and the "classical" diving response during natural submersion in birds and mammals. *Can.J.Zool.* 66: 29-39
- CABRAL M. J. et al (Eds) (1990) *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal. Vol. I. Mamíferos, aves, répteis e anfíbios*. S.N.P.R.C.N.
- CABRERA, A. (1914) *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Mus. Nac. Cien. Nat., Madrid 443 pp.

- CAMPBELL, B., (1939) The shoulder anatomy of the moles. A study of phylogeny and adaptation. *Amer.J.Anat.*, 64: 1-39
- CASTIELLA, M.J.; E. LAVILLE; S. RENOUS; J.P. GASC (1992) Caractéristiques morphologiques du membre antérieur de la taupe commune, *Talpa europaea* (Mammalia, Talpidae). *Mammalia*, t.56, n°2: 265-285
- CHURCHFIELD, S. (1985) The feeding ecology of the water shrew. *Mammal Rev.* 15: 13-21
- CONNOR, P.F. (1966) The mammals of the Tug Hill Plateau, New York. *N.Y.State Mus.Sci.Serv.Bull.*, 406:1-82
- DAGG, A.I. & D.E.WINDSOR (1972) Swimming in northern terrestrial mammals. *Can.J.Zool.* 50: 117-130
- DEZHKIN, V. V. (1983) *Desmana moschata* - USSR Red Data Book. vol.1. Moscow, *Lesnaya promyshlennost*, 392 pp. (em russo)
- dos SANTOS, M.E. (1994) Comportamento de Cetáceos e Problemas da sua Conservação. Comunicação apresentada no Seminário "Etologia e Conservação da Natureza", Março de 1994, Lisboa (não publicada).
- DUNSTONE, N. (1978) The fish-catching strategy of the mink (*Mustela vison*): time-budgeting of hunting effort? *Behaviour*, 67: 157-177
- DUNSTONE, N. (1993) The mink. *Poyser Natural History*. 232 pag.
- DUNSTONE, N. & O' CONNOR (1979) Optimal foraging in an amphibious mammal. 1. The aqualung effect. *Anim.behav.* 27: 1182-1194
- DURREL, G. (1976) The stationary arc. Collins. London.
- EISENBERG, J.F. & D. KLEIMAN (1972) Olfactory communication in mammals
- EISENBERG, J.F. & E.GOULD (1969) The tenrecs, a study in mammalian behavior and evolution. Smithsonian Press, Washington, D.C.
- EISENBERG, J.F. (1981) Mammalian radiation. An analysis of trends in evolution, adaptation and behaviour. Athlone. 610 pp.
- ESTES, J. (1989) Adaptations for Aquatic Living by Carnivores in GITTLEMAN, J. (Ed.) *Carnivore behavior, ecology and evolution*: 242-282. Chapman and Hall. Ltd
- FICKEN, R.W.; P.E. MATTHIAE & R. HORWICK (1971) Eye marks in vertebrates: aid to vision. *Science* 173, 936-939
- FISH, F.E. (1982) Aerobic energetics of surface swimming in the muskrat *Ondatra zibethicus*. *Physiol. Zool.*, 55:180-189
- FISH, F.E. (1984) Mechanics, power output and efficiency of the swimming muskrat (*Ondatra zibethicus*). *J.exp.Biol.*, 110: 183-201
- FISH, F.E. (1992) Aquatic locomotion in Mammalian energetics: interdisciplinary views of metabolism and reproduction (T.Tomasi & T.Horton, eds.): 34-63. Cornell University Press, Ithaca, New York, 276 pp
- FISH, F.E. (1993) Comparison of swimming kinematics between terrestrial and semiaquatic opossums. *J.Mamm.* 74(2): 275-284
- FISH, F.E. (1994) Association of propulsive swimming mode with behavior in river otters (*Lutra canadensis*). *J. Mamm.* 75 (4): 989-997
- GODET, R. (1951) Contribution à l'ethologie de la taupe (*Talpa europaea* L.). *Bull.Soc.Zool.France*, 76:108-128
- GOULD, E.; W. MCSHEA & T. GRAND (1993) Function of the star in the star-nosed mole, *Condylura cristata*. *J. Mamm.*, 74(1): 108-116
- GOULD, E. & J. EISENBERG (1966) Notes on the biology of the Tenricidae. *J. Mammal.* vol47, n°4: 660-686
- GOULD, E. (1965) Evidence for echolocation in the Tenricidae of Madagascar. *Proc.Amer.Philos.Soc.*, vol.109, n°6: 352-360.
- GOULD, E. (1969) Communication in three genera of shrews (Soricidae): *Suncus*, *Balarina* & *Cryptotis*. *Communications in Behavioural Biology, Part A*,(3):11-31
- GOULD, E.; N.NEGUS & A. NOVICK (1964) Evidence for ecolocation in shrews. *J.Exp.Zool.*, vol.156, n°1: 19-38
- GOULD, S.J. & E. VRBA (1982) Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8(1): 4-15

- GRASSÉ (1955) Insectivores, Evolution in *Traité de Zoologie*, Masson Ed. XVII (2), Masson Ed. XVII (2)
- GREGORY, J.E.; A. IGGO; A.K.McINTYRE & U. PROSKE (1988) Receptors in the bill of the platypus. *J. Physiology* 400: 349-366
- GUTH, CH.; H. HEIM DE BALSAC. & M. LAMOT (1960) Recherches sur la morphologie de *Micropotamogale lamnotei* et l'évolution des Potamogalinae II- Rachis, viscères, position systematique. *Mammalia*, 24: 190-217
- HAMILTON, W.J., Jr (1931) Habits of the star-nosed mole, *Condylura cristata*. *J. Mammal.*, 12: 345-355
- HEIM DE BALSAC & F. BAULIERE (1955) Insectivores, Systematique in *Traité de Zoologie*, Masson Ed. XVII (2): 1635-1711
- HENSON, O.W., Jr. (1961) Some morphological and functional aspects of certain structures of the middle ear of bats and insectivores. *Kans.Univ.Sci.Bull.* 42: 151-247
- HERNANDEZ, A. (1988) Observations sobre la distribución, habitat y comportamiento del Topo de Río, *Galemys pyrenaicus* Geoffroy, 1811, en el Río Torio. *Misc.Zool.*, vol.12: 386-389
- HICKMAN, C. (1984) Swimming ability of Talpidae moles, with particular reference to the semi-aquatic *Condylura cristata*. *Mammalia*, 48 : 505-513
- HUTCHINSON (1974) Notes on type specimens of european Miocene Talpidae and a tentative classification of old world tertiary Talpidae (Insectivora, Mammalia). *Geobios*, 7: 211-258 + 3pls
- HUTTERER, R. (1985) Anatomical adaptations of shrews. *Mammal Rev.*, vol.15(1):43-55
- HUTTERER, R. (1992) Ein Lebensbild der tibetanischen Wasserspitzmaus (*Nectogalus elegans*) - Life history of the Tibetan watershrew. *Semiaquatische Säugetiere*, *Wiss.Beitr.Univ.Halle*
- JERISON (1973) Evolution of brain and intelligence. New York: Academic Press.
- KHAKHIN, G. & A. IVANOV (1990) *Desmana* (em russo). *Agropromisdate*, Ed. Moscovo. 191 pag.
- KHAKHIN, G. (1984) *Desmana moschata*. *Russian Red Data Book*. Moscow, Rosselkhozizdat, 454 pp. (em russo)
- KHAKHIN, G. (1993) The strategy of Russian Desman conservation. *Proceedings of the Meeting on the Pyrenean Desman*. Sept.1992, Lisboa - Portugal.
- KOHLER, D. (1984) Zum Verhaltensinventar der Wasserspitzmäusen (*Neomys fodiens*) *Z. Säugetierkunde* 46: 1-11
- KRAMER (1988) The behaviour ecology of air breathing by aquatic animals. *Can.J.Zool.* 66: 89-94
- LARDET, J-P. (1988) Evolution de la température corporelle de la Musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*) dans l'eau. *Rev.Suisse de Zool*, t.95, fasc.1: 129-135
- LING (1970) Pelage and molting in wild mammals with special reference to aquatic forms. *Quart.Rev.Biol.*, 45(1): 16-54
- LORENZ, K. (1961) Phylogenetische Anpassung und adaptive Modification des Verhaltens. *Z.Tierpsychol.* 18: 139-187
- LUND, R.D. & J. LUND (1965) The visual system of the mole, *Talpa europaea*. *Expl.Neurol.* 13: 302-316
- MacARTHUR, R.A. & R.E. KRAUSE (1989) The energy requirements of freely diving muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Can.J.Zool.* 67: 2194-2200.
- MALYGIN, V. M. & D. L. ZASLAVSKY (1986) Peculiarities of karyotypes of the Russian Desman (*Desmana moschata*) and of the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) in connection with the question of their taxonomic contineo position in the family Talpidae (Ins.Mammalia) *.Zool.Zh.*65(9):1435-1437 (em russo, resumo em inglês)
- MALZY, P. (1965) Un mammifère aquatique de Madagascar: le *Limnogale*. *Mammalia*, 29: 399 - 411.
- MARTIN, P. & P. BATESON (1986) *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MORDVINOV, IO. E. (1976) Locomoção na água e índices de eficácia dos sistemas de propulsão de alguns mamíferos aquáticos. *Zool.J.* 52, 8: 1132-1141 (em russo)
- NICOLL, M. (1989) Feeding strategies in primitive insectivores. 5º ITC, Roma (resumo da comunicação oral)
- NIETHAMMER, J. (1970) Beobachtungen am Pyrenäen-Desman, *Galemys pyrenaicus*. *Bonner Zoologische Beiträge* 7: 249-295

- NORES, C. (1991) Aproximación a la metodología y estudio del área de distribución, estatus de población y selección de hábitat del desmán (*Galemys pyrenaicus*) en la Península Ibérica. Informe preliminar. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca e Alimentación.
- NORES, C. (1992) Inventariación de especies amenazadas y hábitats importantes. Aproximación a la metodología y estudio del área de distribución. Estatus de la población y selección del hábitat del desmán (*Galemys pyrenaicus*) en la Península Ibérica. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca e Alimentación.
- OGNEV (1928) Mammals of Eastern Europe and northern Asia. Vol.1. Insectivora e Chiroptera. Moscow: Glavnauka-Gos. Izdat. (em russo) (1962) Tradução inglesa publicada pelo National Science Foundation e Smithsonian Institution pelo Israel Program for Sci.Publ., Jerusalem.
- ONUFRIENJA, A. & M. ONUFRIENJA (1993) Desman in Oka State Reserve (Russia). Proceedings of the Meeting on the Pyrenean Desman. Sept.1992, Lisboa - Portugal.
- PAULO, O. (1994) A população de sardões da ilha Berlenga. Comunicação apresentada no Seminário "Etologia e Conservação da Natureza", Março de 1994, Lisboa (não publicada).
- PEYRE, A. (1957) La formule chromosomique du desman des Pyrénées, *Galemys pyrenaicus*. Bull.Soc.Zool.France, LXXXII, nº 5-6.
- PEYRE, A. (1961) Recherches sur l'intersexualité spécifique chez *Galemys pyrenaicus* (Mammifère insectivore). These Fac.Sciences Toulouse
- PODUSCHKA, W. & B. RICHARD (1985) Hair types in fur of Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy, (1811) Insectivora: Talpidae: Desmaninae) Osterr. Akademie der Wissenschaften, Smm. 194-3
- PUISSEGUR, G. (1935) Recherche sur le desman des Pyrénées. Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse, 67:163-227
- QUARESMA, C.M. (1995) Distribuição e ecologia da toupeira-de-água (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy) no Parque Natural de Montesinho. Relatório de Estágio Científico. Licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente. Faculdade de Ciências da Univ. de Lisboa.
- QUEIROZ, A. I. (1991) Distribution and potential habitat of the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy, Insectivora, Talpidae) in the National Park of Peneda-Gerês (NW of Portugal). I European Congress of Mammalogy, Lisboa, Mar. 1991
- QUEIROZ, A. I. & V. ALMADA (1993) Some observations of Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy) specimens in short time captivity. Proceedings of the Meeting on the pyrenean desman. Lisboa, Sept. 1992.
- QUEIROZ, A. I. & V. ALMADA (1994) Alguns padrões de comportamento da toupeira-de-água (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy) observados em cativeiro. Actas do I Congresso Nacional de Etologia Lisboa, 28-30 Novembro 1991: 191-201
- QUEIROZ, A. I. & V. ALMADA (in press) Some behaviour patterns of the Russian desman (*Desmana moschata* L.), observed in captivity. Seminar on desmans and water-shrews. Convenção de Berna. P.N.Ordesa y Monte Perdido (Espanha), Junho 1995.
- QUEIROZ, A. I.; ALVES, H. & V. ALMADA (1993) The small hydro plants: predicted impacts on the Pyrenean desman populations (*Galemys pyrenaicus* Geoffroy) specimens in short time captivity. Proceedings of the Meeting on the pyrenean desman. Lisboa, Sept. 1992.
- QUEIROZ, A.I.; A. BERTRAND & G. KHAKHIN (1994) Status and Conservation of Desmaninae in Europe. T-PVS (94)22, Convention de Berne; Conseil de L'Europe.67 pp + anexos.
- QUEIROZ, A.I.; QUARESMA, C.M.; SANTOS, C.P.; BARBOSA, A. & H. CARVALHO (in press) Desman distribution in Portugal - current knowledge. Seminar on desmans and water-shrews. Convenção de Berna.P.N. Ordesa y Monte Perdido (Espanha), Junho 1995.
- QUILLIAM (1966) The mole's sensory apparatus. J. Zool., Lond. 149: 76-88
- RAHM (1960) Note sur les spécimens actuellement connus de *Micropotomogale (Mesopotomogale) ruwenzorii* et leur repartition. Mammalia 24:511-515
- RAMEL-ORENGO, C. (1995) La recherche alimentaire chez le desman des Pyrenes *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811): études experimentales. Relatório de estágio. D.E.A. "Sciences du comportement et neurosciences cognitives". Université Paul Sabatier, Toulouse. 56 pag (policopiado)

- RICHARD, B. & A. VALETTE VIALARD (1969) Le desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*). Notes sur sa biologie. *Terre et Vie*, 23:225-245
- RICHARD, B. & MICHAUD (1975) Le carrefour trachéen dans l'adaptation du desman de Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) à la vie dulçaquicole. *Mammalia*, 39(3):467-477
- RICHARD, B. (1973) Capture, transport and husbandry of the pyrenean desman. *Internatl. Zoo. Yearb.* 13:174-177
- RICHARD, B. (1981a) La detection des objects en milieux aquatique et aerien par le desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) *Behavioural Processes* 6(2):145-159
- RICHARD, B. (1981b) L'occupation de l'espace à trois dimension par le desman des Pirenées *Galemys pyrenaicus*, Insectivora, Talpidae. *Boll.Zool.*48:329-334
- RICHARD, B. (1982) La sensibilité tactile de contact chez le desman (*Galemys pyrenaicus*). *Biol.Behav.* 7(4):325-333
- RICHARD, B. (1985a) Etude preliminaire sur les rytmes d'activité du desman (*Galemys pyrenaicus*) en captivité (Insectivores, Talpidés). *Mammalia*, t.49(3):317-323
- RICHARD, B. (1985b) The sensorial world of the Pyrenean Desman, *Galemys pyrenaicus*. *Acta Zool.Fennica*, 173: 255-258
- RICHARD, B. (1985c) Preadaptation of the Desman to semi-aquatic life. *Zeitschrift fur angewandte Zoologie*: 11-23
- RICHARD, B. (1986) Le desman des Pyrénées -un mammifère unconnu à decouvrir. Ed. Rocher, Paris.
- RICHARD, P.B. & SCHROPFER, R.(1989) *Galemys pyrenaicus* (Talpidae) - Locomotion und Nahrungssuche im wasser/ Locomotion and search for food in the water, Film E 2944 des IWF, Gottingen 1988. Publikation von SCHROPFER, R.; RICHARD, P.B. & M. RUTHARDT, *Publ.Wiss.Film., Sekt.Biol., Ser.20, Nr.12/E 2944, 12S.*
- RUMKE, C. G. (1985) A review of fossil and recent Desmaninae (Talpidae, Insectivora). *Utrecht Micropal.Bull.Sp.Pub.*, 4: 1-241
- RUTHARDT & SCHROPFER (1985) Zum Verhalten der Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) unter Wasser. *Angewandte Zoologie* 72: 49-57
- RUTOVSKAYA, M. (1995) The behaviour of the Russian Desman (*Desmana moschata*). DOC T-PVS-ORD (95) 9. Seminar on desmans and water-shrews. Bern Convention. P.N.Ordesa y Monte Perdido (Espanha),
- RZEBIK-KOWALSKA, B. & PAWLOWSKI (1994) *Ruemkelia* (Mammalia, Insectivora, Talpidae) nom.nov. for *Dibolia* RUMKE, 1985 (necLatreille, 1829). *Acta Zool.Cracov.*, 37(1): 75-76
- RZEBIK-KOWALSKA, B. (1971) The Pliocene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland 1. Erinaceidae and Desmanidae. *Acta Zool.Crac.*, 16:435-461
- SANTAMARINA, J. (1993) Trophic resources of *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) in relation with water quality. *Proceedings of the Meeting on the pyrenean desman. Lisboa, Sept. 1992.*
- SANTAMARINA, J. & GUITIAN (1988) Quelques donnés sur le regime alimentaire du desman (*Galemys pyrenaicus*) dans le nord-ouest de l'Espagne. *Mammalia*, t.52,n°3:302-307
- SCHEICH, H.; G. LANGNER; C. TIDEMANN; R. COLES & A. GUPPY (1986) Electro-reception and electrolocation in platypus. *Nature*, 319: 401-403
- SCHLEGEL, P.A. & P.B. RICHARD (1992) Behavioural evidence against possible subaquatic electrosensitivity in the pyrenean Desman *Galemys pyrenaicus* (Talpidae, Mammalia). *Mammalia*, t.56, n° 4: 527-532.
- SCHLOETH, R. (1980) Freilandbeobachtung an der Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), im Schweizerischen National Park. *Rev.Suisse Zool.* 87: 937-939
- SCHLUMBERGER, J. (1968) Étude d' histologie et de biologie du larynx chez la Taupe. *Jour.de l'Anat. et Phys.*, 45: 125-215.
- SCHREUDER, A. (1940) A revision of fossil watermoles. *Arch.Neerl.Zool*, 4: 201-333
- SCHROPFER, R.(1989) *Neomys fodiens* (Soricidae) - Lokomotion und Nahrungssuche im Wasser. Film E 2898 des IWF, Gottingen 1988. Publikation von RUTHARDT, M. & R. SCHROPFER , *Publ.Wiss.Film., Sekt.Biol., Ser.20, Nr.11/E 2898, 7S.*
- SIEGEL, S. (1956) *Estatística não-paramétrica (para as ciências do comportamento)*. McGraw-Hill. 350 pag.

- ITNIK, K. et al (Eds.) (1980) *Desmana moschata* - Ukrainian Red Data Book. Kiev, Nauka Dumka, 504 pp (in Ukrainian).
- KOCZEN, S. (1993) New records of *Parascalops*, *Neurotrichus* and *Condylura* (Talpinae, Insectivora) from the Pliocene of Poland. *Acta Theriologica* 38(2): 125-137
- KOKOLOV, W. (1962) Adaptations of the mammalian skin to the aquatic mode of life. *Nature*, 195: 464-466.
- KOKOLOV, W.; O. CHERNOVA; E.P. ZINKEVICH & G. KHAKHIN (1977) Specific subcaudal gland of *Desmana moschata*. *Zool.J.* 36(2): 250-256 (em russo, resumo em inglês)
- SPIEGEL, M. (1994) *Estatística*. 3ª edição- Makron books. Mc-Graw-Hill..643 pag.
- STEIN (1989) Bone density and adaptation in semi-aquatic mammals. *J. Mamm.*, 70(3): 467-476.
- STEPHENSON, P.J. (1994) Resting metabolic rate and body temperature in the aquatic tenrec *Limnogale mergulus* (Insectivora: Tenrecidae) *Acta Theriologica* 39 (1): 89-92
- STEPHENSON, R.; P.J. BUTLER; N. DUNSTONE & A.J. WAOKES (1988) Heart rate and gas exchange in freely American mink *Mustela vison*. *J.exp.Biol.* 134: 435-422
- STONE, D. & GORMAN (1990) *The Natural History of Moles*. Cristopher Helm, A&C black, London.
- STONE, D. (1985) Home ranges movements of Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora: Talpidae). *Zeitschrift fur angewandte zoologie*: 25-36
- STONE, D. (1987a) The social ecology of the pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora, Talpidae), as revealed by radiotemetry. *J.Zool.,Lond.*212:117-129
- STONE, D. (1987b) The activity patterns of the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora: Talpidae), as determined under natural conditions. *J.Zool.,Lond.*213:95-106
- TARASOFF, F.J. & A.P. WHITT (1972) Locomotory patterns and external morphology of the river otter, sea otter and harp seal (Mammalia). *Can. J.Zool.* 50: 915-929
- TOMPSON, S.D: (1988) Thermoregulation in the water opossum (*Chironectes minimus*): an exception that "proves" a rule. *Physiol.Zool.* 61: 450-460
- TRUTAT, M. E. (1891) *Essai sur l'histoire naturelle du Desman des Pyrenées*. Imp. Douladoure, Toulouse: 107 pp.
- VOGEL, P. & F. BESANÇON (1979) A propos de la position systematique des genres *Nectogale* et *Chimarrogale* (Mammalia, Insectivora). *Rev.Suisse Zool.*, 86(2): 335-338
- VOGEL, P. (1983) Contribution à l' ecologie et à la zoogeographie de *Micropotamogale lamottei* (Mammalia, Tenrecidae). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 38: 37-49
- VOGEL, P. (1990) Body temperature and fur quality in swimming Water-shrews, *Neomys fodiens* (Mammalia, Insectivora). *Z. Säugetierkunde* 55: 73-80
- W.C.M.C. (1990) *1990 IUCN Red List of Threatened Animals*. IUCN - The World Conservation Union. Publications Services Unit.
- WILLIAMS, T.M. (1983) Locomotion in the north american mink, a semi-aquatic mammal. 1. Swimming energetics and body drag. *J.exp.Biol.* 103: 155-168.
- YALDEN, D.W. (1966) The anatomy of mole locomotion. *J.Zool., Lond.* 149: 55-64
- YATES, T.L. & D. MOORE (1989) Speciation and evolution in the family Talpidae (Mammalia: Insectivora). 5º ITC, Roma (resumo da comunicação oral)
- YATES, T.L. & I.F. GREENBAUM (1982) Biochemical systematics of North American Moles (*Insectivora, Talpidae*). *J.Mammal.* 63: 368-374
- ZIEGLER, A. C. (1971) Dental homologies and possible relationships of recent Talpidae. *J.Mamm.*, 52:50-68