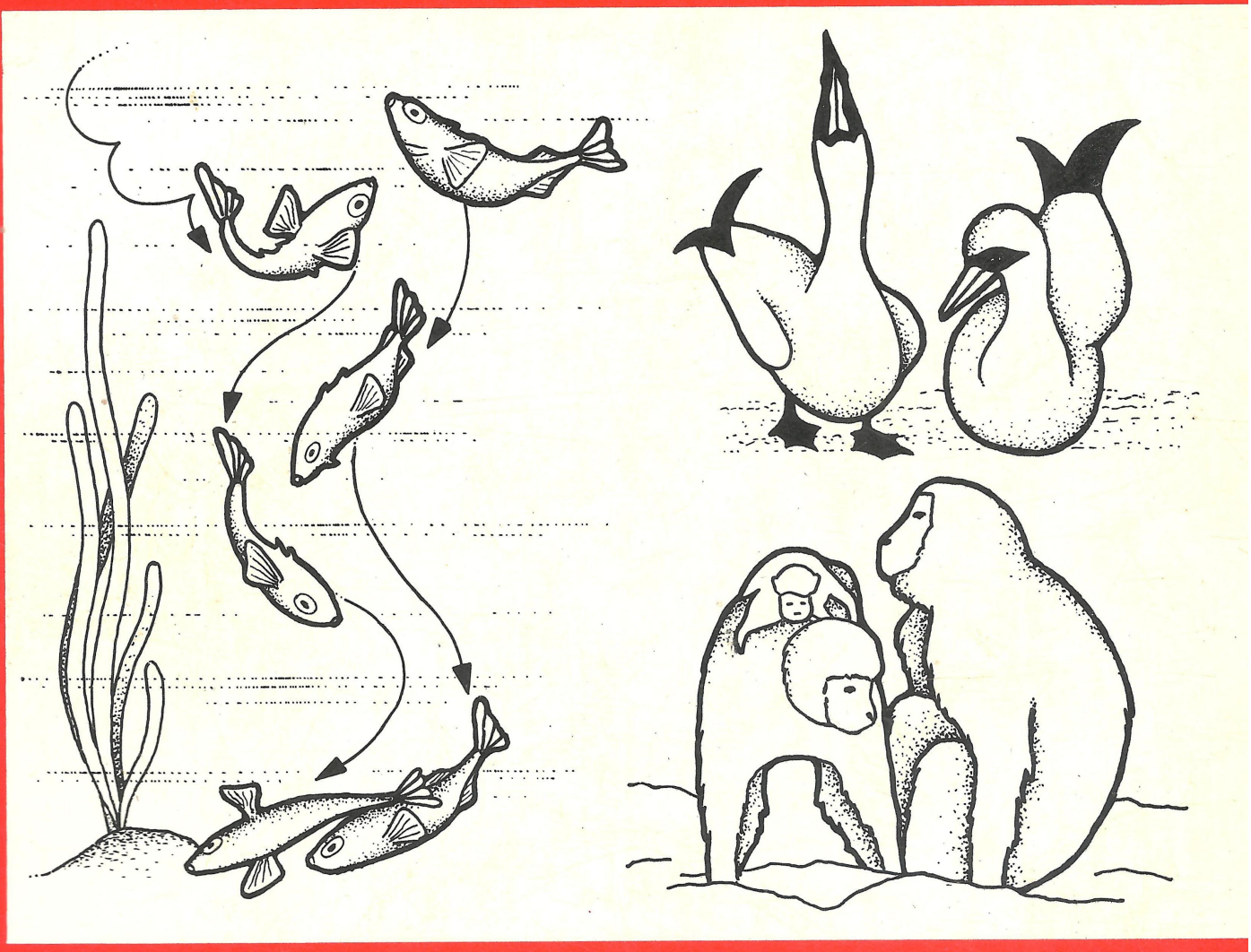
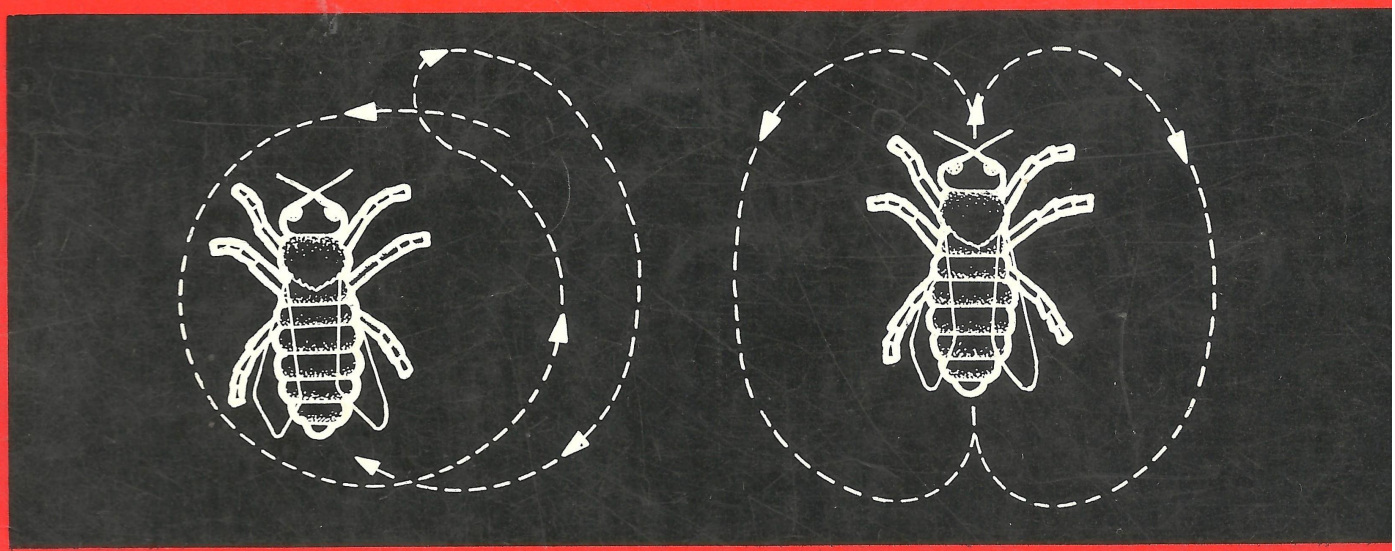
ETOLOGIA





nossa capa

Fig. 1 – Estágios da corte de um casal de esgana-gatas de três espinhos (De TINBERGEN, N., 1951, *The Study of Instinct.* Oxford University Press, Oxford.).

Fig. 2 – Exibição que derivara dos movimentos de intenção de voar (A atitude de "apontar-o-céu" do ganso-patola (*Sula bassana*). Estes animais exibem essa atitude antes de deixar o ninho. Note-se que a cabeça e o pescoço são esticados e que as asas são erguidas. Essa exibição permite que os animais coordenem sua saída do ninho; enquanto um dos animais está adotando essa postura, o outro nunca sai do ninho. (De Nelson, J.B. (1965) *Brit. Birds,* 58, 313-36).

Fig. 3 – Macacos-de-gibraltar (*Macaca Sylvanus*). No original uma sequência de desenhos mostra uma interação social bastante característica, em que um macho sub-adulto utiliza um bebê para poder se aproximar de um macho adulto.
Nesta figura ele apresenta um bebê ao macho adulto. Após esta apresentação o macho sub-adulto consegue sentar-se perto do adulto, e pode então limpar a pelagem desse adulto. (De Deag, John M. (1980). O comportamento social dos animais EDUSP - São Paulo).

Fig. 4 – As "danças" das abelhas (*Apis mellifera*). (a) A dança circular, na qual a abelha, pousada no favo, executa uma série de movimentos formando círculos, alternadamente no sentido horário e anti-horário. (b) A dança do requebrado, na qual a abelha se desloca formando um desenho em forma de oito; nesta "dança", a abelha sacode o abdomen ao percorrer a linha reta que fica entre os dois semicírculos. (De Frisch, K. Von (1950). *Bees: Their Vision, Chemical Senses, and Language.* Cornell University Press, Nova Iorque, e Jonatham Cape, Londres.).

I ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA

Jaboticabal, 10 a 13 de Outubro de 1983

COMISSÃO ORGANIZADORA

Coordenador Geral:

MATEUS JOSÉ RODRIGUES PARANHOS DA COSTA

Coordenador Adjunto:

JOSÉ CARLOS MESQUITA

Comissão Técnico-Científica:

Dr. MARCOS MACARI

Dr. ROBERTO GOMES DA SILVA

Dr. ENOCH BORGES DE OLIVEIRA FILHO

Prof. ANTONIO FERNANDES NASCIMENTO JUNIOR

ANAIS DO

I ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA

EDITORES:

- AZESP - *ASSOCIAÇÃO DOS ZOOTECNISTAS DO ESTADO DE SÃO PAULO.*

- FCAVJ - *FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS - UNESP - CAMPUS DE JABOTICABAL*

- FUNEP - *FUNDAÇÃO DE ESTUDOS E PESQUISAS EM AGRONOMIA, MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA.*

APRESENTAÇÃO

A realização de um encontro entre pessoas interessadas em Etologia já se fazia necessário, pois apesar de algumas reuniões técnico-científicas e um simpósio (Simpósio Brasileiro de Etologia) já terem sido realizados, pouca repercussão houve no meio das Ciências Agrárias. Assim, este I Encontro Paulista de Etologia teve por finalidade promover uma aproximação mais efetiva entre pesquisadores das áreas básicas (Biologia, Psicologia, Ecologia, etc) com pesquisadores das áreas aplicadas de Produção Animal e Vegetal (Zootecnia, Veterinária e Agronomia).

Esta maior aproximação, revestiu de grande importância o referido Encontro, uma vez que desde há muitos anos as pesquisas etológicas vem sendo realizadas com animais agropecuários e muitas vezes desvinculada dos aspectos produtivos destes animais. Portanto, a aplicação dos estudos etológicos na avaliação de práticas agropecuárias, principalmente no que se refere ao manejo, contribuirá de maneira significativa para promover uma maior racionalização das mesmas.

Esta união entre pesquisadores de área diversas certamente despertará e estimulará a formação de grupos de pesquisas, envolvendo diversas instituições ou centros de pesquisa.

Desta forma, esta publicação se consagra por ser o primeiro trabalho, resultante da integração destes pesquisadores.

MATEUS JOSÉ RODRIGUES PARANHOS DA COSTA
Coordenador Geral

AGRADECIMENTOS

A Comissão Organizadora do I Encontro Paulista de Etologia agradece ao apoio que recebeu das Instituições e Firmas abaixo relacionadas, que possibilitaram a realização deste evento.

- Associação dos Zootecnistas do Estado de São Paulo.
- Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP - "Campus" de Jaboticabal.
- Fundação de Estudos e Pesquisas em Agronomia, Medicina Veterinária e Zootecnia.
- Banco Noroeste S/A.
- Indústria de Medicamentos Veterinários (IMEVE) Ltda.
- Café UTAM Ltda.
- Cervejaria Antarctica Paulista S/A.
- Agro Livro Ltda.

ANAIS DO I ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA
JABOTICABAL, S.P. - 1983

CONTEÚDO

	Página
INTRODUÇÃO AO DESENVOLVIMENTO HISTÓRICO E AOS PRINCÍPIOS BÁSICOS DA ETOLOGIA - W.H. DE A. CUNHA.....	01
ASPECTOS GENÉTICOS DO COMPORTAMENTO - N.G. CAIRASCO.....	35
O COMPORTAMENTO COMO FORMA DE ADAPTAÇÃO - A.. F. NASCIMENTO JÚNIOR.....	45
NEUROFISIOLOGIA DO COMPORTAMENTO - J. MARINO NETO.....	63
ENDOCRINOLOGIA E COMPORTAMENTO SEXUAL - E.B.DE OLIVEIRA FILHO.....	67
A SOCIOBIOLOGIA - A.F. NASCIMENTO JUNIOR.....	83
DEFICIÊNCIAS NUTRICIONAIS E COMPORTAMENTO - L. M. DE OLIVEIRA.....	107
"STRESS" E COMPORTAMENTO - I. MELITO.....	135
MESA REDONDA - METODOLOGIAS ESPECIAIS UTILIZADAS NAS OBSERVAÇÕES DO COMPORTAMENTO ANIMAL.	
INDICADORES INDIRETOS NO ESTUDO DO COMPORTAMENTO - C. ADES.....	139
MOTIVAÇÃO: ALGUNS ASPECTOS POUCO CONVENCIONAIS - S.M. DE CARVALHO.....	157
UM REGISTRADOR SIMPLES PARA REGISTRO CONTÍNUO DE EVENTOS COMPORTAMENTAIS - W.R. SCHMIDEK;S. M. NISHIDA; N. NEGRÃO; R. VIEIRA.....	163
SIMPÓSIO SOBRE COMPORTAMENTO DE INSETOS	
COMPORTAMENTO DE MOSCAS DAS FRUTAS - M.M.T. DA SILVA; S. BRESSAN; M.H. SIMÕES; Y.J. POLLONI.....	167

Página

COMPORTAMENTO SOCIAL DE FORMIGAS - C.R.F. BRANDÃO..... 183

VISITA DAS ABELHAS SOCIAIS ÀS FLORES - V.L.I. FONSECA & A. KLEINERT-GIOVANNINI..... 187

SIMPÓSIO SOBRE COMPORTAMENTO DE VERTEBRADOS

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM PEIXES DE ÁGUA DOCE - A.E.A. DE M. VAZZOLER..... 195

EFEITOS AMBIENTAIS NO COMPORTAMENTO TERMOREGULADOR DE SUÍNOS - M. MACARI..... 209

COMPORTAMENTO DE BOVINOS EM PASTAGENS - R.M. DE MIRANDA..... 217

RESUMOS - COMUNICAÇÕES CIENTÍFICAS

REAÇÕES A ALIMENTO DE PLANÁRIAS *Dugesia tigrina* MANTIDAS EM DIFERENTES CONDIÇÕES AMBIENTAIS - I.A.D. PALMA..... 239

ESTUDO ETOLÓGICO DO COMPORTAMENTO DE OBREIRAS DE SAÚVA (*Atta sexdens rubropilosa* Forel), RELATIVAMENTE A DEPÓSITOS DE REFUGO - P.R.G. LEITE & W.H. DE A. CUNHA..... 240

REARRANJO DAS PARTÍCULAS DO DEPÓSITO DE REFUGO POR OBREIRAS DE SAÚVA (*Atta sexdens rubropilosa* Forel): UM ESTUDO ETOLÓGICO - P.R.G. LEITE & W.H. DE A. CUNHA..... 241

ORGANIZAÇÃO DA ESCAVAÇÃO EM OBREIRAS DE *Atta sexdens rubropilosa*: A ATRAÇÃO POR TÚNEIS INICIADOS - M.M.P. RODRIGUES & F.L. RIBEIRO.... 242

ESTUDO COMPARATIVO DO COMPORTAMENTO DE 4 ESPÉCIES DE *Megalomyrmex* Forel (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: MYRMICINAE) - C.R.F. BRANDÃO; 243

BIOECOLOGIA DE MOSCAS DE FRUTAS DO GÊNERO *Anastrepha* (DIPTERA-TEPHRITIDAE) EM JABOTICABAL, SP. - O.A. FERNANDES; A.C. BUSOLI; L.C. DONADI; R.A. ZUCCHI..... 244

Página

ASPECTOS ECO-ETOLÓGICOS DA ACEITAÇÃO DE LARVAS TRANSFERIDAS NA CRIAÇÃO ARTIFICIAL DE RAINHAS *Apis mellifera* L. - E. CORBELLA..... 246

ESPAÇO E O PROGRAMA DE CONSTRUÇÃO DA TEIA NUMA ARANHA ORBITELA: RESULTADOS PRELIMINARES - C. ADES & J.A. ROSSETTO..... 247

VARIÁVEIS ECOLÓGICAS NO ARMAZENAMENTO DE PAPEL DO HAMSTER: EFEITOS, A CURTO E LONGO PRAZO, DA DISTÂNCIA - R.F. GUERRA & C. ADES.. 248

EFEITOS DA PRIVAÇÃO SOBRE O CONSUMO E O ARMAZENAMENTO DE ALIMENTO, A CURTO E A LONGO PRAZO, NO HAMSTER *Mesocricetus auratus* - E. OTTA & C. ADES..... 250

COMPORTAMENTO DE VACAS HOLANDESAS EM PASTAGENS - M.J.R.P. COSTA; J.C. MESQUITA; A.A. JUNQUEIRA FILHO; J.C. PANZANI; V.M. STEFANI..... 251

ALGUMAS CONSIDERAÇÕES SOBRE A IDENTIFICAÇÃO DE BOVINOS EM PASTAGENS, PARA FINS DE ESTUDOS ETOLÓGICOS - M.J.R.P. & H.S. PEDROSA FILHO..... 252

ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE BUBALINOS EM CONFINAMENTO - C.A. FRÉ; F. BACCARI JR.; A.L.F. CARIOLA; V.R.A. MARTINS..... 253

TRANSPORTE DE FILHOTES DE JACARÉ-DE-PAPO - AMARELO, *Caiman latirostris* Daudin, 1802 - F. L. WIDHOLZER & M.T. QUEIROZ MELO..... 254

INTRODUÇÃO AO DESENVOLVIMENTO HISTÓRICO E AOS PRINCÍPIOS BÁSICOS DA ETOLOGIA

Walter Hugo de Andrade Cunha*

A etologia, como geralmente outras ciências empíricas, teve seus inspiradores, precursores, fundador e promotores.

Inspiradores são os que de certa forma estabelecem um grande quadro conceitual dentro do qual determinado estudo ganha sentido. No caso da investigação do comportamento desempenharam esse papel, ao que nos parece, como um inspirador mais remoto, Descartes, e, como um inspirador mais recente, Darwin.

Entre os precursores da etologia destacamos Whitman, Heinroth, Craig e von Uexküll, por haverem provido a etologia de seus primeiros fatos e, mesmo, de uma concepção inicial de como explicá-los.

Foi por ter sido o primeiro a formular a respeito desses fatos uma teoria ampla que não apenas serviu para ordená-los e interpretá-los como também para delinear investigações empíricas mais pormenorizadas a seu respeito que Konrad Lorenz veio a ser reconhecido como fundador da nova disciplina.

Promotores são os que, trabalhando geralmente dentro do quadro teórico originalmente estabelecido pelo fundador, ajudam a disseminar esse quadro, ou, através de novas descobertas, contribuem para consolidá-lo ou ampliá-lo. Grandes promotores da etologia foram Tinbergen e Baerends, entre outros. Mas promotores ainda que modestos da etologia, num sentido, são os conferencistas que participam deste Encontro e, tenho a esperança, serão provavelmente muito dos estudantes aqui reunidos.

Nas páginas seguintes tentaremos traçar, com passadas, infelizmente nem sempre tão breves como desejaríamos, os movimentos que nos parecem ter sido os mais importantes da nova ciência, delineando, ao mesmo tempo, suas contribuições em termos de doutrina e achados.

O inspirador inicial dos modernos estudos do comportamento foi, sem dúvida (Boring, 1929; Herrnstein e Boring, 1965; Watson, 1971) o filósofo francês René Descartes (1641), ao conceber, o mecanismo natural do reflexo como uma explicação do comportamento animal, e, até do comportamento humano onde não houvesse a intervenção da razão. Mas, ao separar radicalmente o espirito e o corpo como duas ordens incomensuráveis de substâncias, e ao sediar os princípios da ação em ambas, Descartes pôs em marcha também uma ciência do comportamento dividida em dois ramos - um psicológico e outro biológico - que, freqüentemente,

*Depto de Psicologia Experimental - Instituto de Psicologia, USP - Ribeirão Preto - SP.

ao longo de sua ainda breve história, ora se chocam, ora se aproximam (Cunha, 1982).

A psicologia conforme se sabe, concentrou seu interesse no homem - o único ser dotado de alma racional, segundo Descartes. Na medida em que se interessou pelos animais, o fez, frequentemente, como uma forma de esclarecer problemas humanos que ela não podia, por algum razão, estudar diretamente no homem. Quanto à biologia do comportamento, tomou a forma tanto de descrições bionômicas do comportamento animal nas mãos dos grandes naturalistas como a forma de estudos de fisiologia.

Darwin foi, sem dúvida, um inspirador dos estudos biológicos do comportamento animal, bem como da psicologia comparada, ao formular os princípios da evolução orgânica e ao incluir o comportamento - ainda que visto como evidência da mente animal - entre os testemunhos do processo seletivo (Warden, Jenkins e Warner, 1935, p. 5; Cunha, 1964, p 19). Ele foi, além disso, o primeiro a estender a noção de comportamento, geralmente restrita ainda hoje, talvez indevidamente, ao movimento muscular, também ao crescimento, dilatação e turgescência fotoestimulados de plantas e partes de plantas (Warden, Jenkins e Warner, 1940; Bell, 1959; Eibl-Eibesfeldt, 1970). Assistido por seu filho Francis, Darwin foi pioneiro em mostrar, por meio de experimentos relatados na obra "O poder do movimento nas plantas", publicada em 1890, como as raízes, ao crescerem, contornam, por meio de movimento rotatório irregulares, certos obstáculos, selecionando, ao infiltrarem-se entre regiões e propriedades do solo, as mais benéficas ao desenvolvimento da planta.

No entanto, Darwin não pode ser considerado como o fundador, mas, apenas, como um inspirador da moderna etologia. Isto porque, sendo a teoria da evolução a principal contribuição de Darwin, e sabido como é que o comportamento não deixa fósseis, era natural que os seus estudos e os sob sua influência direta se orientassem para testemunhos mais concretos do processo evolucionário: os caracteres anátomo-morfológicos dos organismos. Nas palavras de Thorpe (1956, p. 37), "Darwin foi naturalista de campo; no entanto, como Elton o mostrou, sua promulgação da teoria da seleção natural teve o extraordinário resultado de encaminhar os estudiosos dos animais terrestres para dentro de casa por cinqüenta ou mais anos, onde, como embriólogos, anatomistas comparados e, ao fim de um longo tempo, fisiólogos comparados, tentara explicitar, com técnicas que na ocasião eram novas e excitantes, as implicações plenas da nova e impressionante generalização". (Já no campo oceonográfico, as especulações darwinianas teriam tido efeito diversos, segundo Thorpe, e os exploradores marinhos não correram o risco de se transformar em zoológos de laboratório, tanto que fundaram diversas estações marinhas). Ainda segundo Thorpe, foi necessário o estímulo de uma "nova" disciplina - a ecologia, que, na verdade, seria um renascimento dos antigos estudos denominados "bionômicos" para reconduzir ao

campo, os biólogos interessados nos animais terrestres, e estimular a realização, lá mesmo, de observações e experimentos. Finalmente, segundo Thorpe, a obra de Darwin teve, no que respeita ao comportamento, um efeito semelhante ao que exerceu sobre a bionomia. Ou antes, teria tido até maior, pois somente depois da reformulação de nossas idéias acerca do instinto, em 1935, a investigação naturalística do comportamento recrudesceria. E, "assim como com a ecologia, a adoção de um termo comparável, etologia, teve efeito importante nesse resultado" (Thorpe, 1956, p.37).

Concordamos com Thorpe quanto ao papel da etologia no renascimento dos estudos de campo sobre o comportamento. Não nos parece necessário concordar com ele, porém, quanto ao efeito supostamente mais prolongado da teoria darwiniana em desestimular as observações de campo acerca do comportamento do que em desestimular a ecologia. Antes, parece-nos, com Miller (1962, Cap. XIV), que, depois de um período pouco produtivo, centrado na especulação e no "método anedótico"*, o estudo comparado do comportamento animal, tanto por biólogos quanto por psicólogos, florescia rapidamente e achava-se, mesmo, num dos seus melhores momentos, nos últimos anos do século XIX e princípios do século atual, quando novos acontecimentos fizeram com que a corrente investigativa esmorecesse, primeiro na biologia, e, depois, na psicologia, para ser ressuscitada apenas quando do advento da etologia comparada.

O primeiro desses acontecimentos foi o aparecimento da nova ciência da citogenética, surgida graças a desenvolvimentos ocorridos no campo da biologia, a saber: primeiro, a hipótese de Augusto Weismann, da continuidade do plasma germinativo e do cromossomo como constituido a base física da herança; segundo, a redescoberta, em 1900, por Correns na Alemanha, De Vries na Holanda e Tschermak na Áustria, das primeiras leis de hereditariedade que haviam sido formuladas por Gregório Mendel em 1865 (Moulton e Schifferes, 1945, pp. 545-552; Miller, 1962, Cap. XIV; Cunha, 1965); e, finalmente a percepção, feita independentemente pelo alemão Boveri e pelo americano Sutton, do "paralelo entre o que um cromossomo fazia ao microscópio e o que os genes mendelianos faziam nas experiências de procriação" (Miller, 1962, p. 255). Essas novas descobertas teriam constituído, segundo Miller, para os biólogos até então dedicados ao estudo do comportamento no seu ambiente natural, "setores de pesquisa mais abundante de promessas.

Quanto aos psicólogos que se dedicavam a estudos de campo acerca do comportamento, foi outro acontecimento, segundo Miller, que os fez mudar de rumo; a descoberta, por Pavlov, dos reflexos condicionados, calcados explicitamente (Pavlov,

---

* Ou seja, o uso pouco crítico, fundado no exemplo do próprio Darwin, de relatos populares sobre a sagacidade animal para fins científicos (Cunha, 1964).

1927) sobre o reflexo cartesiano, juntamente com a alegação pavloviana de que qualquer comportamento, por mais complexo que fosse, se constituía de respostas simples encadeadas pelo processo automático do condicionamento. No dizer de Miller (1962, p.255), "as descobertas russas introduziram um método analítico, em lugar do estudo ecológico dos animais, em seus 'habitats' naturais", pois "parecia muito mais fácil e aconselhável estudar os átomos básicos do comportamento num laboratório, onde as condições podiam ser convenientemente controladas" e onde se podia efetuar medidas com precisão, do que "afastar todas as coisas imprevistas que podiam influenciar o 'habitat' natural".

O método dos reflexos condicionados foi saudado por Watson (1919, 1925) como o método adequado para, substituindo a desacreditada introspecção, fundar o estudo objetivo do comportamento (Kimble, 1961, p. 23). A tarefa da psicologia científica agora consistia em estudar como se formavam novos reflexos a partir dos reflexos já existentes. E, como um reflexo seria aproximadamente a mesma coisa em qualquer animal, não importava que animal fosse escolhido, desde que fosse adaptável ao laboratório (Miller, 1962, Cap. XIV). O rato, certamente por seus notáveis instintos domésticos, já que vive na casa do homem, tendeu a ser o animal cada vez mais escolhido para esses estudos, até o ponto de por volta de 1920, e até cerca de 1940, cerca de dois terços ou mais dos estudos realizados nos laboratórios psicológicos se dirigirem ao rato como objeto de estudo (Beach, 1950).

Deve-se notar que essa mudança de direção, que no caso dos biólogos, quer no caso dos psicólogos, não foi de todo sem relação com suas preocupações prévias. De fato, ao aproximarem-se dos estudos citogenéticos, os biólogos continuavam interessados num particular problema da teoria da evolução, que era a questão de como se transmitiam as características herdadas de uma espécie. E os psicólogos, por sua vez, vindos de uma formação na filosofia empirista, com sua ênfase na determinação ambiente, e estando, na prática geralmente a braços com o problema da educação, também mostravam coerência com sua antiga orientação, já que o conceito de reflexo, original ou adquirido, era essencialmente, uma interpretação de como o meio ambiente controla o comportamento (Cunha, 1965).

Uma consequência dessas novas orientações, as quais resultaram na entrega dos estudos do comportamento animal inteiramente aos psicólogos de laboratório partidários do reflexo, foi o movimento ambientalista conhecido como o movimento anti-instinto, que dominou a psicologia americana entre 1920 e 1940. O termo instinto foi banido, durante esse tempo, do vocabulário científico, e apenas foi reintroduzido nesse vocabulário quando, com os etólogos europeus, os trabalhos de campo foram retomados e acumularam provas no sentido da existência de padrões complexos de comportamento que não podiam ser considerados re

flexivos nem adquiridos por condicionamento (Ross e Denenberg, 1960, p. 45).

Para o estabelecimento da etologia tiveram papel importante zoólogos que, aqui, classificamos como precursores dessa ciência. Nessa condição, e com base em autoridades da etologia (Lorenz, 1950; Thorpe, 1956; Hinde, 1959), incluimos Charles Otis Whitman, Oskar Heinroth, Wallace Craig e Jakob von Uexkull.

Whitman, zoólogo norte-americano, verificou, ao estudar pombos, que certos movimentos endógenos, estereotipados (como o ato de ingerir água - exclusivo dos pombos entre as aves - por sorveduras), eram tão característicos e definidores do que se entende taxonomicamente por uma espécie ou um gênero, família, ordem, etc., como o são estruturas corporais. Whitman escreveu, em 1898, a sentença que alguns consideram o início inspirador em sua forma atual: "Instintos e órgãos devem ser estudados do ponto de vista comum da descendência filética".

Heinroth, estudando os movimentos endógenos de várias espécies de patos e gansos, apontou a possibilidade de aplicar a noção de homologia - anteriormente aplicada a caracteres morfológicos apenas - a esses movimentos, e, portanto, a possibilidade de utilizar os movimentos endógenos na reconstituição da descendência filética.

Craig, em 1918 (Hinde, 1959) teria sido o primeiro cientista a transpor-se do estágio descritivo para o teórico, em etologia, com sua proposição de que o comportamento instintivo - o comportamento típico de uma espécie - abrangia duas fases distintas: uma fase, dita de comportamento apetitivo, formada de atos variados mas repetidos, geralmente locomotores, em que estaria presente uma busca de certos estímulos, e uma fase, dita de comportamento consumatório, formada de movimentos estereotipados, cuja ocorrência poria fim ("consumaria") à fase variável do comportamento instintivo. O fenômeno familiar de uma galinha a percorrer um quintal, ciscando e alimentando-se poderia servir-nos de exemplo. Esticar o pescoço em várias direções, inclinar a cabeça orientada em lado para baixo, correr em meandros atrás de uma barata que seu ciscar pusesse em fuga errática, exemplificariam a fase apetitiva de seu comportamento ingestivo. Já os movimentos de desferir a bicada, com as partes do bico inicialmente apartadas e fechando-se, em seguida, sobre a presa, seguidos de erquimento da cabeça, esticamento do pescoço para o alto e movimento de deglutição, ilustrariam os movimentos da fase consumatória, estereotipados na espécie. Segundo Craig, o que o animal visaria com seu comportamento variável de busca seria sua sobrevivência, mas a obtenção de uma oportunidade para a realização de certos movimentos consumatórios. Ou, como o diria Lorenz (1955) posteriormente, a oportunidade de obter a propriocepção reforçadora geralmente conectada com esses movimentos. O leitor certamente não deixará de notar uma relação entre

essa intuição de Craig e a descoberta posterior, por James Olds (1956), de que ratos despendem bastante tempo pressionando alavancas pela simples consequência de terem correntes elétricas de intensidade liberadas em pontos definidos de seu sistema nervoso: provavelmente simulando os efeitos de estimulação proprioceptiva reforçadora geralmente ligados à realização de respostas consumatórias.

Von Uexkull (1934) introduziu, já em 1909, a idéia de que cada animal percebe e utiliza em suas reações apenas uns poucos aspectos de um ambiente à sua volta: aqueles a que está destinado, por seus estados momentâneos e pela construção de seu aparelho perceptivo-motor, a conferir um significado adaptativo em seu ciclo vital, e que constituiriam o que von Uexkull denominou a Umwelt desse animal. O carrapato fêmea, por exemplo, necessita, para o desenvolvimento de seus ovos, do sangue dos mamíferos. Para obtê-lo, os carrapatos recorreriam, segundo von Uexkull, a uma simples estratégia: agrupando-se em uma penca, dependurar-se-iam de um arbusto e saltariam sobre o primeiro mamífero que sob eles passassem. Por meio de experimentos, von Uexkull julga ter demonstrado que, para suas reações, o carrapato não dependeria do aspecto visual do mamífero, mas, sim, de uns poucos aspectos presentes do meio: ele saltaria para qualquer objeto que rescendesse a ácido butírico - componente do suor de mamíferos - e procuraria inserir sua probóscis em qualquer superfície livre de pelos que, mesmo sem ser pele, tivesse temperatura aproximada de 37°C. E o carrapato sugaria outros líquidos além do sangue, desde que com essa temperatura.

As idéias atrás expostas, dos predecessores da etologia, na verdade constituem talvez a parte mais importante da teorias de Lorenz. Coube a este, porém, o mérito de ter sido o primeiro cientista a ver claramente a significação teórica dessas idéias e de relacioná-las em uma teoria integrada do comportamento animal, em que têm um papel capital as noções lorenzianas de um bloqueio central das ações, de um mecanismo de desencadeamento inato, e de uma acumulação endógena de um potencial de ação específica. Por essa razão, segundo Thorpe (1956), Lorenz merece justificadamente o título de fundador do novo movimento. O ano de 1935, em que Lorenz publicou sua famosa obra "O companheiro como fatores no ambiente da ave", em que muitas de suas influentes idéias já se achavam delineadas, é geralmente saudado como o da fundação da etologia.

Lorenz, que trabalhou com gansos e patos sob a orientação de Heinroth, percebeu que os movimentos inatos e de valor definitório para a taxonomia identificados por Whitman e Heinnoth eram a mesma coisa que os movimentos estereotipados do comportamento consumatório de Wallace Craig. Lorenz denominou esses comportamento "movimentos endógenos", ou, também, "movimentos instintivos". Posteriormente, esses movimentos - ou melhor, coordenações motoras - passaram a ser conhecidos como "padrões

de ação fixa", "padrões fixos" ou, simplesmente, "ação fixa".

A fase apetitiva de um comportamento é, no geral, a que pode ser influída pela aprendizagem, e dá à atividade uma variabilidade de próxima, por vezes, da ação inteligentemente conduzida. Já a fase consumatória, como indicado, é constituída no geral de ítens de comportamento de origem endógena, independentes por sua forma ou coordenação de estímulos externos, e tão constantes como o são estruturas anatômicas, e, tanto quanto estas, valiosas para estudos de sistemática e filogenéticos (Thorpe, 1956).

Em 1938, Lorenz e Tinbergen, estudando o recolhimento de ovos ao ninho por parte de gansos "Grey lag", identificaram dois componentes diferentes nesse comportamento instintivo: um componente motor, o qual seria propriamente o padrão fixo de ação, e um componente de orientação. O componente motor era liberado por estímulo externo - o contato do ovo com a parte inferior da mandíbula do bico - mas, uma vez liberado, prosseguia até o final, ou seja, até a passagem do bico entre as pernas do ganso, mesmo que o estímulo externo (o ovo) fosse suprimido. Já o componente táxico - a resposta de equilibrar, sob o bico, por movimentos laterais da cabeça, o ovo que tendesse a desviar-se com relação ao eixo longitudinal do pescoço do ganso - dependia da atuação contínua do estímulo externo. Isso foi percebido substituindo-se o ovo por um modelo cilíndrico, que, curiosamente, o ganso também tendia a recolher como se fosse um ovo (O fato de enganar-se quanto ao objeto de sua ação revela, segundo Lorenz, a natureza instintiva dessa mesma ação): esse modelo eliminava os desvios laterais durante o recolhimento, de modo que o padrão motor ocorria desacompanhado do componente táxico.

Em outras ações, como na captura de uma mosca pelo sapo, os componentes são claramente discerníveis por ocorrerem em dois momentos separados: quando uma mosca passa e pousa ao lado do sapo, ele primeiro se orienta frontalmente para ela, e, só depois, lança a língua, com que captura a mosca e a recolhe (Eibl-Eibesfeldt, 1970, pl. 19). Pensou-se que essa composição do ato instintivo em dois componentes fosse invariável. No entanto, nem sempre os dois componentes estão presentes: em certas respostas consumatórias, como a ejaculação e o engolimento, o componente de orientação está ausente (Hinde, 1956, p. 574).

Aponta-se frequentemente que foi a identificação do padrão fixo que, embora nem sempre podendo ser diferenciado absolutamente do componente de orientação, permitiu à etologia progredir rápida e seguramente. Isto porque se trata de um elemento de comportamento facilmente identificável, mesmo quando constituindo uma coordenação motora complexa. Como já foi indicado, por ser estereotipado, esse padrão constitui uma base excelente para os estudos filogenéticos. De outro lado, sua identificação permite prontamente um trabalho de descrição, categori

zação e circunstanciação e, também, permite a realização de experimentos simples para verificação dos aspectos do meio que são capazes de desencadeá-lo.

Uma parte importante do sistema de Lorenz consistiu na demonstração da geração endógena e do bloqueio interno dos padrões fixos de ação. Com base em observações Lorenz mostrou que a ocorrência de um padrão fixo de ação era relacionado com duas condições: o tempo transcorrido desde a última ocorrência do padrão e o aparecimento de estímulos específicos adequados. Na verdade, era possível compensar a adequação dos estímulos privando o animal da oportunidade de exibir seus movimentos instintivos: quanto mais longamente privado estivesse o animal de oportunidades para a realização de uma coordenação motora, maior seria a probabilidade de que a apresentasse diante de meros pedaços, ou de modelos grosseiros, da situação ou objeto eficazes para liberá-la. Na ausência prolongada da estimulação apropriada, o padrão poderia mesmo ocorrer no vácuo, isto é, na ausência do estímulo externo relevante. De outro lado, uma motivação fraca para a atividade poderia ser compensada aumentando-se a adequação dos estímulos externos. Por exemplo, verificou-se que um peixe esgana-gatas ("sticleback") atacaria com tanto maior probabilidade e tão mais vigorosamente uma imitação, mesmo grosseira, de um rival, feita com massa plática, quanto mais próxima essa imitação estivesse do território do peixe; e, também, que essa probabilidade e vigor eram aumentados se a um sinal típico de um rival, como uma coloração avermelhada na parte ventral, fosse acrescentado outro sinal, também típico de rivais, que é a posição vertical e com a cabeça para baixo do modelo. Já um conspecífico real, imobilizado como o modelo, mas sem esses sinais, não provocava reações (Tinbergen, 1951).

Da consideração de fatos como os relatados acima Lorenz concluíu que uma tendência para a ação instintiva, em condições de privação de estimulação eficaz, era gerada e acumulada continuamente no sistema nervoso do animal até que um estímulo preciso, atuando sobre o mecanismo de represamento, desencadeasse a ação que a dissiparia. E concluíu, também que essa energia não era gasta se apenas os componentes táxicos da ação fossem apresentados. Tal energia foi por ele denominada energia específica de ação. Pode-se, mesmo, usar preparações fisiológicas para demonstar essas suposições. Assim, por exemplo, Lorenz (1955), referindo-se a certas observações neurofisiológicas de Sherrington - que teria sido o primeiro a descobrir, no domínio fisiológico, a geração endógena de movimentos - relata certos fenômenos intrigantes a respeito de cavalos marinhos decapitados e mantidos vivos em solução fisiológica. Os cavalos marinhos íntegros normalmente nadam graças a movimentos ondulatórios de uma nadadeira longitudinal dorsalmente situada a longo de uma fenda ou ranhura. Uma ondulação completa dessa nadadeira consiste no seu expandir-se a uma altura máxima desde o interior dessa fen

da, e, em seguida, recuar até o fundo da fenda novamente. Uma preparação constituída por um cavalo marinho decapitado, porém, apresenta essa nadadeira fixamente protraída em uma posição intermediária, isto é, não em sua altura máxima, mas, por assim dizer, a meio mastro. Pode-se, segundo Lorenz - que utilizou, nisso, a interpretação desenvolvida para esses fenômenos por Erich von Holst - prover o substituto de um cérebro à preparação apertando-se o pescoço do animal entre o polegar e o indicador de uma das mãos logo abaixo da região onde a cabeça foi seccionada. O resultado é que a nadadeira será, então retraída totalmente. Se, após algum tempo, se relaxa a pressão dos dedos, a nadadeira ondulará por algumas vezes, até fixar-se novamente em sua posição de meio mastro. Apertando-se o pescoço do animal decapitado, longamente, e, depois, relaxando-se a pressão, consegue-se até uma sequência dilatada de ondulações repetidas da nadadeira. Segundo Lorenz, esses fatos contém o essencial da Teoria etológica acerca do controle dos padrões fixos de ação por centros nervosos situados acima dos centros responsáveis pelas contrações musculares que produzem organizadamente esses padrões: os centros mais altos - geralmente, o célebro ou o gânglio cefálico - têm por função manter sob inibição contínua os centros inferiores responsáveis pelo movimento até que uma estimulação específica, pré-fixada pela organização nervosa, ocorre e elimine essa inibição.

Essa concepção da ação nervosa, de Lorens, inverteria a noção tradicional que se tem acerca do controle neural: nós não seríamos continuamente dependentes de uma estimulação para agir, mas, como um cavalo fogoso seguro pelas rédeas, apenas esperaríamos uma deixa externa para entrar em ação. Não seríamos, a rigor, responsáveis pela execução de uma ação, e, sim, apenas por mantê-la ativamente sob inibição.

O mecanismo suposto de bloqueio da ação motora é denominado mecanismo de desencadeamento inato. Na expressão de Lorenz (1955), ele se comporia de um lado perceptual e de um motor, e se assemelharia, em sua ação, a uma fechadura. O lado perceptual é como a abertura para a chave: ela seria ajustada a determinados estímulos apenas, denominados estímulos-sinais, como os que já mencionamos no caso do peixe esgana-gatos. Uma característica desses estímulos é que costumam ocorrer nos momentos biologicamente apropriados de um ciclo de vida, nos contextos naturais. O lado motor é similar em sua ação à ação da lingueta: na presença do estímulo-sinal adequado, ela libera a trava ou bloqueio, e a atividade é, então desencadeia. Algumas espécies animais nasceriam, no que respeita a certos de seus padrões de comportamento, com um MDI (mecanismo de desencadeamento inato) extremamente rígido, que só responderia a certos estímulos-sinais altamente improváveis fora da situação relevante. Já nasceriam com mecanismo com um lado perceptivo relativamente vago ou indefinido, até que a experiência o modelasse ou completasse.

É o que ocorre, por exemplo, no processo de "imprinting" da resposta de acompanhamento que os gansinhos recém-nascidos de certas espécies dão a objetos de seu ambiente. Lorenz mostrou que, inicialmente, os gansinhos tendem a acompanhar imediatamente, mal saem dos ovos, o primeiro objeto móvel que enxergam em movimento, desde que ele seja de um tamanho intermediário entre o de uma caixa de fósforos e o de uma canoa. Normalmente esse objeto é constituído pela mãe, mas, em situações de laboratório, ou excepcionais, pode ser o próprio Lorenz a andar de gatas e a vocalizar em imitação de um ganso. Segundo Lorenz (1937), esse objeto a que o gansinho apresentar, num período de umas poucas horas de seu desenvolvimento - chamado "período crítico para o 'imprinting'" - a resposta de seguimento será o objeto ao qual os gansinhos exibirão suas respostas filiais, e, posteriormente, determinará a classe dos objetos a que eles exibirão suas respostas sexuais, quando estiverem em idade reprodutiva. Segundo Lorenz, com o tempo nenhum outro objeto despertará a resposta de seguimento. Dessa forma, tudo se passa como se a evolução tivesse a espécie de um MDI amoldável, como de cera mole, que, a princípio, aceitasse uma variedade de desencadeadores, mas que, gradualmente, como que se endureceria, amoldando-se a uma classe de libertadores ou a um único libertador já experimentado.

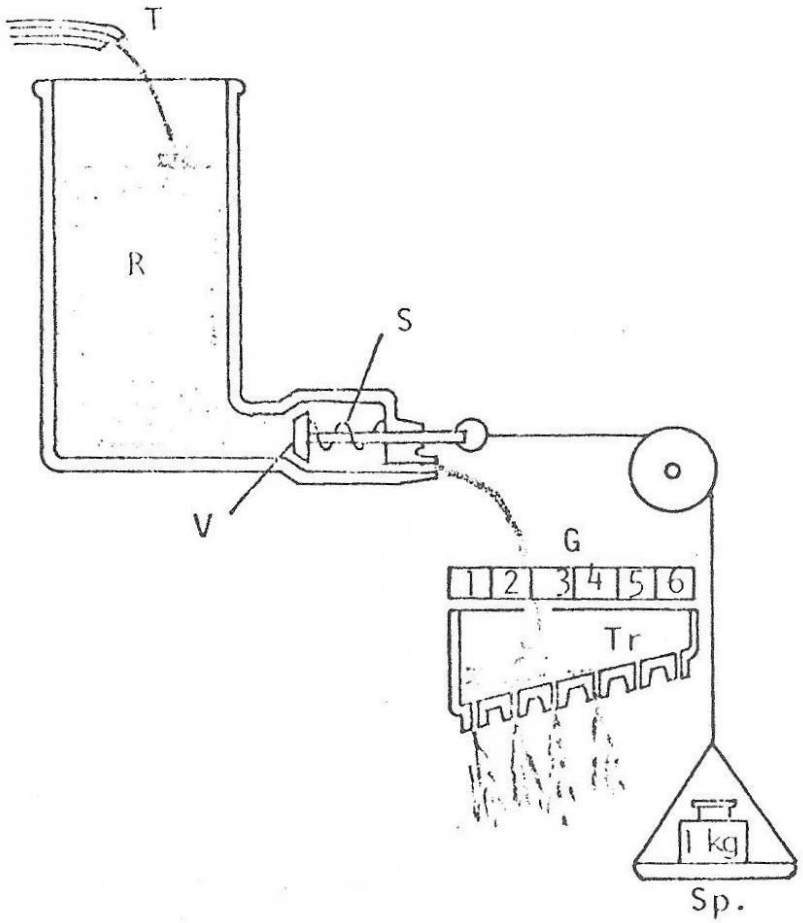
Também muito importante, no sistema de Lorenz, foi a demonstração que ele procurou prover das diferenças entre o reflexo e um padrão fixo. Essa demonstração era importante em vista da teoria adotada entre 1910 e 1940 pelos psicólogos behavioristas e os zoólogos e fisiólogos mecanicistas, segundo a qual o reflexo era a unidade fundamental de que se compunham, inatamente ou por condicionamento, todos os comportamentos complexos.

Lorenz apontou como uma diferença entre o reflexo e o instinto (movimento endógeno) o fato de que apenas este último é consumatório, e, portanto, normalmente precedido de uma atividade apetitiva. Com efeito, não se observa que as pessoas ou os animais executem longas cadeias de respostas apenas como um meio de encontrar uma situação que lhes permita executar, por exemplo, um reflexo pupilar, patelar ou de qualquer natureza. Mas observa-se, por exemplo, que muitos animais migram, ou patrulham intensamente uma área, ou apresentam outros comportamentos que normalmente têm por efeito colocá-los diante de certas situações ou estímulos (como companheiros sexuais, presas, material para construção de ninho,...) que liberam respostas consumatórias. De outro lado, enquanto o reflexo requer um eliciador específico, ou constitui, mesmo uma associação regular e constante entre uma resposta e um estímulo, o movimento instintivo, conforme já se mencionou, ocorre por vezes "no vácuo" (Por exemplo, um tecelão - "weaverbird" - normalmente faz um ninho com fibras vegetais, tecendo-o em uma urdidura complexa. Se criado com calor, luz, nutrientes, etc., suficientes, pode, chegada a época de nidificação, fazer, em cativeiro, movimentos de construção do ni-

nho fotograficamente idênticos ao de uma construção real, mas na ausência de fibras) (Lorenz, 1955). Além disso, o movimento instintivo tem sua ocorrência dependente, conforme já foi mencionado, do tempo transcorrido desde sua última ocorrência. Se esse tempo é longo, pode-se desencadear o movimento com uma estimulação mínima. Se, ao contrário, é breve, poderá ser necessário estimular o organismo fortemente para se obter, por vezes, apenas os primeiros movimentos da sequência típica, ou, mesmo, não obtê-los absolutamente. Nada disso ocorre com o reflexo. Este apresenta uma fase refratária e mesmo uma proporcionalidade entre a resposta e a estimulação, mas não ocorre por partes, nem numa dependência demonstrável com respeito ao tempo de privação.

Para expressar didáticamente as várias relações supostas em sua teoria, Lorenz (1950, p. 26) recorreu ao modelo hidro-mecânico representado na figura abaixo.

O cano (T) que fornece um fluxo constante de líquido representa a contínua geração endógena de energia específica



de ação. O líquido no reservatório **R** representa a energia disponível para a ação; quanto mais alto o seu nível, menor é o limiar de estimulação necessária para provocar a ação. A válvula **V** representa o mecanismo de desencadeamento, em que a mola **S** representa a ação inibitória dos centros mais altos. O prato da balança, Sp, que se liga à vareta da válvula **V** por um cordel apoiado em uma polia fixa, representa o setor perceptivo do mecanismo de liberação, e o peso no prato representa a estimulação externa

(valor somado da eficácia dos vários estímulos-sinais, pois se demonstrou, com o uso de modelos que faziam combinações de sinais separados, que, independentemente das combinações empregadas, cada sinal contribuía para o desencadeamento com um valor constante - uma regra que é conhecida em etologia pelo nome de "somação heterogênea"). Essa estimulação e a energia interna acumulada atuam conjuntamente no sentido de empurrar a válvula e abrir caminho para o líquido acumulado. Se o líquido é demasiado, empurrará a válvula, e jorrará: isto representa a ação no vácuo. A atividade é representada pelo jato de água liberado pela pressão da água contra a válvula. A distância do jorro representa a intensidade da reação, e pode ser lida na escala G. Ela representa também a rapidez com que a energia específica de ação é gasta pela atividade. O fluir da água proveniente do reservatório **R** pelos furos dispostos linearmente no fundo de uma gamela irregular, **TR** - fundo esse ascendente da esquerda para a direita - representa a sequência com que os elementos motores do padrão fixo (por exemplo, a elevação da barbatana dorsal, a expansão da membrana da guelra, o nado paralelo ao rival, etc., no comportamento agonístico de peixes ciclídeos) aparecem temporalmente. É óbvio que, em condições de pouca energia acumulada, e de estimulação externa pouco adequada, esse fluir não chega a dar-se por toda a sequência linear ascendente de sangradouros da gamela, o que representa a interrupção da seqüência instintiva antes de ser completada. De outro lado, o modelo prevê a possibilidade de que a água liberada possa cair no prato da balança e adicionar seu peso ao da situação externa. Isso representaria, segundo Lorenz, o fato de que a ocorrência da atividade, quando muito motivada, é auto-estimulante, e tende a dar-se como em avalanche.

A teoria de Lorenz parece ter contribuído para que o conceito de instinto ganhasse, enfim, respeitabilidade científica. No entanto, essa teoria não promoveu a recuperação pura e simples do antigo conceito de instinto. Antes, reformulou-o, livrando-o das restrições que faziam a seu emprego na ciência do comportamento tanto os vitalistas como os mecanicistas e behavioristas. Trata-se, pois, como o indica o título de um meritório livro de etologia (Schiller, 1957), do desenvolvimento de um conceito novo, moderno. Se, de um lado, o padrão fixo de ação é o núcleo da ação instintiva, e corresponde ao acionamento de um mecanismo construído filogeneticamente, cessa o motivo para encará-lo, como o fazia o vitalista, como envolvendo um misterioso poder de encaminhar-se para um resultado futuro complexo e biologicamente útil na ausência de informação a cerca de como fazê-lo (Thorpe, 1956, p. 39). E se, de outro lado, o padrão fixo de ção, posto que por vezes consideravelmente elaborado em sua composição, é de determinação endógena e diferente em natureza dos reflexos incondicionados, sem, contudo, ser derivado desses reflexos por condicionamento, nem por isso deixa de corresponder a um mecanismo; cessa assim o motivo para os psicólogos behavioris

tas e os zoólogos e fisiólogos mecanicistas rejeitarem-no como não-científico. Ao contrário, os cientistas são levados pelas demonstrações dos etólogos a admitir o padrão fixo como uma outra unidade herada ao lado de suas unidades fundamentais do comportamento: o reflexo e o condicionamento.

A teoria de Lorenz teve um efeito estimulante imediato em certo número de zoólogos e psicólogos europeus, entre os quais destacamos Tinbergen, Baerends, Thorpe, Hinde, Morris, Bibl-Eibesfeldt, Fabricius, etc. Esses cientistas, por sua vez, contribuíram com novas demonstrações dos conceitos lorenzianos, e, por vezes, com novas interpretações, expandindo, portanto, a base empírica e o quadro conceitual da nova ciência. Consideraremos, neste artigo, apenas algumas dessas contribuições. Cumpre lembrar que a maioria dos promotores citados acima vive ainda e prossegue participando com entusiasmo da construção da etologia moderna.

O holandês Nicholas Tinbergen foi, dentre os promotores da etologia, o que mais contribuiu para dotá-la de uma ampla base experimental. Poucos são os conceitos dessa disciplina que podem ser ilustrados sem referência ao trabalho de Tinbergen, que, por essa razão, frequentemente é considerado, com Lorenz, um dos fundadores dessa nova ciência. Nós o consideramos, assim como a Baerends, Thorpe e Hinde, apenas como promotores da etologia, de acordo com a definição que demos para essa categoria no início deste artigo, embora admitindo que se trata, no caso, de promotores tão importantes que bem mereceriam ser destacados dos demais pelo título especial de consolidadores da etologia.

Baerends, de acordo com Lorenz (1950, p. 30), fez progredir muito a compreensão do comportamento instintivo ao mostrar, com estudos sobre a vespa *Ammophila campestris*, que o comportamento apetitivo não leva sempre diretamente à descarga do ato consumatório. Ao contrário, o animal geralmente revela uma sequência de atividades em que cada atividade apetitiva parece levar a outra, mais limitada, que, por sua vez, parece voltada para uma situação liberadora mais específica. Uma disposição ("mood") muito geral, como a disposição reprodutiva, é na verdade uma hierarquia de disposições para um número determinado de atos consumatórios, no sentido de que envolvem uma prontidão para a descarga motora frente a uma sucessão de situações cada vez mais específicas. Assim, por exemplo, a vespa *Ammophila campestris*, (Tinbergen, 1958, Cap. 6), ao ingressar no período reprodutivo de seu ciclo vital, revela subitamente interesse pelas areias de dunas, que passa a explorar intensamente; em seguida, constrói nelas alguns ninhos, cada qual com algumas câmaras, em sucessão; depois, passa a explorar arbustos e macegas à cata de lagartas, que captura e leva aos ninhos, onde as armazena depois de haver depositado um ovo seu em cada uma; nos dias seguintes, logo de manhã, visita os ninhos, que havia tapado apenas ligeiramente com areia, e passa a provisioná-los de acordo com o estado

em que encontra as crias e a provisão de lagartas: se a larva da futura vespa está ainda pequena, traz três lagartas mais; se está grande, traz cinco ou seis lagartas em sucessão; se, porém, encontra uma larva a encasular-se, ou uma pupa, fecha o ninho de modo muito elaborado, disfarçando-lhe a entrada com pedrinhas, e não mais volta a ele. Se por acaso uma tempestade impede a vespa de completar a tarefa de um dia, na manhã seguinte o animal a termina de acordo com o estado verificado na véspera, antes de realizar a costumeira inspecção matinal das câmaras. Esse fato é realmente surpreendente, pois contraria estudos experimentais na psicologia, iniciados por Hunter, sobre a memória animal com base nos procedimentos de reação retardada ("delayed reaction"). Nesses estudos, se colocava à vista de um animal um alimento no interior de uma caixa dentre uma série de caixas, ou atrás de uma porta de uma série de portas, onde depois o alimento ficava fora da vista. O animal era solto para procurá-lo depois de um lapso de tempo. Os resultados revelavam que mesmo mamíferos tão complexos como o cão eram incapazes de reter a posição do alimento corretamente por mais do que uns poucos segundos, se não permanecessem posturalmente orientados para a caixa ou porta relevantes no período de retenção. Em constraste com isso, os estudos de Baerends, como o nota Tinbergen (1951), revelavam uma retenção de aspectos complexos do seu ambiente, por *Ammophila*, às vezes de 15 horas de duração - o que, naturalmente, traz sérias dúvidas ao valor das técnicas de reação retardada quanto ao estudo comparado das capacidades mnêmicas dos animais. E isto exemplifica de modo dramático como um bom estudo de campo pode ser e geralmente é imprescindível para revelar a existência de fenômenos, variáveis e processos que, de outra forma, poderiam passar despercebidos para a análise, que se pretende mais refinada, mas não desvinculada da situação natural, no laboratório (Cf. Cunha, 1965).

Tinbergen (1951) também estudou a "hierarquia de disposições" no peixe esgana-gatas. Ele mostrou como a disposição reprodutiva no macho dessa espécie é anunciada por uma coloração nupcial (uma cor geral azulada, com uma mancha vermelha na parte ventral) e por uma tendência do peixe a migrar para águas mais rasas; em seguida, por exploração do fundo e coleta de musgo e lodo que o peixe amontoa na forma de um montículo chato com um túnel curto. Mostrou como em seguida o esgana-gatas patrulha os arredores do ninho, ameaça os rivais com determinadas posturas e mesmo os ataca se se aproximam de seu ninho; como nadam em zigue-zague para a fêmea ou, como os experimentos o mostraram, para qualquer modelo de massa plástica que se apresente como um objeto alongado com um inchaço na parte ventral, especialmente se colocado inclinado com a "cabeça" para cima. E, finalmente, Tinbergen mostrou como, voltando num movimento único ao ninho, o macho induz a fêmea a segui-lo até o ninho, cuja entrada ele aponta com a cabeça. Mostrou como a fêmea entra no ninho e nele fica

entalada, e como o macho, ato contínuo, esfrega sua boca na parte dorsal e próxima à cauda da fêmea, levando-a a desovar; e como o macho fertiliza os ovos, expulsa a fêmea (que tenderia a ingerir os ovos) e ajunta os ovos no ninho, passando a abaná-los com movimentos das nadadeiras peitorais até que surjam os alevinos.

Com base nesses estudos, Tinbergen e Baerends formularam (cf. Lorenz, 1950, p. 31) uma concepção de "centros" hierarquicamente superpostos a determinarem os sucessivos níveis de integração numa atividade instintiva complexa e temporalmente extensa, níveis esses revelados por suscetibilidade diferenciais a estímulos do meio numa sucessão característica. (Naturalmente, é o fenômeno da seletividade aos diferentes estímulos do meio em cada fase da atividade - demonstrada, por exemplo, pelo fato de que Baerends apenas conseguia afetar o provisionamento do ninho pela vespa *A. campestris* quando suprimia ou acrescentava lagartas nas fases de visita de inspecção da vespa, mas não nas fases em que a vespa provisionava o ninho - o que faz pensar em MDIs arranjados hierarquicamente). E esses autores desenvolveram,além disso, métodos para a investigação "funcional" dessa hierarquia que lhes permitem trabalhar com os animais íntegros em seu "habitat" natural e mostrar quais atividades típicas de um certo momento do ciclo biológico de uma dada espécie envolvem determinantes causais comuns (Baerends, 1959, 1975, 1976a, 1976b). Saõ consideradas atividades que compartilham determinantes comuns as atividades que exibem perturbações correlacionadas diante de determinadas intervenções experimentais. Assim, por exemplo, sentar-se ao ninho, chocar, arranjar as penas com o bico, e arrumar palhas no ninho são consideradas por Baerends (1975a) como compondo "sistemas de ação" pelo fato de que a intervenção em uma dessas atividades - digamos, chocar - se reflete nas demais de forma demonstrável.

Uma área de investigação bastante produtiva na etologia é a que tem focalizado a atividade manifesta de vários animais, especialmente as exibições de ameaça e cortejamento, como a expressão - conforme uma hipótese de Tinbergen - de um conflito entre motivações subjacentes diversas (Hinde e Tinbergen, 1958; Hess, 1962; Tinbergen, 1964; Baerends, 1975a). Na fase em que uma ave ou um peixe estabelecem seu território, o conflito parece envolver uma tendência para ataque e outra para escape relativamentee conspecífico. Mas na fase em que o animal estabelecido em um território corteja uma fêmea, às duas tendências mencionadas se acrescenta outra: a de se comportar sexualmente com respeito a um parceiro. Comportamentos muito diferentes costumam expressar as combinações dessas tendências em variados graus de intensidade. Esse fenômeno é denominado ambivalência.

Muitas posturas e gestos de ameaça são interpretados como indicando um equilíbrio ou, então, um predomínio de uma dessas tendências sobre as demais. Assim, um equilíbrio entre as

tendências a atacar e a fugir resultaria no que se convencionou denominar comportamentos ambivalentes simultâneos. A postura arqueada assumida por um gato acossado por um cão ilustraria a categoria. A tendência à fuga se expressaria, nessa postura, na retração dianteira do animal, nas orelhas repuxadas para trás; a tendência agressiva, pelo avanço traseiro, as unhas protraídas, a boca aberta. O resultado das duas tendências seria o arqueamento dorsal do gato e sua disposição entortada, com a lateral grandemente dilatada à mostra, características essas que o fazem momentaneamente parecer maior e mais temível do que efetivamente é.

Já um predomínio ora de uma tendência, ora de outra, no animal, resultaria nos chamados comportamentos ambivalentes sucessivos. No nado em zigue-zague do macho do esgana-gatas ("sticleback") em direção a uma fêmea sexualmente madura, os "zigues" e os "zagues" representariam tendências sucessivas a afastamento e a aproximação (Baerends, 1975a). O espetáculo de um esgana-gatas a perseguir o rival até dentro do território desse rival, quando, por sua vez, passa a ser perseguido até estar de volta a seu próprio território ilustra também essa categoria, em que as tendências ao ataque e à fuga se sucedem temporalmente.

Noutras ocasiões, um impulso forte a atacar um conspecífico, subitamente inibido, quer por uma aparência terrível do adversário, quer por uma postura submissa ou uma atitude de apaziguamento assumida por parte desse conspecífico, é manifestada na forma de agressão dirigida a outro conspecífico ou, mesmo, a outro objeto. Tal comportamento é denominado agressão redirigida. Nas disputas nas bordas de territórios limítrofes, as gaivotas arenqueiras (*Larus argentata*) podem atacar ferozmente, não um rival, mas tufos de grama, "que são puxados como se fossem as penas da plumagem do antagonista" (Baerends, 1975a). Um exemplo dessa categoria no ser humano cremos tê-lo em uma cena relatada em que um determinado cavalheiro mal fechava a janela de um trem por onde entrava um vento que o incomodava, a via fechada pela madame sentada a seu lado, a quem esquecera de consultar no início do ato, mas cuja desfaçatez julgava suficiente para desconsiderá-la daí por diante. Num desses momentos de irritação incontrolável, em que a viu mais uma vez, calmamente, levantar-se para fechar novamente a janela, ergueu-se, furioso, com uma bofetada armada que, no último momento, desferiu, não sobre ela, mas sobre outro cavalheiro no banco de trás, que o olhava com ar de censura.

Por vezes, em situação de conflito, o animal exibe atividade que não parece própria aos impulsos conflitantes, nem à situação de estímulos do momento. O esgana-gatas, por exemplo, diante de uma ameaça persistente de um rival, pode colocar-se em pé com a cabeça para baixo no fundo do tanque, e fazer movimentos de escavação e construção de ninho. Ou, em situação similar, um galo, em meio a uma disputa, pode bicar o chão como se à cata de comida, só que com bicadas de grande força (Tinbergen, 1951).

Tal atividade, descoberta independentemente por Tinbergen e Kortland em 1940 (Hess, 1962), é denominada atividade de deslocamento ou atividade deslocada. Porque a atividade irrelevante tem uma intensidade que parece correlacionada com a intensidade dos impulsos conflitantes. Tinbergen a interpretou como uma espécie de fagulha na forma de atividade em um sistema de ação diverso devido à obstrução recíproca de tendências conflitantes fortes impedidas de manifestar-se em seus próprios sistemas de ação. Já outros autores, independentemente uns dos outros (Andrew, Sevenster, Van Iersel e Bol) interpretaram a atividade deslocada como indicação de que, quando dois sistemas motivacionais conflitam, de modo equilibrado, esse conflito não apenas inibe as manifestações motoras próprias desses sistemas como remove uma inibição que algum desses sistemas ou ambos mantêm sobre um terceiro. Esta última hipótese tem acomodado melhor os resultados do que a hipótese original de Tinbergen. O uso do termo "sistemas de ação" em vez de "tendências de ação", para expressar a hipótese de desinibição, segue-se de uma recomendação de Baerends (1959, 1975a). Esse autor tem apontado que a interpretação de exibições em termos de conflito de tendências simples vale apenas para os casos menos complexos. Noutros casos a observação mostra que há outros elementos envolvidos além das tendências antagônicas: reflexos de proteção, respostas autônomas antecipatórias de efeitos possíveis de ataque ou fuga, padrões instrumentais para ataque ou fuga, ou, em peixes sobretudo, mudanças no padrão dos cromatóforos. Nesses casos mais complexos, o conflito seria, então, não entre simples tendências a aproximação e afastamento, mas entre "sistemas, cada um dos quais consistente de várias atividades que compartilham fatores causais comuns e frequentemente servem a uma função especial, como a agressão, esquiva, sexo, alimentação, cuidados com os filhotes, etc ". (Baerends, 1975a).

A idéia de que muitos gestos e posturas expressam conflitos internos parece apoiada pelas reações que os conspecíficos dão a esses gestos e posturas. Essas reações parecem resultar, às vezes, de aprendizagem individual, mas, por vezes, parecem devidas à propensão natural numa espécie animal tanto para a emissão como para a recepção dessas expressões, que constituiriam, então, sinais inatos de comunicação intra-específica, ou liberadores sociais. Quando tais sinais parecem ter evolvido unicamente para uma função comunicativa dentro da espécie, eles são denominados exibições ("displays"). Há geralmente duas questões que se levantam a respeito das exibições. Uma é a maneira como surgiram de um comportamento que como a expressão de motivações conflitantes - não tinha originalmente função comunicativa; e outra é a questão correlata de porque às vezes passam a responder a um conjunto de causas diferente do original (por exemplo, hormônios e estímulos sexuais, em vez de conflito entre aproximação e escape), isto é, a questão do que se denomina emancipação relativamente a um conjunto de causas originais. O pro

cesso evolucionário pelo qual essa transformação ocorre é denominado pelos etólogos ritualização (Klopfer e Hailman, 1972, p. 231).

Daanje (1950) mostrou como muitas exibições ritualizadas, em aves, parecem ter origem em movimentos incipientes e incompletos de locomoção ou voo. Tais movimentos são uma classe particular de movimentos de baixa intensidade aos quais Heinroth, já em 1910, denominara movimentos de intenção (ou movimentos intencionais), isso porque um observador familiarizado com o animal que os exibe "pode obter a partir de seu estudo uma noção do que o animal tenciona fazer logo em seguida" (Daanje, 1950, p. 260). No geral, ao locomover-se uma ave o faz voando, saltitando ("hopping") ou trocando passos. Antes de saltitar, a ave primeiro dobra as pernas parcialmente, abaixa o peito e retrai a cabeça entre os ombros, encurvando o pescoço em S. Movimentos semelhantes - agachar-se, erguer a cauda e retrair a cabeça com o pescoço em S - faz a ave imediatamente antes de levantar voo, e reverte esses movimentos na fase do erguer-se do solo. E antes de andar, um movimento que tipicamente acompanha os passos em muitas aves - por exemplo, os galináceos - é um avanço e um recuo alternados da cabeça, numa amplitude que decresce nitidamente com a velocidade da locomoção. A esses movimentos se ajunta em outras aves uma espécie de giga da cauda, e, ainda, em outras, como os patos, um meneio lateral de todo o corpo. Pois bem, frequentemente a ave, quer por ser apenas debilmente estimulada, quer por estar motivada para permanecer em um local, apenas apresenta um movimento incipiente de andar, saltitar ou voar - por exemplo, um ligeiro agachamento e elevação sutil da cauda. Daanje mostrou que os movimentos de intenção podem ser ritualizados (no sentido de serem secundariamente adaptados para a função de liberadores sociais), e que isso envolve, comumente, uma exageração dos movimentos, uma alteração nos limiares dos elementos componentes e uma perda de coordenação que resultam em uma transformação tal dos movimentos que dificilmente se pode reconhecer à primeira vista que se trata de movimentos derivados de movimentos de intenção. Segundo Daanje, as exibições de cortejamento do pardal doméstico, por exemplo, são derivadas da fase de agachamento que precede o salto, com retração da cabeça e empinamento da cauda, mais movimentos vibratórios das asas entreabertas, que são componentes iniciais de voo. As exibições de cortejamento do peru também são basicamente derivadas da fase de agachamento (com retração da cabeça e elevação da cauda) que precede o levantar voo. Mas, embora exemplos de ritualização do comportamento sejam frequentemente encontrados na comunicação intra-específica, não se deve pensar que ela não possa estar a serviço de outras funções biológicas. Assim por exemplo, a postura "de poste" de um alcaravão (garça paludícola: "bittern"), que o ajuda, juntamente com uma coloração críptica, a ser confundido com paus e galhos secos em um pântano, parece resultante de "congelamento" em uma

das fases do movimento intencional de escape (Daanje, 1950, pp. 268-269).

Tinbergen e Kortlandt mostraram (cf. Daanje, 1950; Hinde, 1970, cap. 27) que outras exibições ritualizadas derivam de atividades de deslocamento ou de agressões redirigidas. E Morris (Klopfer e Hailman, 1972, p. 231), seguindo-se a Daanje, argumentou a favor das respostas autônomas - como as constituídas por ereção de pelos ou arrepiamento de penas - como origem evolucionária de exibições ritualizadas. E Hinde e Tinbergen (1958) referem que, além dos processos indicados por Daanje, a elaboração evolucionária dos movimentos de exibição frequentemente implicam, como já o apontara Lorenz, o desenvolvimento de estruturas corporais conspícuas cuja função parece ser tornar ainda mais perceptível o movimento ritualizado.

Sobretudo os gestos e posturas implicados no comportamento reprodutivo, pela aparência facilmente reconhecível e distinta com que geralmente aparecem em espécies proximamente aparentadas, se têm revelado particularmente utilizáveis em estudos comparativos de várias espécies com vistas a obter-se uma idéia acerca da evolução do comportamento. Tais estudos, conforme o apontou Lorenz (1941), não podem visar a um arranjo linear das formas existentes como representando relações existentes entre elas, pois nenhuma forma presente pode ser considerada como primitiva ou como derivada de outras também existentes. O termo primitivo, porém, poderia ser aplicado com sentido a características isoladas de uma espécie animal. Se se considera que a evolução regularmente resulta em tornar uma espécie cada vez mais especializada, ou diferenciada, podem ser considerados como caracteres mais primitivos, tanto no domínio morfológico como no do comportamento, os que são mais disseminados entre espécies proximamente aparentadas. Inversamente, seriam mais recentes os caracteres (homólogos, é claro) - por exemplo, certas exibições de comportamento - compartilhados por menor número de espécies proximamente aparentadas. Esses critérios, desenvolvidos por Whitman, Heinroth e Lorenz, têm sido aplicados a vários grupos de animais: aos anatídios, por Heinroth e Lorenz; aos pombos, por Whitman; a várias espécies de passarinhos ("tits", *Parus* spp.), por Hinde - a caranguejos e a aranhas saltícidas, por Crane - a vespas, por Evans; a gaivotas, por Tinbergen e colaboradores; aos peixes ciclídeos por Baerends e Alfred Seitz, etc.

Se um comportamento é um produto da evolução, nada mais natural que se queira estudar de que modo ele adapta uma determinada espécie às condições do meio. Na prática, porém, dificilmente um comportamento pode ser dissociado de outros que ocorrem ao mesmo tempo para que possa ser testado isoladamente quanto a seu valor de sobrevivência. Por exemplo, de que modo a capacidade de locomoção ajuda uma espécie a sobreviver ? Que ela o faça nos parece óbvio, mas no geral não sabemos como demonstrá-lo, a não ser que tomemos, simultaneamente, a ausência de compor-

tamento locomotor, ou uma forma diferente de locomoção, em consideração em nosso estudo. Como o diz Hinde (1970, pp. 676-677),"a semelhança do que se passa com os caracteres morfológicos, as questões mais significativas" (quando se trata de considerar o valor de sobrevivência do comportamento) "são as que dizem respeito a diferenças entre caracteres, antes que aos caracteres mesmos. Indagar da significação seletiva das pernas ou das respostas de bicada deste animal conduz a respostas menos interessantes do que indagar por que ele tem três dedos no pé e come insetos ao passo que a maioria dos animais com ele aparentados têm quatro dedos e comem sementes. Na verdade, a maior parte das indagações acerca da adaptatividade implicam uma comparação, ainda que não explicitada. 'Por que é vantajoso para esta espécie nidificar socialmente ?'implica ' quando esta outra não o faz'".

A investigação experimental do valor de sobrevivência do comportamento é relativamente recente, e se deve sobretudo ao trabalho de Tinbergen e colaboradores, que teriam sido os primeiros a enxergar claramente os problemas relativos à adaptatividade do comportamento (Hinde, 1970, p. 677). Uma das obras clássicas nesse campo diz respeito a um comportamento pouco conspícuo da gaivota de cabeça preta (*Larus ridibundus*), uma vez que lhe toma apenas três a dez segundos para cada um de seus três ovos por ano (Tinbergen, 1963): consiste em apanhar, no ninho, a casca de um ovo já eclodido, depois que já secou, voar com ela e deixá-la cair ao chão a alguma distância do ninho. Como em outros casos, esse comportamento constrasta com o de outras gaivotas, cujos filhotes são nidífugos, isto é, apenas nascidos deixam o ninho; e, também, não é sem desvantagens, pois deixa os filhotes ou ovos restantes expostos, mesmo durante tão breve ausência, a arguta observação por parte de corvos, gaivotas aranqueiras e, até conspecíficos, que devoram filhotes que ainda não secaram. Mas, para esses momentos, como também para os em que a gaivota deixa o ninho à menor perturbação, a espécie confia na coloração críptica dos filhotes e dos ovos, quando nos ninhos feitos na areia, assim como confia na defesa comunal da colônia contra os predadores.

Tinbergen e colaboradores consideraram que deveria haver alguma vantagem capaz de sobrepor-se à desvantagem mencionada, caso contrário esse comportamento já teria sido eliminado para seleção natural. Ou, dito de outra forma, deveria existir alguma penalidade para a ninhada para o fato de ela ter pais menos conscienciosos quanto a "limpar" o ninho. No tocante à natureza dessa penalidade, os autores pensaram em várias possibilidades, que até poderiam revelar-se reais, se devidamente investigadas: a casca poderia, ao rolar, capturar um ovo ainda com um filhote em seu interior, e impedir que saísse; a beirada cortante da casca poderia machucar o filhote; a casca poderia embaraçar a incubação pela ave, que só tem três áreas de choco em sua parte ventral; ou os restos na casca poderiam servir ao desenvolvimen

to de germes patogênicos. Mas os investigadores se decidiram por estudar uma outra possibilidade: a casca, sendo branca por dentro, poderia atrair a atenção de predadores que caçam orientados pela visão, como os corvos e as gaivotas aranqueiras, assim como atraíam a atenção de seres humanos. Observando esses predadores do interior de tendas levantadas no meio das "gaivoteiras" ("gulleries"), os autores puderam estabelecer que os ovos eram encontrados com maior facilidade e em maior número quando pintados de branco do que quando com sua coloração normal. O mesmo acontecia com relação a ovos camuflados conforme tivessem ou não uma casca de ovo por perto. O efeito denunciador de um pinto por parte das cascas era proporcional à distância entre as cascas e os ninhos.

Uma segunda fase da pesquisa referida foi realizada com vistas a determinar os estímulos que identificavam para a gaivota a casca a ser removida. Essa fase de pesquisa constitui, também, uma ilustração clássica de como os etólogos utilizam modelos de uma situação ou objeto - no caso, a casca vazia do ovo- para analisar os mecanismos causais subjacentes às reações de um animal. Por essa razão, e pelo fato de que ilustra também a maneira como se pode estudar o valor de sobrevivência de comportamentos, é que a revemos com certo pormenor aqui. Colocando cantoneiras feitas com placas finas de metal, pintadas com cores variadas, na borda de ninhos, Tinbergen e colaboradores verificaram que as cores branca e a cáqui - justamente as mais semelhantes à casca de ovos reais - eram as mais removidas. Testando modelos com diversos formatos, verificaram que as reações eram dadas sobretudo aos modelos mais parecidos com ovos (por exemplo, mais a uma meia bola de pingue-pongue do que a um anel de metal, e mais ao anel do que a uma cantoneira). Por outros testes, esses etólogos determinaram que uma gaivota recolheria tanto ovos normais como ovos esvaziados, e, portanto, muito leves. Descobriram também que o fato de ter o ovo um contorno interrompido, quebrado, não era importante para a reação de recolhê-lo ao ninho se enchessem a cavidade do ovo com gesso e não deixassem aparecer a saliência da casca em sua borda quebrada. Finalmente, os investigadores puderam demonstrar que era pela borda fina da casca quebrada que as gaivotas reconheciam a casca a ser removida, e que primeiro respondiam ao modelo mandibulando essa beirada e, depois, levantando a casca. Colando um centímetro quadrado de casca quebrada em um ovo, secantemente à sua superfície, eles mostraram que a gaivota tendia a apanhar o ovo, se vazio, pela aba aderida, ao levá-lo para longe. Um ovo inteiro podia, se esvaziado de seu conteúdo, ser assim removido. A visão do oco não parecia, pois, importante para a resposta, Por que então a gaivota não eliminava do ninho ovos já picotados, mas com o filhote ainda dentro deles ? Os autores mostraram que a gaivota iniciava o levantamento de tais ovos, mas interrompia a sequência ao sentir-lhes o peso. Isso pôde ser comprovado com modelos de ovos

com um pedaço de chumbo plenamente visível em seu oco.

Esses experimentos com modelos revelam duas coisas importantes sobre os estímulos-sinais. De um lado, esses estímulos constituem aspectos muito simples e até parcelados de um objeto ou situação, aspectos esses que têm uma alta improbabilidade de ocorrer, no ambiente natural, fora das circunstâncias adequadas. De outro lado, pode-se fazer que, aparecendo como parte de outros objetos ou situações que não as naturais, para um animal apropriadamente motivado, levem à execução da ação em uma circunstância biológica inapropriada. Certos objetos ou situações podem mesmo eliciar uma reação até mais vigorosa que a despertada pelo eliciadores normais. Quando isso ocorre, eles são ditos estímulos super-normais. Assim, por exemplo, a mesma gaivota de cabeça preta do estudo acima, ao recolher modelos de ovos colocados à beira do ninho, no geral preteria os ovos da espécie em favor de modelos de ovos tão estranhos como cilindros de madeira ou ovos nove vezes maiores, em volume, que os ovos normais (Tinbergen, 1958, Cap, 13). Conforme o mostrou Lorenz, (1951), a possibilidade de ludibriar um animal geralmente indica que se está lidando com uma sua ação instintiva, e , não, com uma ação aprendida.

Não se deve esquecer, conforme o aponta Tinbergen (1963, pp. 539-540) que a remoção da casca do ovo vazio é meramente uma parte pequena do conjunto de expedientes com que a gaivota de cabeça preta se defende de seus predadores. Há, além disso, a coloração críptica dos ovos, a sincronização da oviposição e o fato relacionado do ataque comunal a predadores, a tendência dos filhotes, que também possuem padrões de cores protetivas, a agacharem-se em resposta a chamados de alarme da espécie, e, assim, imóveis, ficarem camuflados contra a areia, etc.

Se, de um lado, o comportamento é um produto evolucionário, de outro é preciso não esquecer, conforme o aponta Hinde (1970, p. 658 e pp. 684-689) que o comportamento é, ele próprio, uma causa importante de evolução. Sabe-se,por exemplo (Washburn e Hamburg, 1965, p. 31), que os chimpanzés e os gorilas estão perdendo suas calosidades isquiais que os protegem de quedas ao dormirem sentados em árvores, e acredita-se que isso seja correlacionado à aquisição relativamente recente do hábito - que seria aprendido - de construir ninhos. Alguns indivíduos constroem ninhos e apresentam essa característica corporal, mas outros já não apresentam nem mesmo vestígios das calosidades Isto sugere que a construção do ninho tornou desnecessária uma característica estrutural, e, logo, produziu um relaxamento das pressões seletivas que a mantinham. Há mesmo autores, como Ewer (1968), que vão ao ponto de implicar que, dos dois termos, comportamento e estrutura morfológica, nas mudanças evolucionárias verificadas nos mamíferos, o comportamento é o primeiro elemento a mudar, e o que, ao fazê-lo, acarreta mudanças evolucionárias de acomodação em estruturas corporais. No entanto, essa expressão nos pare

ce inadequada se não se considerar que a estrutura que será afetada pela mudança de comportamento no caso não é a mesma cuja variabilidade constitui o comportamento tomado como causa da mudança estrutural. Essa expressão não deve levar-nos a uma distinção artificial entre estrutura orgânica e sua variabilidade funcional e reversível - que é o comportamento - como se essa variabilidade fosse algo independente e imaterial acrescido à estrutura desde fora. Uma mudança de comportamento é a expressão de uma variabilidade mudada em uma estrutura ou conjunto de estruturas, de modo que não há mudança de funcionamento de uma estrutura que não seja, já, uma mudança nessa estrutura. Inversamente, a ausência de comportamento em uma estrutura parece indicar uma situação caracterizada por ausência de pressões seletivas no sentido de dotá-la de variabilidade funcional. De fato, parece que, onde uma função orgânica deve ser apresentada regular e constantemente, essa função se acompanha de uma adaptação estrutural que enseja a obtenção dessas características. As necessidades e as peculiaridades da defesa criam os chifres e as garras, as da deglutição e ingestão e absorção criam os dentes, o estômago e os intestinos, as de comunicação entre partes do corpo, um sistema nervoso....Se um comportamento mudado acarreta mudanças estruturais, isto é apenas uma indicação de que um órgão ou sistema de órgãos está sendo levado por novas pressões ambientes a uma mudança de variabilidade que representa pressões seletivas mudadas sobre o organismo. Assim, a ocasião para uma mudança de comportamento instintivo seria uma indicação, já, de uma pressão seletiva afrouxada sobre determinadas características morfológicas e fisiológicas de um órgão ou sistema de órgãos, e essa mudança de comportamento provavelmente acarretaria, por sua vez, uma exposição algo modificada do organismo ao ambiente, o que repercutiria em novas mudanças nas pressões seletivas, e assim sucessivamente.

Quando secções de uma espécie animal por alguma razão (por exemplo, o levantamento de uma cadeia montanhosa, o desvio de um curso de água por um terremoto, a submersão de uma porção intermediária de uma ilha) chegam a ficar isoladas e, depois de tempos geologicamente significantes, por alguma razão se reencontram, podem verificar-se reprodutivamente isolados por haverem sofrido mudanças em seus padrões reprodutivos, e, portanto, tenderão em consequência a evolver daí por diante, mesmo compartilhando um mesmo ambiente físico, como espécies separadas. Esses fatos tornam, naturalmente, importante saber como essas diferenças foram criadas, o que nos devolve o problema de como o comportamento surgiu como um fenômeno adaptativo. Os dois problemas, portanto, o do aparecimento de diferenças no comportamento de espécies ou porções de uma espécie distintas, e o do papel do comportamento no estabelecimento de novas divergências entre elas, são intimamente relacionados (Cf. Hinde, 1970, p. 684). Uma bonita ilustração desse fato é o provido pelos achados de Esther Cullen (1957) acerca da gaivota "kitiwake" (*Rissa tridactila*).

As "kitiwakes" são as únicas gaivotas que selecionam penhascos íngremes para nidificar, o que livra seus ninhos dos predadores aéreos e terrestres. Com esses fatos parecem relacionadas, conforme o apontam Hinde e Tinbergen, (1958; cf. também Tinbergen, 1958), características das "kittiwakes" tais como os fatos - apontados por Cullen - de: 1) pouco se afastarem do ninho com os gritos de alarme; 2) serem extremamente tolerantes da aproximação humana, e da dos predadores de outras gaivotas; 3) defecarem por cima da borda do ninho, marcando sua localização com um aro branco; 4) não possuírem ovos ou filhotes camuflados; 5) não removerem as cascas dos ovos já eclodidos (o que torna os ninhos ainda mais perceptíveis); 6) Ao regurgitarem, deixar o alimento pendente do bico, em vez de soltá-lo no chão, como outras gaivotas, o que evita que o ninho seja infectado; e 7) coletarem lodo e pisoteá-lo sobre a "prateleira" de rocha, para servir de base para o ninho, alargando e horizontalizando, assim, o espaço disponível, que é frequentemente estreito e pendente para o abismo. Além disso, os filhotes 7) não correm quando alarmados, e 8) ao disputarem comida, desviam a cabeça para o lado para evitar bicadas, um gesto que expõe uma listra negra no pescoço da ave; tanto o gesto como a listra, que inibem o ataque, não ocorrem em outras gaivotas. Esse conjunto de fatos mostra a estreita relação que há entre o estudo dos fatores que produzem o comportamento ao longo da evolução (no caso, a provável pressão de seleção exercida pelos penhascos íngremes, certamente escolhidos como um dispositivo anti-predatório) e o valor de sobrevivência do comportamento (Cullen, 1957).

Uma última área importante de investigação por parte dos etólogos é a que diz respeito ao desenvolvimento do comportamento ao longo da vida do indivíduo. A criação de indivíduos de uma espécie em isolamento, que é frequentemente um procedimento adotado para verificar se os comportamentos típicos de uma espécie são inatos, no sentido, ao menos, de não surgidos como efeito de treino ou condicionamento, serve muitas vezes para indicar as épocas da vida do indivíduo em que surgem determinados padrões de comportamento, e em que ordem os componentes desses padrões aparecem. Às vezes, experimentos podem ser feitos para se avaliar o papel de certos aspectos do ambiente para a conformação de certos padrões fixos de ação. Thorpe, por exemplo, estudou a dependência em que a emissão normal ou anormal do canto típico do macho de uma espécie de ave estava de fatores genéticos ou de exposição, em determinados momentos, ao canto de conspecíficos (Hinde, 1970, pp. 451-455). E Tinbergen (1963), no estudo acima considerado sobre a remoção da casca do ovo eclodido de seu ninho pela gaivota de cabeça preta, mostrou, com grande número de casais de gaivotas, como o fato de terem incubado ovos de coloração normal, ou, então, ovos substitutivos pintados de preto ou de verde, não interfere com o padrão fixo da remoção de modelos de ovos (no caso, anéis de metal), mas afeta o compo

nente táxico dessa atividade instintiva ao dirigir o ato de remoção preferencialmente para os modelos com a mesma coloração dos ovos a que as gaivotas foram expostas ao longo da incubação. Curiosamente, esse fato mostra como o comportamento de remoção considerado é, ao mesmo tempo, tanto inato como adquirido. Tam vém, Kruijt demonstrou que galos do mato (*Gallus gallus spadiceus*) isolados antes de completarem dez semanas de vida, e assim mantidos até os dez meses de idade, se tornavam severamente perturbados para o acasalamento. Já os galos do mato isolados após dez semanas de vida não mostravam esse efeito do isolamento (Baerens, 1975a). Já se mencionou a intercalação de elementos do comportamento inatos e elementos aprendidos quando se tratou do fenômeno do "imprinting". Baerends (1975a, p. 605) menciona que certos experimentos de Feekes tornam provável que o condicionamento operante desempenhe um papel em fixar, no galo da floresta, um padrão determinado de exibição em certas situações agonísticas. Vários estudos têm, assim, focalizado tanto fatores de maturação como fatores de exposição do indivíduo ao ambiente, ainda, fatores de exercício, condicionamento ou treino, na ontogênese dos comportamentos típicos de uma espécie.

Acreditamos que a exposição acima, posto que muito esquemática e insatisfatória em vários aspectos, tenha servido para realçar o que tem constituído as áreas básicas da investigação etológica: a causação, a filogênese, a ontogênese, o papel na evolução e o valor de sobrevivência do comportamento. Os métodos empregados para essa investigação, conforme o apontou Lorenz (1950, 1955), são, basicamente, a observação - o mais possível desembaraçada de hipóteses ou teorias em sua fase inicial - e a comparação. Desses dois métodos, a observação dir-se-ia o único realmente indispensável, mas a curta história da etologia revela que é sobretudo o enfoque comparativo que torna a observação efetivamente perspicaz e precisa, e que fertiliza e anima os seus achados. Parece-nos que é sobretudo o emprego da comparação que tem permitido às quatro áreas características de investigação da etologia se apresentarem interrelacionadas, de modo que o desenvolvimento verificado em uma delas possa se apresentar como estimulante de um desenvolvimento correlato nas demais áreas. Por exemplo, o estudo da causação do comportamento deve geralmente começar pelo levantamento do etograma (Lorenz, 1950, p. 11) de uma espécie: o conhecimento pormenorizado de seus comportamentos típicos em pelo menos certas fases do ciclo biológico, traduzido numa categorização e descrição com um caráter morfológico. E o estudo da filogênese do comportamento geralmente envolve o estudo comparativo de duas ou mais espécies que, por outros critérios, como os morfológicos, se apresentam aparentadas. Quando este último estudo é iniciado, frequentemente se verifica que um fator importante para acelerá-lo é o conhecimento acima referido. Com efeito, a familiaridade com os comportamentos característicos de uma espécie, preliminar aos estudos causais, torna-nos

muito mais prontos e argutos no reconhecimento de características similares ou diferentes de uma outra espécie. E essa relação de semelhança ou diferença, por sua vez, "pede" imediatamente uma explicação em termos de seleção natural ou de fatores de condicionamento ou treino ocorridos ao longo da vida do animal. Para uma ilustração dos efeitos de integração e de fertilização cruzada providos por um contexto comparativo sugerimos a leitura dos relatos informais de Tinbergen (1958, Capítulos 11, 12, 13 e 16) a respeito das investigações por ele orientadas, como parte de um programa de treino em estudos de campo, junto à Universidade de Oxford, sobre o comportamento de gaivotas do norte da Inglaterra.

Embora relativamente poucos e simples, os métodos e os conceitos teóricos da etologia têm-se revelado de grande produtividade. A etologia mal acaba de completar cinquenta anos e, no entanto, já é uma ciência triunfante, enquanto a psicologia científica, já com um século de existência, ainda luta para definir com clareza seu campo. Isso parece resultar de uma clara opção por parte da etologia, como também outras ciências biológicas, pelo lado corporal ou material da dicotomia espírito - matéria, ou mente-corpo, de Descartes, que pôs em marcha os estudos psicológicos e fisiológicos do comportamento. A etologia se apresenta como uma espécie de fisiologia do organismo todo, um estudo do funcionamento integrado dos organismos em seus ambientes. Parece claro que essa distância da etologia com relação a certos assuntos que dividem a psicologia - visíveis, por exemplo, na divisão desta ciência em escolas diferentes, como as analíticas versus as experimentais, as humanistas, existencialistas e fenomenológicas versus as behavioristas - tem sido protetora de sua unidade. No entanto, essa mesma distância a tem impedido de realizar sua natural ambição, que é a de se tornar uma ciência biológica completa do comportamento.

De fato, a etologia tem-se concentrado no estudo do comportamento como uma função dos fatores introduzidos pela filogênese, mas tem-se mostrado negligente no que respeita à determinação do comportamento pelos fatores introduzidos pela experiência propriamente individual. Já estes últimos fatores parecem o denominador comum dos estudos psicológicos, qualquer que seja sua orientação. Nas mãos dos psicólogos experimentais, sobretudo, dos psicólogos da análise experimental do comportamento, estes estudos têm rivalizado em precisão, rigor e objetividade com os estudos etológicos, e os etólogos - apesar de terem iniciado seu movimento como uma reação à psicologia, especialmente à psicologia animal subjetivista de psicólogos europeus como McDougall, Bierens de Haan e Buytendjik (Baerens, 1972, 1975b) - já não podem ignorá-los. Ao contrário, por esses estudos os etólogos têm sido levados a considerar a etologia e o behaviorismo como ramos suplementares de uma mesma ciência objetiva do comportamento (Tinbergen, 1955; Baerends, 1972 e 1975b). E os behavio

ristas, de sua parte (Skinner, 1966; Rosenblatt, Hinde, Beer e Busnel, 1978; Hinde, 1970, prefácio à 1a. edição), parecem ter a mesma opinião. Talvez mais surpreendente: a própria psicanálise parece encarar a etologia como de certa forma relacionada a seu movimento (Cf., a respeito, Schaffner, 1955, e Fletcher, 1957. Cf. também Kennedy, 1954, para uma crítica da etologia que a relaciona com a psicanálise).

Quer-nos parecer, no entanto, que aproximar, apenas, um ponto de vista ao outro, ou suplementar um com o outro, não é suficiente. E não poderia sê-lo, cremos, enquanto os psicólogos não resolverem internamente suas pendências (Para os etólogos, que tendem para o behaviorismo, este movimento não parecerá totalmente convincente enquanto não for capaz de derrotar completamente os pontos de vista dissidentes). Mas, mesmo admitindo-se que o ponto de vista do behaviorismo fosse considerado como suficiente para representar a psicologia científica, a aproximação ou suplementação em causa não satisfaz. De fato, essa foi a solução tentada por Hinde (1970) em sua obra clássica, mas não parece ter resultado numa real integração dos dois campos de estudo, a julgar pela prática atual. Parece-nos que o que falta para essa integração é uma síntese verdadeira em que as partes desaparecerem para dar lugar a um novo composto que resolve suas contradições. E isso, parece-nos, implicaria no desenvolvimento de conceitos e métodos que nos permitiriam lidar com o indivíduo como o produto conjunto de determinações filogenéticas, ontogenéticas e de experiência, ou de efeitos de estimulação propriamente individuais, onde, naturalmente, estes últimos efetivamente existirem (Parece-nos que em muitos casos - como, por exemplo, no comportamento de certas plantas ou partes de plantas, assim como no de certos órgãos isolados do restante do organismo, como na causa recém-destacada, por autotomia, da lagartixa *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnes, 1818 - não ocorrem efeitos de experiência propriamente individual sobre o comportamento. Nesses casos - Cf. Cunha, 1981 - se poderia com sentido falar desses órgãos ou partes como possuindo uma etologia, mas não, ainda, uma psicologia). Precisamos, em outras palavras, de um sistema de conhecimento que integre essas determinações antes que meramente as justaponha ou isole e separe. Certamente, um obstáculo para essa realização é a suposição, aceita desde os tempos de Aristóteles, de que a ciência é do geral e não do individual. Mas o fato mais geral acerca das formas orgânicas que exibem determinações psicológicas em seu comportamento é o fato de sua individualidade. Logo, deve ser possível formar desse fato uma concepção geral. Ou seja, deve ser possível formar uma concepção científica de como a experiência individual, integrando-se com outros determinantes, confere a cada indivíduo que se comporta, sua individualidade psicológica. Não é que seja necessário desenvolver tantas ciências quantos sejam os indivíduos dotados de um comportamento sui generis: o que é necessário é que se possua um siste

ma de conceitos e métodos que nos permitam, se o desejarmos, lidar cientificamente com o comportamento de um indivíduo que constitua uma entidade multideterminada, dinâmica, histórica e situada num ambiente particular.

O que acaba de ser expresso evidentemente já diz respeito ao futuro, e não parece mais cabível neste opúsculo. No entanto, talvez tenha sentido dizer ainda sobre o assunto algumas palavras em decorrência do que a seguir trataremos. É que, antes de encerrar este escrito, gostaríamos de apontar como a consideração do sucesso da etologia parece sugerir diretamente uma via plausível para a psicologia sair finalmente de suas dificuldades tradicionais. Dissemos, já, que a etologia parece ter preservado sua unidade permanecendo inteiramente do lado natural da dicotomia espírito-matéria de Descartes. Já a psicologia aparentemente não poderia fazer o mesmo sem deixar de ser psicologia, pois foi a existência da mente e da consciência que a tornou necessária. No entanto, embora a mente e a consciência sejam realmente existentes, não se segue daí que sejam acrescidos ao corpo humano, que é quem delas tem evidências concretas, como algo não material vindo de fora desse corpo. Ao contrário, a psicologia não deve insistir que o seu domínio começa ali onde termina a anatomia e a fisiologia, em certos organismos, pois onde, em um organismo, terminam a anatomia e a fisiologia ? Se ela admitir, como nos parece inevitável, que o seu domínio é o de explorar o que resulta para os indivíduos do fato de terem, em sua anatomia e fisiologia - aliás, como o sugeriu Lorenz (1965) - um mecanismo especialmente evolvido para lidar adaptativamente com sua experiência individual, ela terá a nosso ver, encontrado o essencial para se desenvolver satisfatoriamente por um caminho inteiramente de ciência natural, sem trair seu destino. Parece-nos que uma parte ao menos do funcionamento e do resultado do funcionamento desse mecanismo, quando acessível diretamente ao ser humano, é o que tem sido denominado consciência, e parece-nos que não seria difícil conceber a totalidade desse funcionamento e o que dele resulta como o que se chama a mente, ou, então, a psicologia de um organismo. Essa hipótese não precisa,evidentemente, marginalizar os fatos de consciência, e, com eles, a importância do homem para a ciência psicológica. Mas é importante que, ao fazê-lo, ela não deixe de representar o estudo da operação e dos efeitos de um mecanismo filogeneticamente determinado, e não exclua o animal de seu campo investigativo. É claro que, se a psicologia é a expressão de um mecanismo filogeneticamente determinado, ela não passa, então, de um ramo da etologia, e a ela caberá também estudar - aliás, como parece razoável - a respeito desse mecanismo as mesmas coisas que os etólogos têm estudado acerca de outros mecanismos, a saber, as causas ou condições de seu funcionamento, sua filogênese, sua ontogênese, seus resultados e respectivo valor adaptativo, e seu papel em promover a evolução. Evidentemente, haveria que estudar a maneira co

mo esse mecanismo se articularia, no nível individual, com os demais mecanismos evolvidos na filogênese para lidar, também adaptativamente, com outros fatores além dos introduzidos na determinação do comportamento por uma experiência propriamente individual: os introduzidos pelas condições que têm caracterizado o ambiente passado da espécie, bem como pelas regularmente presentes no desenvolvimento dos indivíduos dessa espécie. E isso nos traria de volta à necessidade de criar um sistema de conceitos e métodos para lidar com o comportamento individual encarado como um produto conjunto e integrado de determinações filogenéticas, ontogenéticas e, onde os houvesse, de experiência individual, produto esse corporificado em mecanismos anátomo-fisiológicos articulados e a serem investigados por meio de estudo observacional e experimental.

Um primeiro passo para essa criação, conforme se viu, seria modificar a natureza da psicologia atual, e integrá-la à etologia como representando um seu ramo relativamente especializado. Mas deve-se notar que essa transformação proposta para a etologia - no sentido de que incorpore a psicologia como um último recurso adaptativo que certas espécies adquiriram ao longo da evolução, e busque um sistema de conceitos para lidar com o comportamento no nível individual - nada tem em comum com a posição advogada recentemente por Griffin (1976), de se criar uma etologia cognitiva para lidar com a experiência subjetiva, ou mental, nos animais. Ao contrário, ela a rejeita como sendo uma posição que, a nosso ver, apenas transportaria para a etologia a confusão conceitual que, derivada do dualismo cartesiano, ao mesmo tempo que pôs em marcha uma psicologia científica, vem embaraçando a marcha dessa ciência até os dias atuais.

REFERÊNCIAS

BAERENDS, G.P. The ethological analysis of incubation behaviour. Ibis, 1959, 101: 357-368.

BAERENDS, G.P. Le rôle de l'éthologie dans l'étude causale du comportement. Liège: Les Congres er Colloques de l'Université de Liège, 1972, 68: 11-27.

BAERENDS, G.P. Causation, phylogeny and ontogeny of communication behaviour. Ciência e Cultura. 1975 (a), 27(6), 602 - 606.

BAERENDS, G.P. The methods of ethology. Ciência e Cultura, 1975 (b), 27(9), 938-942.

BAERENDS, G.P. The funcional organization of behaviour. Animal Behaviour, 1976 (a), 24 (4): 726 - 738.

BAERENDS, G.P. On drive, conflict and instinct, snf the functio

nal organization of behavior. In Corner, M.A., e Swaab, D. F. (Org.). Perspectives in brain research, Vol. 45, 427 - 447. Elsevier: North-Holland Biomed. Press, 1976 (b).

BEACH, F.A. The snark was a boojum. The American Psychologist, 1950, 5, 115 - 124.

BELL, P.R. The movement of plants in response to light. Cap. 11, pp. 1-49 in Bell, P.R. Darwin's biological work - some aspects reconsidered. N. York: Science Editions of John Wiley and sons, Inc., 1964 (Publicado originalmente em 1959).

BORING, E.G. A history of experimental psychology. N. York: Appleton - Century, 1929.

CUNHA, W.H. de A. O cânon de Lloyd Morgan e a psicologia comparada. Jornal Brasileiro de Psicologia, 1964, 1 (1), 19 - 30.

CUNHA, W.H. de A. Convite-justificativa para o estudo naturalístico do comportamento animal. Jornal Brasileiro de Psicologia, 1965, 1 (2), 37-57.

CUNHA, W.H. de A. O comportamento e o problema de sua organização vistos de uma perspectiva etológica e de uma perspectiva psicológica. Ciência e Cultura, 1981, 33 (12), 1588 - 1605.

CUNHA, W.H. de A. O problema mente-corpo: algumas considerações sobre seu lugar na psicologia juntamente com uma proposta de solução. pp. 139 - 178 in "Proceedings" do Simpósio "Relação Mente-Cérebro: Encontro Multidisciplinar", Sociedade Brasileira de Psicobiologia, 1982.

DAANJE, A. On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. pp. 259 - 295 in Klopfer, P. H., e Hailman, J.P. (Org.). Function and evolution of behavior: an historical sample from the pens of ethologists. Readings, Mass.: Addison-Wesley Publishing Co., 1972 (Originalmente publicado em 1950).

DESCARTES, R. Méditations tochant la philosophie première dans lequelles on prouve clairement l'existence de Dieu et la distinctions reéle entre l'amê et le corps de l'homme. pp. 58 - 134 in Descartes, R. Oeuvres Philosophiques et Morales. Paris: Bibliothèque des Lettres, 1948 (Originalmente publicado em 1641).

EIBL-EIBESFELDT, I. Ethology, the biology of behavior. N. York: Holt, Rinehart and Winston, 1970.

EWER, R.F. Ethology of mammals. Londres: Logos Press, 1968.

FLETCHER, R. Instinct in man in the light of recent work in comparative psycology. N. York: International Universities, Press, 1957.

GRIFFIN, D.E. The question of animal awareness: evolutionary continuity of mental experience. New York: The Rockefeller University Press, 1976.

HERRNSTEIN, R.J., e BORING, E.G. Textos básicos de história da Psicologia. Trad. Dante Moreira Leite. S. Paulo: Herder, 1971 (Originalmente publicado em 1966).

HESS, E.H. Ethology: an approach toward the complete analysis of behavior. pp. 15 - 35 in McGill, T.E. (Org.). Readings in animal behavior N. York: Holt, Rinehart and Winston, 1965 (Originalmente publicado em 1962).

HINDE, R.A. Some recent trends in ethology. pp. 561 - 610 in Koch, S. (Org.) Psycology: a study of a science. Vol. 2. General systematic formulations, learning, and special processes. N. York: McGraw-Hill Book Co., Inc., 1959.

HINDE, R.A. Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology. Tokio: McGraw-Hill Kogakusha Ltd., 1970.

HINDE, R.A., e TINBERGEN, N. The comparative study of species - specific hebavior, pp. 59-70 in McGill, T.E. (Org.). Readings in animal behavior. N. York: Holt, Rinehart and Winston, 1965 (Originalmente publicado em 1958).

HOLST, E. von. e SAINT PAUL, U. von. Electrically controlled behavior. pp. 56-65 in McGaugh, J.L. Weinberger, N.M., e Whalen, R.E. Psychobiology: The biological bases of behavior. San Francisco: N. H. Freeman and Co., 1967 (Originalmente publicado em 1962).

KENNEDY, J.S. Is modern ethology objective ? pp. 37-47 in Klopfer, P. H., e Hailman, J.P. Function and evolution of behavior: an historistical sample from the pens of ethologists. Readings, Mass.: Maddison-Wesley Publishing Co., 1972 (Originalmente publicado em 1954).

KIMBLE, G.A. Hilgard and Marquis' conditioning and learning. N. York: Appleton-Century-Crofts, 1961.

KLOPFER, P.H., e HAILMAN, J.P. (Org.). Function and evolution of behavior: an historical sample from the pens of ethologists. Readings, Mas: Addison-Wesley Publishing Co., 1972.

LORENZ, K.Z. Imprinting. pp. 52-64 in R. C. Birney e R. C. Teevan (Org.). Instinct. N. York: Van Nostrand, 1961 (Originalmente publicado em 1937).

LORENZ, K. Z. Comparative studies on the behaviour of Anatinae. pp. 231-258 in Klopfer, P. H., e Hailman, J. P. Function and evolution of behavior: an historical sample from the pens of ethologists. Reading, Ma.: Addison-Wesley Publishing Co., 1972 (Originalmente publicado em 1941).

LORENZ, K.Z. The comparative method in studying innate behaviour patterns. pp. 3-36 in Klopfer, P. H., e Hailman, J.P. (Org.). Function and evolution of behavior: an historical sample from the pens of ethologists. Readings, Ma.: Addison-Wesley Publishing Co., 1972 (Originalmente publicado em 1950).

LORENZ, K.Z. The role of Gestalt perception in animal and human behaviour. pp. 157-178 in White, L.L. (Org.). Aspects of form - A symposium on form in nature and art. Londres: Lund Humphries, 1951.

LORENZ, K. Morphology and behavior patterns in closelly allied species. pp. 168-220 in Schaffner, B. (Org.). Group processes: transactions of the first conference. N. York: Josiah Macy, Jr., Foundation, 1955.

LORENZ, K. Evolution and modification of behavior. Chicago: University of Chicago Press, 1965.

MILLER, G.A. Psicologia, a ciência da vida mental. Trad. Álvaro Cabral. Rio de Janeiro: Zahar, 1964. (Originalmente publicado em 1962).

MOULTON, F.R. e SCHIFFERES, J.J. Autobiografia de la ciencia. Trad. de F. A. Delpiane. México: Fondo de Cultura Economica, 1947 (Originalmente publicado em inglês em 1945).

OLDS, J. Pleasure centers in the brain. pp. 183-188 in McGaugh, J.L., Weiberger, N.M., e Whalen, R.E. Psychobiology, the biological bases of behavior. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1967 (Originalmente publicado em 1956).

PAVLOV, I.P. Conditioned reflexes. Trad. do russo por G.V. Anrep. N. York: Oxford University Press, 1927.

ROSENBLATT, J.S., HINDE, R.A., BEER, C., BUSNEL, M. Advances in the study of behaviour, Vol. 1. N. York: Academic Press, 1978.

ROSS, S., e DENEMBERG, V.H. Innate behavior: the organism in its environment. pp. 43-73 in Waters, R.H., Tethlingshaffer, D.A., e Caldwell, W.E. (Org.). Principles of comparative Psychology. N. York: McGraw-Hill, 1960.

SCHILLER, C.H. (Org. e trad.) Instinctive behavior: the development of a modern concept. Londres: Methuen, 1957.

SKINNER, B.F. The phylogeny and ontogeny of behavior. Science, 1966, 153, 1205-1213.

THORPE, W.H. Ethology as a new branch of biology. pp. 34-48 in McGill, T.E. (Org.). Readings in animal behavior. N. York: Holt, Rinehart and Winston, 1965 (Originalmente publicado em 1956).

TINBERGEN, N. The study of instinct. Londres: Oxford University Press, 1951.

TINBERGEN, N. Psychology and ethology as supplementary parts of a science of behavior. pp. 75-167 in Schaffner, B. (Org.). Group processes: transactions of the first conference. N. York: Josiah Macy, Jr., Foundation, 1955.

TINBERGEN, N. Curious naturalists. N. York: Basic Books, 1958.

TINBERGEN, N. The shell menace. pp. 532-540 in McGill, T. E., Readings in animal behavior. N. York: Holt, Rinehart and Winston, 1965 (Originalmente publicado em 1963).

TINBERGEN, N. The evolution of signalling devices. Pç. 206-230 in Etkin, W. Social behavior and organization among vertebrates. Chicago: The University of Chicago Press, 1964.

UEXKÜLL, J. von. A Stroll through the world of animals and men: a picture book of invisible worlds. pp. 5-80 in Schiller, C.H. (Org. e trad.). Instinctive behavior: the development of a modern concept. Londres: Methuen, 1957 (Originalmente publicado em 1934).

WARDEN, C.J., JENKINS, T.N. e WARNER, L.H. Comparative psychology - A comprehensive treatise. Vol. I: Principles and Methods (1935). Vol. II. Plants and invertebrates (1940). N. York; Ronald, 1935-1940.

WATSON, J.B. Psychology from the standpoint of a behaviorist. Filadélfia : J.B. Lippincott, 1919.

WATSON, J.B. Behaviorism. N. York: Norton, 1925.

WATSON, R.I. The great psychologists. N. York: J.B. Lippicott, 1971.

ASPECTOS GENÉTICOS DO COMPORTAMENTO

Norberto Garcia Cairasco*

Da mesma maneira que o Sistema Nervoso Central continua desenvolvendo-se e mudando ao longo da vida dos organismos, o comportamento também o faz. Diferentes espécies de animais desenvolvem diferentes comportamentos, e o comportamento dos animais de uma dada espécie, muda com a idade. O comportamento de um gato, é evidentemente diferente do comportamento de uma ave, e assim por diante. Entretanto, embora gatos se comportem como gatos e aves como tais, há em todas as idades, amplas diferenças individuais no comportamento de animais das mesmas espécies. O desenvolvimento do SNC e o comportamento resultante, estão sujeitos a muitas influências, a primeira das quais é de ordem genética.

A genética do comportamento é um estudo do controle que a hereditariedade exerce sobre as ações de um organismo. A análise do controle genético de um comportamento é complicada pelo fato de que a ação primária do gene pode afetar: (1) órgãos sensoriais, assim mudando a informação nos aferentes primários, (2) um sistema intermediário (nervoso, endócrino), assim alterando a coordenação e a capacidade de percepção, ou (3) o órgão efetor, afetando assim a resposta.

O problema do estudo partindo do fenótipo à ação do gene, através de um caminho complexo, é semelhante para comportamentos genéticos e para a genética do desenvolvimento. Aqui poderíamos dizer com Benzer: quando um organismo individual se desenvolve de um ovo fertilizado a informação unidimensional arranjanda na sequência linear dos genes nos cromossomos controla a formação de uma camada bidimensional que se dobra para dar origem a um arranjo preciso tridimensional de órgãos dos sentidos, sistema nervoso central e músculos. Estes elementos interagem para produzir o comportamento do organismo, um fenômeno cuja descrição requer pelo menos quatro dimensões.

Com certeza, os genes que tão amplamente determinam as características anatômicas e bioquímicas, podem também interagir com o ambiente para determinar o comportamento. Para resolver esta questão é preciso inicialmente decidir que sistema de ensaio ou que organismo será nosso escolhido para o estudo. Em outras palavras, qual seria um organismo ideal para o estudo da genética do comportamento ? Esta escolha é bastante difícil, já que aqueles animais que são extremadamente simples estruturalmente, e que pelo seu curto ciclo de vida facilitariam estudos genéticos e de grande número de animais, são aqueles que

*Universidade Industrial de Santander. Bucaramanga-Colombia.

apresentam padrões comportamentais também mais simples e num dado momento menos interessantes. Como exemplo colocamos o caso da *Drosophila melanogaster*. É considerado um organismo interessante já que o seu número total de células nervosas, sua quantidade de DNA e seu tempo de geração a colocariam aproximadamente no meio de uma escala logarítmica entre o bacilo do colon *Escherichia coli* (considerado como tendo um sistema nervoso de um neurônio) e o homem. Embora o Sistema Nervoso da mosca seja muito diferente do homem, ambos consistem de neurônios e sinapses e utilizam moléculas neurotransmissoras e o desenvolvimento de ambos é governado pelos genes. Apesar de que seu comportamento não seja interessante do ponto de vista do que o homem realiza, e além disso não sendo um eventual ancestral do homem, há um interesse evolutivo no seu estudo, porquanto ela representa algum ramo dos invertebrados na frondosa árvore filogenética.

Agora, se a nossa análise se baseia nos mecanismos neuronais subjacentes ao comportamento, este pode ser estudado com técnicas biológicas genéticas ou celulares. Nestes casos o animal ideal deveria cumprir os seguintes requisitos segundo Kandel (1976):

(a) Emitir respostas comportamentais bem delineadas, simples, interessantes, que possam sofrer modificações a curto e longo prazo.

(b) Ter um tempo de geração, do nascimento à maturidade reprodutiva, de modo a obter facilmente cepas geneticamente puras.

(c) Ter células nervosas poucas em número, grandes e identificáveis.

(d) Ter as conexões entre neurônios que possam ser mapeadas célula a célula usando técnicas eletrofisiológicas e morfológicas.

É evidente que sem considerar as bactérias e organismos mais primitivos, só os invertebrados poderiam preencher estes requisitos.Historicamente, o uso dos invertebrados no estudo do comportamento se remonta aos tempos do próprio Darwin, declinando só nas décadas de 1930-1960, já que do ponto de vista psicológico se encontrou muita dificuldade para demonstrar aprendizado associativo em invertebrados. Nessa busca de animais ideais passou-se ao estudo dos vertebrados, embora os etólogos tenham continuado a estudar os invertebrados. Na realidade a maioria deles esteve mais interessada em mostrar o significado adaptativo e portanto evolutivo dos comportamentos e não os processos de aprendizado. Evidentemente que o desenvolvimento de uma ciência, a genética do comportamento, nasceu junto com o desenvolvimento das ciências neurais. Nesse momento os neurofisiologistas centralizavam suas preocupações na pergunta de como o SNC poderia gerar comportamentos rítmicos na ausência de estímulos óbvios. Os reflexos estavam descritos (Sherrington), porém,

a identificação dos padrões de ação fixa levaram a outras perguntas. Por exemplo, como é que são gerados esses padrões no SNC ? O que engatilha a sua ocorrência ? Há um SNC de programas que determina sua sequência temporal ?

Se considerarmos um organismo que cumpra com os requisitos expostos por Kandel e que tenha contribuído para esclarecer estas questões, teríamos que falar do molusco Aplysia, cujo sistema nervoso parece ter sido construído especialmente para neurofisiologistas, Do ponto de vista celular e genético também apresenta uma série de vantagens. Os comportamentos de Aplysia vão dos reflexos elementares primários, passando pelos reflexos complexos e padrões de ação fixa, até comportamentos sociais de ordem superior como as cadeias de copulação.

Os comportamentos elementares podem ser atos reflexos do tipo reflexos neuroendocrinos, reflexos defensivos e atos fixos como a liberação de tinta e oviposição, sendo estes dois últimos considerados "tudo ou nada". Nos comportamentos complexos encontram-se a locomoção que em todas as espécies de Aplysia se efetua por rastejamento. Alguns animais alcançam velocidades de 80 ms por hora, por períodos de tempo limitados. Além da locomoção, encontra-se o comportamento de alimentação. Nele, o componente de orientação é considerado um padrão reflexo e o componente ingestivo um padrão de ação fixa.

Neste ponto é importante salientar que embora não haja um sistema de classificação satisfatoriamente completo dos comportamentos, as respostas comportamentais dos animais podem ser agrupadas na base de relações estímulo-resposta. Nas respostas reflexas, a amplitude e o padrão da saída (output), são funções gradativas da intensidade e o padrão de entrada (input).Nas respostas de ação a entrada engatilha uma resposta "tudo ou nada" como resultado de um programa central; a resposta é então realizada independente do input. Esta resposta centralmente programada é frequentemente liberada espontaneamente.

Nossa insistência na análise de padrões de ação fixa ou dos padrões motores inatos segundo Lorenz, se explica no fato deles apresentarem estabilidade e não serem mascarados no comportamento do animal no cativeiro, o que justifica seu estudo no laboratório. Se não esquecemos a existência de muitos outros mecanismos fisiológicos que afetam o comportamento, incluídos os do aprendizado, é legítimo começar com os padrões comportamentais inatos. A parte menos variável de um sistema é sempre a melhor para ser estudada no primeiro lugar.

Nos seus estudos comportamentais de patos, Lorenz demonstrou experimentalmente que as diferenças nos padrões motores inatos que distinguem as espécies umas das outras, podem ser duplicadas por hibridização. Isto sugere que os padrões motores são dependentes de uma constelação de fatores genéticos comparativamente simples. No mesmo contexto Tinbergen estudando os sistemas de sinais em gaivotas demonstra que não sendo as diferen

ças no comportamento entre gaivotas muito aparentadas induzidas pelo ambiente, elas são verdadeiramente inatas e essas diferenças reais entre espécies devem ter aparecido por divergências evolutiva. Esta consideração envolve um componente de pensamento comparativo, filogenético. Lorenz comentava: cada vez que um biologo se pergunta porque um organismo age de uma determinada maneira, ele deveria usar o método comparativo. Ex: Porque o ouvido tem essa configuração tão peculiar ? Porque está colocado acima do maxilar ? Para conhecer a resposta o investigador deve comparar o formato dos mamíferos com o dos outros vertebrados. Aí, ele descobrirá que o ouvido foi uma vez uma fenda de uma guelra. Quando os primeiros vertebrados de quatro patas respirando ar sairam do mar, eles mantiveram um par de guelras, cada uma das quais ocorreu para ficar convenientemente próxima do labirinto, do ouvido interno. O canal de água que abria nele, encheu-se de ar e se adaptou à condução de ondas sonoras. Assim nasceu o ouvido.

A informação mencionada até aqui nos coloca na seguinte situação: a genética do comportamento não pode ser desligada de considerações ontogenéticas, nem filogenéticas, já que fenômenos de desenvolvimento e de evolução caracterizam fenômenos comportamentais específicos em organismos também específicos. A nossa pergunta de qual é o organismo ideal dependerá do nosso objetivo particular de investigação, não esquecendo que nossos estudos deveriam estar idealmente vinculados as análises das ciências neurais. Para diferentes modelos experimentais encontramos na literatura várias linhas de pesquisa que tem sido utilizadas no estudo da genética do comportamento.

Uma abordagem envolve um estudo dos efeitos dos genes simples, ou dos cromossomos sobre o comportamento. Este tipo de investigação é limitado pelo fato de que muitos traços comportamentais são de caráter poligênico e pelo fato de que muitos genes são pleiotrópicos. Uma segunda abordagem tem sido estudar as diferenças de comportamento entre diferentes linhagens consanguíneas ou grupos de organismos. Como estas linhagens são produzidas por muitas gerações de cruzamentos entre irmãos, supôs-se que cada grupo fosse homozigoto para a maioria de seus genes. Os vários grupos poderão ter-se por acaso tornado homozigóticos para diferentes alelos em muitos loci. A outra abordagem é a tentativa de modificar um traço comportamental, geralmente em direções opostas, pela seleção de uma população inicialmente variável.

Evidências experimentais mostram que diferenças individuais no sistema nervoso central e no comportamento podem resultar de diferenças num só gene. A análise de genes únicos e comportamento é importante porque proporciona meios de investigar as bases fisiológicas e bioquímicas do comportamento. As mudanças genéticas responsáveis pela produção de comportamentos diferentes podem ser finalmente identificadas com uma simples pro

teína alterada. O entendimento dos mecanismos bioquímicos que mediam os efeitos dos genes sobre o desenvolvimento neural e comportamental, podem sugerir novas estratégias para a correção de doenças genéticas.

Um exemplo desta abordagem envolve uma mutação recessiva chamada pálido, no camundongo. Os animais homozigóticos recessivos para o gene tem dificuldade na manutenção do equilíbrio. Esta mutação tem sido correlacionada com deficiências no transporte de manganês, sendo que concentrações de manganês diminuídas afetam o desenvolvimento ósseo e destrói os otolitos, pequenos grânulos no ouvido interno que dão informação acerca da gravidade. Além do mais, o alelo pálido também retarda a habilidade do camundongo para transportar l-dopa e l-triptofano no cérebro, matérias primas no metabolismo de neurotransmissores centrais. Embora não se tenha conhecimento de que são esses defeitos no transporte de aminoácidos os responsáveis pelos efeitos do alelo, ou se são os efeitos pleiotrópicos da deficiência de manganês, tem sido mostrado que a alimentação das mães gestantes com amplas administrações de manganês bloqueia os efeitos deletérios comportamentais durante o desenvolvimento. Em humanos, alterações como a fenilcetonúria (autossómica recessiva), doença de Lesch-Nyhan (recessiva ligada ao X), doença de Tay-Sachs (autossómica recessiva), são exemplos de alterações que resultam de erros no metabolismo que vão da inexistência de enzimas específicas (fenilalanina-hidroxilase), a sua atividade reduzida (hipoxantina-guanina-fosforibosil-transferase), ou a sua produção em estado defeituoso (hexosaminidese, respectivamente).

Em resumo, nenhum gene afeta o comportamento per se: ou seja, as mudanças comportamentais resultam dos efeitos genéticos sobre níveis enzimáticos, níveis hormonais, sensibilidade tecidual, permeabilidade de membranas e outras funções. A influência da herdabilidade no comportamento é indireta.

Visto do ângulo de Mayr, os chamados comportamentos inatos (referidos ao genótipo) e os adquiridos ou aprendidos (referidos ao fenótipo), podem relacionar-se no conceito de programa genético, sendo um conceito derivado da interação da biologia molecular e da teoria da informação. Aqueles comportamentos baseados nos programas genéticos que não levam a modificações apreciáveis durante o processo de translação no fenótipo são chamados programas fechados. Outros programas genéticos são modificados durante a translação no fenótipo, mas as entradas ocorrem durante o ciclo de vida de quem os possue. Eles tem um componente adquirido e são referidos como programas abertos. No homem onde o aprendizado e o raciocínio tem-se desenvolvido até o mais alto nível, temos pouco controle sobre o ambiente. Aqui os programas genéticos são os mais abertos de todos.

Um dos problemas surgidos na tentativa de estudar as origens genéticas do comportamento está na utilização de mutações gênicas simples. Na Drosophila, há potencialidade genética

justamente porque ela tem só quatro cromossomos e tem um grande número de variantes hereditárias (mutantes), que diferem do fenótipo normal (tipo selvagem), no tamanho das asas, tamanho do olho, cor do corpo e cor do olho (Morgan, 1927). Entretanto, os comportamentos anormais dos mutantes podem refletir como o indica Bremer (1973), uma falha no SNC para se desenvolver normalmente e não uma falha do SNC desenvolvido normalmente para funcionar corretamente.

Excepcionalmente, os estudos da genética do comportamento se baseiam em questões diferentes às dos processos regulatórios que especificam como o SNC funcionando, gera comportamentos e como o aprendizado modifica essa função celular.

Um exemplo de como os genes podem determinar padrões temporais de comportamento tem sido apresentada por Hegmann (1979), num trabalho onde as mudanças com a idade do peso corporal, comprimento da cauda e velocidade de condução nervosa na cauda são descritas, usando camundongos das linhagens DBA/1J e C3H/HeJ, e os seus respectivos híbridos-recíprocos.

As diferenças entre os grupos híbridos e consanguineos aumentaram com a idade, para peso corporal e comprimento da cauda, mas muito pouco para velocidade de condução nervosa na cauda. Diferenças entre as linhagens para velocidade de condução caudal aumentaram com a idade, porém, diferenças de linhagens no peso corporal e comprimento da cauda não o fizeram. Com estes resultados Hegmann demonstra que diferentes efeitos genéticos influenciam o desenvolvimento de tamanho e função do SNC nesta população, sendo que estes dois sistemas podem ser separados por seleção. Diferenças maiores para tamanho e para velocidade de condução aparecem entre os 70-100 dias, respectivamente, demonstrando que as diferenças gênicas atuando sobre o desenvolvimento podem determinar padrões temporais de aparecimento de diferenças nas bases morfológicas e fisiológicas do comportamento.

Por outro lado também fatores genéticos tem sido responsabilizados por alterações nos padrões de comportamento reprodutivo em Drosophila, mais especificamente o padrão de corte no macho.

Quando um macho é colocado com uma fêmea virgem, ele se aproxima e a toca com sua perna dianteira. Se ela fica quieta, começa a corte. No início, o macho faceia a fêmea geralmente da posição, pela qual ele se aproximou (fase de orientação). Enquanto está faceando a fêmea, o macho estende uma asa até que ela fique em ângulo reto com seu corpo. Então a asa vibra rapidamente para cima e para baixo por poucos segundos repetindo-se em intervalos curtos (fase de vibração). Eventualmente, o macho se move para uma posição atrás da fêmea e lambe seus órgãos genitais com a probóscide (fase de lambidas). Após algumas lambidas, o macho tenta copular. Isto envolve o enrolamento do abdomen por baixo do próprio corpo para empurrá-lo em direção às placas vaginais da fêmea. Ele não consegue copular com a fê

mea a menos que ela abra as suas asas permitindo-lhe montá-la, e também alargue as placas vaginais permitindo ao macho a introdução do pênis.

No mutante yellow de Drosophila (recessivo ligado ao X), os machos vibram suas asas por curtos espaços de tempo e a intervalos mais longos que os machos selvagens. Esta atividade diminuída dos machos "yellow" parece aumentar a oportunidade das fêmeas responderem a outros estímulos do meio e se afastarem do macho. Os machos "yellow" tem deficiência sexual em se dirigirem para as fêmeas tanto "yellow" como selvagem. Isto não diz porque tais machos são carentes de direção sexual. A hipótese indica simplesmente que se deve procurar uma explicação no macho e não na fêmea já que experimentos anteriores mostraram que não existe fraqueza muscular nos machos "yellow". Além do mais está se lidando com um gene pleiotrópico, sendo que um dos seus efeitos é sobre a cor do corpo e o outro efeito aparentemente não relacionado é sobre o comportamento da corte no macho. Não há esclarecimento acerca do efeito enzimático primário do gene nem em relação com o padrão de corte, nem com a cor do corpo.

Outro tipo de implicações genéticas no comportamento podem ser estudadas quando não um só gene, porém, um conjunto deles com efeitos aditivos (poligenes), são responsáveis por determinados comportamentos. Atividade, temperamento, e outras características devem ser estudadas desse ângulo.

Finalmente são utilizados animais de linhagens com altos índices de entrecruzamento ou consanguinidade. Tais linhagens são desenvolvidas cruzando indivíduos com os seus parentes mais próximos, tais como irmãos e irmãs por muitas gerações. Isto se traduz em homogeneidade genética cada vez maior na descendência (homozigoze). Essas linhagens diferem de outras nos comportamentos que tem sido estudados, incluindo atividade, emocionalidade, agressividade, preferência por álcool, peso cerebral relativo, atividade de várias enzimas, susceptibilidade a convulsões induzidas por estimulação acústica (camundongos e rato), velocidade de condução nervosa e habilidade de aprendizado. Isto sugere que as diferenças genéticas entre os indivíduos podem contribuir para as diferenças individuais no comportamento observadas quando populações de camundongos geneticamente diferentes são estudadas. Linhagens consanguineas também são úteis para estudar as influências do ambiente já que o estudo de animais dentro da mesma cepa não é complicado pela variação genética.

Outros comportamentos tem sido estudados em camundongos mostrando-se inclusive que as condições de alojamento dos animais, isolados ou em grupo, se refletem em variações comportamentais claras. Por exemplo: o efeito do estresse social sobre o consumo de álcool por camundongos tem sido estudado mostrando-se que camundongos C57/Bl, quando colocados individualmente preferem álcool a outras substâncias. De fato, eles consomem 90% dos seus fluídos diários de álcool. Em constraste, camundon-

gos isolados da cepa RIII, são bebedores moderados. Quando estressados por serem colocados em grupo, os camundongos C57/BL, bebem menos que quando eles estão sozinhos. Este estresse não afeta os hábitos de beber do camundongo RIII. Este estresse tem efeitos diferentes no consumo de álcool dependendo do genótipo do animal.

Um dado número de experimentos tem mostrado que ratos podem ser selecionados para habilidade de aprendizado em labirintos. Nos experimentos de ratos treinados num labirinto complexo, tem sido feitos cruzamentos de machos obtusos com fêmeas compatíveis e machos brilhantes com fêmeas compatíveis. Após pelo menos 8 gerações o desempenho no labirinto das duas linhagens genéticas foi marcadamente diferente. Outros estudos mostraram posteriormente que as linhagens só diferiam no que diz respeito a essa tarefa de aprendizado. As diferenças no aprendizado de labirintos podem ser devidas a diferenças genéticas num número de processos, incluindo mecanismos de aprendizado, motivação e processos sensoriais.

Segundo Bonner (1983), o genoma e o cérebro são simbiontes. Para obter benefícios um depende do outro. O cérebro e todos os neurônios periféricos que o acompanham são produtos de genes. Isto é, em cada ciclo vital, a estrutura das células nervosas, sua posição e seu arranjo resultam essencialmente de ações gênicas. Na evolução, a pressão de seleção no sentido de maquinaria deve ter produzido o rápido processamento de informação do SNC. Isso em última instância levou a uma centralização progressiva dos neurônios, ainda por seleção natural dos genes, culminando em cérebros maiores e finalmente, naqueles capazes de inventar cultura. O lento genoma, deu origem ao longo de milhões de anos ao rápido cérebro. Uma vez que ambos processam informação, o cérebro evoluído pode agora encarregar-se da parte do processamento que tinha sido função exclusiva do genoma. Um exemplo é o comportamento de animais submetidos a temperaturas baixas que respondem com mudanças genéticas que levam ao maior desenvolvimento de pelo e/ou gordura; no homem o problema é resolvido rapidamente, através de roupas quentes e espessas. Neste caso, pela velocidade de processamento, em razão da responsividade rápida e precisa, o cérebro superou ao genoma.

Dois exemplos de alterações neurofisiológicas de origem genética nos introduziriam justamente no campo da neurofisiologia do comportamento. São dois modelos de epilepsia genética, e dada sua importância no teste de anticonvulsivantes, também incorporam a chamada neurofarmacogenética.

Em primeiro lugar, camundongos com o gene mutante "tottering" (tg, cromossomo 8, autossomico recessivo), mostram na adolescência, disparos anormais de espícula-onda sincronizados bilateralmente, como é revelado por registros eletrocorticográficos em longos períodos (NOEBELS & SDIMAN, 1979). As espículas-onda são acompanhadas por ataques de ausência comportamental

e convulsões motoras, focais intermitentes, mostrando progressão somatotópica. A atividade metabólica cerebral durante as convulsões foi vista aumentada pela autorradiografia de cérebros de animais tratados intravenosamente cm C^{14}-2 Deoxiglicose. A atividade foi aumentada bilateralmente, especificamente na zona incerta, núcleo rubro e núcleos específicos reticulares do tronco cerebral. De outro lado, são descritas as convulsões audiogênicas nos camundongos, sendo convulsões generalizadas clônico-tônicas disparadas por exposição a estimulação acústica intensa. Existe uma diferença muito marcante entre os comportamentos de cepas consanguineas não susceptíveis (C57) e susceptíveis (DBA). Reporta-se na literatura que a idade do animal no momento do primeiro teste é importante, relacionando-se com picos específicos de susceptibilidade, em correspondência com maturação do SNC. Pela sua vez esta susceptibilidade tem sido correlacionada com alterações generalizadas de neurotransmissores centrais, incluindo catecolaminas, serotonina, GABA e aminoácidos excitatórios. Além do mais tem sido estudada a possível predisposição genética do animal à apresentação das crises, quando ainda animais insusceptíveis foram sensibilizados para este tipo de convulsões, pela sua exposição ao som numa etapa crítica do desenvolvimento. Muitos estudos tem sido conduzidos para esclarecer o tipo de herança envolvido, porém não há nada estabelecido. Sugere-se apenas a existência de genes simples ou para outros autores interação de tipo poligênica. Sabemos que em humanos o fenótipo eletroencefalográfico espícula-onda lenta que caracteriza a epilepsia generalizada tônico-clônica, deve-se a uma herança de um gene autossômico dominante. Em resumo; os genes afetam o cérebro de duas maneiras, diretamente relacionadas: pela estrutura do cérebro ou pela herança direta de padrões de comportamento. Esses padrões baseados na estrutura são qualificados, por vezes, como instintivos ou inatos, estando em nítido constraste com os padrões de comportamento que são flexíveis e, a medida que se ascende na árvore filogenética de crescente capacidade cerebral, culminam a aprendizagem. Se fosse possível identificar os genes envolvidos nas mudanças do ancestral para os descendentes e os eventos que intervém na expressão gênica, seríamos capazes de esclarecer os mecanismos subjacentes às diferenças no comportamento a um nível muito mais detalhado. Se mais conhecimento fosse disponível dos imediatos ancestrais do homem, poderíamos perguntar se alguns dos caracteres fisiológicos e psicológicos que presumivelmente foram herdados filogeneticamente, não foram mais relevantes para adaptação de nossos ancestrais que o que eles são para o homem vivo ?

Bibliografia Recomendada

KANDEL, E.R. & SCHWARTZ, J.H. Principles of Neural Sciences. Ed. Edward Arnold. Cap. 46. 560-569 pp. New York. 1981.

COTMAN, C.W. & McGAUGH, J.L. Behavioral Neuroscience. An Introduction. Academic Press. Cap. 16. 689-727 pp. New York. 1980.

KANDEL, E.R. Cellular Basis of Behavior. An Introduction to behavioral Neurobiology. W.H. FREEMAN and Company. San Francisco. 1976.

BONNER, J.T. A evolução da cultura dos animais. Zahar Editores. Rio de Janeiro. 1983.

EISNER, T. & WILSON, E. Animal Behavior. Readings from Scientific American.

EHRMAN, I. & PARSONS, P.A. Behavior Genetics and Evolution. Mc Graw - Hill Book Company. New York. 1981.

HEGMANN, J.P. Gene influences timing the development of size and Nervous System functional difference. Behavioral and Neural Biology, 25: 510-522 (1979).

HEGMANN, J.P. & BOENING, A.B. Genes influencing maturation of Nervous System function. Behavioral Biology, 17: 555 - 560 (1976).

LEVINE, I. Biologia do gene. Ed. EDGARD BLÜCHER LTDA. ED. DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO. Cap. 12. 290-323 pp. 1977.

I. O COMPORTAMENTO COMO FORMA DE ADAPTAÇÃO

Antonio Fernandes Nascimento Junior*

Segundo Dobzhansky (1970), a adaptação é sinônimo de capacidade de se deixar descendentes, o que quer dizer que, na natureza, todas as estratégias adaptativas visam a sobrevivência do maior número de indivíduos da prole. Tais estratégias são associadas aos seguintes fatos principais: a capacidade de resistência às variações ambientais; as estratégias de alimentação, a defesa contra predadores, a eficiência reprodutiva, a habilidade competitiva interespecífica e as associações entre espécies.

Todas estas situações obrigam o animal a possuir um comportamento correspondente às necessidades ambientais. Assim sendo todos os animais tem a capacidade de, fisiologica ou comportamentalmente, resistir às variações ambientais que ocorrem dentro de seu limite de tolerância. Tem também a forma adequada de obter alimento e se defender contra predadores e de se reproduzir adequadamente, deixando um número de descendentes que garantam a espécie. A sobrevivência dos descendentes pode ser garantida tanto pelo grande número de indivíduos produzido pelos pais (como as ostras, as tartarugas, etc) como pelo cuidado e proteção das crias apresentados por estes que,sendo geralmente em pequeno número (felinos, canídeos, etc) são garantidos por este comportamento. A competição entre espécies também apresenta estratégias comportamentais que permitem a sobrevivência de cada uma delas dentro de seu respectivo nicho ecológico.

Pode-se perceber, em mãos a estas evidências, que o comportamento animal desempenha um fator essencial na sua sobrevivência como indivíduo e como espécie. Tais comportamentos, em geral, por serem adaptativos, possuem uma forte herança a qual permite uma ação do ambiente e, consequentemente, da seleção natural.

I.1 - A capacidade de resistência às variações ambientais.

Quanto as variações ambientais, Boirliere (1955) demonstrou que muitos ratos do deserto somente sobrevivem ao calor do meio dia se estão em seus ninhos. Outro exemplo muito conhecido são os castores que escavam cavernas nas margens dos rios. Se a margem é tão baixa que não permite escavações, o castor coloca seu ninho em um grande monte de ramos secos. O animal amontoa ramos de até 4 metros de comprimento, fechando as aber

* Deptº de Genética - FMRP - USP - Ribeirão Preto - SP.

le, capazes de captar os potenciais musculares que controlam os movimentos respiratórios do peixe.

Há predadores que se mimetizam como o vagalume *Photurus*, que imita o codigo de piscadas de fêmeas Photinus e se alimenta dos machos dessa espécie que são atraídos.

Luling (1958) observou que o peixe arqueiro (*Toxotes jaculatrix*) captura com um jorro d'água os insetos que estejam pousados nas plantas das margens. O peixe se coloca imediatamente abaixo do inseto e, ao final do disparo, levanta a cabeça aumentando a amplitude do jorro e ampliando a possibilidade de capturar a presa.

Kaertner (1965) encontrou os mais diversos métodos de caça desenvolvidos pelas aranhas. Estas utilizam diversos tipos de redes, bolas ou mesmo caça direta. A *Mastrophora* lança até um inseto que se aproxima voando um fio com uma bola pegajosa na extremidade. A *Claudomelea* e a *Dicrostichus* caçam a noite em uma teia horizontal da qual pende um fio com uma gota pegajosa. Estas aranhas com a pata fazem oscilar este pêndulo, descrevendo círculos, capturando, por conseguinte, os insetos que chocam nessa gota.

Peters (1939, 1953 in Eibl-Eibesfeldt, 1974) estudaram a estrutura de complicadas teias de aranhas e observaram que estas eram formadas de uma área de fixação e uma área livre que constituem a zona de observação da teia, uma área de captura formada por fios pegajosos e uma área de captura formada por fios primários, secundários, radiais e suportes.

Todas estas estratégias são extremamente especializadas mas os mais surpreendentes são aquelas na qual o animal se utiliza de instrumentos para a obtenção do alimento. Os exemplos mais conhecidos são: a lontra marinha da califórnia (*Enhydra*) que abre as conchas dos mexilhões *Mytilus*, golpeando-as com uma pedra que mantem sobre seu estomago enquanto flutua no mar (Hall e Schaller, 1964). O abutre egípcio *Neophron perenopterus* que rompe os ovos de avestrus com pedras que buscou pelos arredores (Lawick-Goodall, 1966). O pássaro *Sitta puxilla* que utiliza palitos de pinus para retirar os insetos que se escondem na madeira (Morse, 1968).

Os chimpanzés também utilizam instrumentos para a obtenção de alimento (introduzem gravetos em cupinzeiro depois comem os soldados que se agarram na madeira) ou para a defesa (se defendem de predadores com pedaços de pau). Esta utilização porém difere das anteriormente citadas porque carrega uma grande necessidade de aprendizagem para o seu desenvolvimento.

I.3 - A defesa contra predadores

Em sua competição com o perseguidor, os perseguidos desenvolvem adaptações sempre novas na estrutura corporal

turas com barro, terra e pedras, escavando, a seguir, sua galeria nesta construção. A entrada deste ninho se acha abaixo do nível da água. O animal assegura o nível da água alto, que necessita para proteger-se e para armazenar convenientemente o alimento, construindo diques no rio. A atividade desta construção de diques é ativada imediatamente pela descida brusca do nível da água (Hinze, 1950). O dique pode ser assegurado por árvores caídas atravessadas na corrente e por ramos grossos fundidos no fundo (Richard, 1955, 1964).

Segundo Eibl-Eibesfeldt (1974), determinados padrões de comportamento referentes ao cuidado com as plumas ou da pelagem serve para manter a função de isolante térmico e impermeável à água desses órgãos. Portanto, segundo o autor, os padrões de comportamento de cuidado do corpo são adaptações a fatores climáticos.

Ainda segundo Eibl-Eibesfeldt (1974) os repteis adotam determinadas posições durante seus banhos de sol para se esquentar mais rapidamente. Assim o *Chorthippus dorsatus*, que corteja no outono na europa, expoem sua parte lateral ao sol, baixando a pata de forma que a área pigmentada escura do abdomem receba os raios solares.

I.2 - As estratégias da alimentação

Os animais que se alimentam de outros tem desenvolvido grande diversidade de adaptações. Estas adaptações são mais variadas do que aquelas encontradas nos animais que se alimentam de frutos e plantas, devido ao fato de que os animais que servem de presa tem também desenvolvido diversas medidas defensivas. Todas estas múltiplas especializações são resultados da competição. A radiação adaptativa dos peixes ósseos nos recifes de coral demonstra assim como os pássaros de Darwin que, partindo de sua forma original chegaram a nichos ecológicos mais variados. Sua distinta forma de alimentação se expressa tanto na forma do bico como em seu comportamento.

Os peixes que se alimentam do que se encontra no substrato estão, muitas vezes, tão especializados em obter o alimento aderido nas rochas que é muito difícil conseguir que tomem o alimento solto depositado no fundo do aquário. Assim Lorenz conseguiu alimentar um *Zanclus cornutus*, depois de muitos tentativas inúteis, colocando mexilhões amassados, em uma pedra, deixando-os ligeiramente secos, e oferecendo-os ao peixe.

Alguns animais desenvolveram mecanismos sensoriais não visuais, especializados na detecção de presas cripticas ou ocultas no escuro como os morcegos. Esqualos, arraias e raios são capazes de detectar peixes cripticamente coloridos, da ordem Heterosomata, mesmo quando enterrados abaixo da superfície da areia. Essa especialização é fruto de eletro receptores da pe

e no comportamento e as utilizam para se defender e escapar. As adaptações mais comumente encontradas entre os animais são: a distância permissivel de aproximação; a direção e meta da fuga; os movimentos de distração, e a resistência direta da presa contra o predador.

No caso da distância permissível de aproximação Hediger (1934) afirma que há uma distância específica para cada espécie, que pode variar com a experiência. Nos animais mais bem protegidos esta distância é menor. Hoogland, Morris e Tinbergen (1957) demonstraram que o gasterosteo de três puas (gasterosteus), esta melhor protegido por seus espinhos grandes e fortes do que o gasterosteo de 10 puas (Pybosteus). Por conseguinte este último é muito mais tímido.

A direção e a meta de fuga seguem também padrões filogenéticos particulares para cada espécie. Klausecoitz e Eibl-Eibesfeldt (1955) demonstraram que os peixes que vivem sobre a superfície arenosa aberta do mar tem adaptações especiais para a fuga; podem esconder-se em buracos construídos por eles mesmos ou enterrar-se rapidamente na areia. Os peixes que vivem no mar aberto, sem esconderijo, para fugir de seus perseguidores, saltam por cima da superfície da água, escapando assim do campo de visão do predador.

Os movimentos de distração são muito comuns em vários grupos de animais que apresentam movimentos irregulares que dificultam seu inimigo se orientar adequadamente e manter assim seu contato com a presa. Os coelhos saltam em zig-zag, os faisões se separam em todas as direções e se escondem, etc (Eibl-Eibesfeldt, 1974). Em alguns casos a adaptação comportamental está associada a adaptações morfo-fisiológicas como no caso da lagartixa que, como manobra de distração, solta a cauda para iludir seu perseguidor.

Em alguns casos, ocorridos principalmente entre os animais que se reunem em grupos, os predadores encontram formidável resistência a seu ataque, podendo muitas vezes, levar a pior na contenda. É o caso dos búfalos, bois almiscarados, renas, alces, etc.

Em casos mais especiais muitos animais conseguem um efeito de surpresa alterando dramaticamente sua forma e aparência, imediatamente antes de correr ou voar, é o chamado comportamento deimático. A *Mantis religiosa* ergue-se nas patas traseiras, abre completamente as asas, mantendo os membros anteriores elevados e bastante inclinados. Tal comportamento é acompanhado por um silvo produzido por movimentos do abdomen sobre as asas posteriores. Um comportamento semelhante é observado em corujas, falcões e cucos novos que estendem as asas e a plumagem da cauda quando incomodados, mantendo o bico bem aberto (nos cucos) e silvando e batendo o bico, no caso das corujas (Carthy e Howse, 1979).

Existem ainda formas de mimetismo mulleriano e ba

tesiano utilizados pelos animais para evitar a atuação dos predadores. E há muitas defesas químicas utilizadas por presas em potencial para se livrar dos predadores. O besouro bombardeiro, *Brachinus* é um exemplo típico já que produz as quinonas em uma reação química explosiva: em glândulas especiais na extremidade do abdomen, o animal mistura hidroxiquinonas, peróxido de hidrogênio e catalizadores, com o resultado que qualquer animal postado atrás do bezouro é atingido com uma mistura de quinonas e vapor de água a 100ºC (Carty e Howse, 1979).

Há assim uma enorme quantidade de estratégias desenvolvidas pelos animais para se defenderem de seus predadores. Estas adaptações porém são comumente especializadas e se adaptam à determinada categoria de predadores que, por sua vez, desenvolvem mecanismos especiais para a captura de sua presa.

I.4 - A eficiência reprodutiva

Genericamente pode-se afirmar que a eficiência reprodutiva nos animais é reduzida a duas principais estratégias, subdivididas em inúmeras estratégias especiais. Um animal para garantir a sobrevivência de um número de descendentes necessário para a manutenção da espécie ou produz muitos descendentes e os abandona a sua sorte, de forma que apenas alguns sobrevivam ou produz poucos descendentes e garante sua sobrevivência através de seus cuidados até uma idade em que possam se defender sózinhos. No primeiro caso estão as ostras, que podem produzir 500.000 ovos que largam no oceano sem qualquer proteçao e sujeitos ao ataque de qualquer predador. Muitos nichos ecológicos dependem destes ovos de ostras e muitos animais regulam seu ciclo biológico sazonal a sua presença. O extremo oposto estão a maioria dos grandes mamíferos que cuidam de suas crias até a idade avançada, ensinando-as a se comportarem com relação ao meio ambiente (técnicas de caça, fuga contra predadores e competição entre outras espécies). Caso estas espécies sejam sociais (como o são na maioria das vezes) este cuidado com as crias também serve para um desenvolvimento das características sociais dos filhotes tanto do ponto de vista do aprendizado como na questão da organização, maturação e utilização dos comportamentos potencialmente inatos do indivíduo.

Com esta abordagem não queremos de forma nenhuma sugerir que as demais estratégias reprodutivas estejam unicamente ocupando os espaços linearmente intermediários entre os dois pontos que acabamos de descrever. Existe sim uma ramificação de estratégias que podem ser analisadas unicamente pelo ponto de vista da eficiência reprodutiva da espécie.

Uma das ramificações mais importantes no estudo da eficácia reprodutiva são as colonias de insetos sociais. Neste caso a produção de descendentes é grande e há um sofisticado sis

tema de proteção e cuidado com as crias. Por outro lado é bom que se observe que tais insetos não dispersam seus ovos indiscriminadamente, e sim o fazem em locais especificamente fabricados que são os ninhos, e tais locais na verdade funcionam como um indivíduo. A eficácia reprodutiva aparentemente pode estar mais vinculada a sua reprodução social (enxameagem) do que, propriamente, na postura de sua rainha. Neste caso o modelo se ajusta perfeitamente à idéia de uma reprodução baixa e bem controlada.

Os tilápias demonstram claramente sua eficiência reprodutiva a outros peixes que disputam o mesmo nicho ecológico devido ao seu comportamento de guardar as crias na boca quando se apresenta algum distúrbio no ambiente (Domboch, 1963 in Wilson, 1975). Esta característica também é incomum na maioria dos animais desse tipo já que este Ciclidiopõe uma grande quantidade de ovos e cuida de um grande numero de filhotes.

Como esta existem muitas maneiras diferentes dos animais aumentarem sua eficácia reprodutiva. A maioria delas porém são produto da associação entre os animais formando grupos, e serão discutidas mais adiante, sob o título de "as vantagens do agrupamento frente a seleção".

I.5 - A habilidade competitiva interespecífica

A competição refere-se a interação entre dois organismos disputando a mesma coisa. Segundo Odem (1959) a competição, em ecologia, é qualquer relação entre duas ou mais populações específicas que possa afetar desfavoravelmente seu crescimento e sobrevivência.

A interação competidora pode envolver o espaço comum, os alimentos, os nutrientes, a luz, a ação de material residual, a predação mútua, a susceptibilidade aos carnívoros, as doenças, etc; e muitos outros tipos de interação mútua. A competição, pelo menos em condições hipotéticas,pode resultar num equilíbrio de ajustamento das duas espécies, ou pode resultar na substituição da população de uma espécie pela de outra, ou numa ocupação forçada de outro espaço, ou na utilização de outro alimento, conforme o motivo da competição. Os organismos intimamente relacionados, possuindo tipos fisionômicos ou hábitos de vida semelhantes, não ocorrem nos mesmos lugares. Se ocorrem, o alimento usado é diferente, manifestam atividades em épocas diferente, ou então ocupam nichos de algum modo distintos (Odem, 1959). Gause (1934) demonstrou que na grande maioria dos casos, duas espécies não podem coexistir ocupando o mesmo nicho. A competição expulsará uma delas.

As formas de competição consistem na melhor utilização do nicho ecológico para a obtenção de alimento; na melhor resistência às variações ambientais ocorridas no nicho; a me

lhor defesa contra os predadores; a melhor eficiência reprodutiva do animal concorrente ao nicho em questão e a destruição direta de uma população pela outra.

Prombie (1947), por exemplo, verificou que os *Tribolium* exterminavam os *Oryzaephilus* quando ambos eram cultivados em farinha, porque os primeiros são mais ativos na destruição dos estágios imaturos dos segundos. Contudo, quando se colocaram na farinha tubos de vidro onde os estados imaturos do *Oryzaephilus* podiam refugiar-se, ambas as populações conseguiram sobreviver, transformando assim o "nicho único" da farinha em "nicho duplo" da farinha e ou tubos, reduzindo a competição o suficiente para a manutenção das duas espécies.

I.6 - As associações entre espécies

Existem na natureza uma enorme variedade de associações. São sinais sensíveis à comunicação interespecífica compreendido por ambas as espécies que se associam. Uma associação bastante ilustrativa é a que ocorre entre os peixes *Naso tapeinosoma* e outros peixes chamados limpadores, conforme descreve Eibl-Eibesfeldt (1974). Este peixe se torna azul claro quando outro peixe o está limpando. Desta forma os parasitas do corpo do peixe são facilmente distinguidos. Durante a limpeza, o limpador coça seu hóspede com as barbatanas ventrais, desta forma lhe indica onde está trabalhando. O peixe hospedeiro atua, em consequência, extendendo ou mantendo imóvel as barbatanas que estão sendo limpas, ou abre a boca quando o limpador o toca com a comissura dos lábios e o permite entrar. Se o hospedeiro quer respirar fecha a boca intensionalmente e a abre de novo; então o limpador sai fora. Existem muitos comportamentos deste tipo em muitas espécies de relações interespecíficas entre os animais.

II. A ADAPTAÇÃO E A VIDA EM GRUPO

Uma das formas mais importantes encontradas nos animais para se adaptarem aos ambientes e, consequentemente; resistirem a pressão da seleção é a formação de grupos. Estes grupos, como veremos a seguir, oferecem grandes vantagens aos animais no sentido de alimentação, proteção, cuidado com as crias e controle do microclima. Tais vantagens aumentam a eficiência reprodutiva, a longevidade, a capacidade de dispersão e a competição interespecífica nesses animais. Esta organização social está orientada pelo ambiente. Conforme demonstra Deag (1980) tal afirmação nasce do fato de que espécies próximas que ocupam habitats diferentes ou exploram de maneira diferente o mesmo habitat, tem organizações sociais de acordo com suas condições de vida. O autor cita o exemplo da comparação entre a hiena manchada

(*Crocuta crocuta*) e a hiena listrada (*Hyaena vulgaris*). Muitos aspectos a organização social das primeiras (formação de clãs, defesa de grupo, caça em grupos, etc.) estão relacionadas com a caça de presas de grande porte. Por outro lado, as segundas, por se alimentarem com presas de pequeno porte tem seu comportamento social de acordo com seus objetivos (unidades familiares, território individual, procura solitária de alimento, etc.).

Evidentemente não apenas o tipo de alimento é o fator de definição do comportamento geral do grupo. Os outros fatores acima mencionados (proteção, controle do microclima, etc) contribuem com inegável parcela de responsabilidade para a definição das características gerais do comportamento da comunidade.

Na vida grupal os diferentes membros de uma mesma comunidade se influenciam de diversas formas. Eibl-Eibesfeldt (1974) enumera algumas dessas situações: por exemplo as galinhas que são mantidas em grupos comem mais do que as mantidas em isolamento, o mesmo ocorrendo com ratos, macacos e peixes; a presença do macho pode estimular o desenvolvimento das gonadas de uma femea (efeito do par). As baratas (*Blatella germanica*) crescem melhor em comunidades do que isoladas; quando ocorre superpopulação em *Tribolium confusum*, este devora seus ovos; a superpopulação em alguns mamíferos causa "stress" o qual leva a destruição da população muito antes que se note falta de alimento.

Wynne-Edwards (1962 in Manning, 1972) afirma que, na maioria dos casos se tem encontrado adaptações do comportamento social, que servem para evitar a superpopulação. O territorialismo é um comportamento cuja importância está muito ligada ao controle do tamanho da população.

Wilson (1975) acredita que o comportamento social aumenta a estabilidade das populações, atuando como um neutralizador ou amortizador das tensões procedentes do meio, de forma que retarda a diminuição da população ou controla o excessivo aumento desta. Consequentemente esta população tem uma menor probabilidade de extinção que outra que careça de regulação. Por exemplo, a estrutura das castas reprodutoras nos insetos sociais proporciona, segundo o autor, um meio adicional de regulação da população.

Passemos agora a examinar algumas das vantagens apresentadas pela vida comunitária em relação ao indivíduo isolado.

II.1 - A capacidade da resistência do grupo às variações.

Às vezes o tamanho físico do grupo promove uma formidável resistência deste às condições ambientais mais inóspitas.

Conforme ilustra Allee (1938) as pulgas d'água não

podem viver em águas alcalinas, mas o produto respiratório de um grande número delas é, às vezes, suficientemente ácido para diminuir a alcalinidade do ambiente à níveis aceitáveis. Um outro exemplo bastante importante é o pinguim-imperador (*Aptenodytes forsteri*) estudado por Prevost (1961). Segundo o autor este pinguim corteja e cria durante o inverno antartico; com ventos a 80 km/h em média, chegando até a 140 km/h, e com temperaturas de - 60ºC. Os pinguins sobrevivem agrupando-se em construções em forma de V, mantendo assim sua temperatura corporal a 35,7ºC,nos indivíduos separados do grupo, a temperatura coporal encontrada pelo autor foi de até 27,9ºC.

A termorregulação das colônias de abelhas (*Apis mellifera*) descrita por Ribbands (1953) é um terceiro exemplo apropriado dentro da proposição inicial. As abelhas, segundo esse e outros autores, mantem uma temperatura e uma umidade apropriadas no interior da colmeia, no sentido de permitir uma boa sobrevivência da cria e dos adultos. Tal temperatura gira em torno de 34,5ºC a 35,5ºC durante a primavera e o verão, caindo a níveis bem mais baixos, mas aceitáveis, no outono e no inverno. Nessas condições as abelhas se aglomeram formando uma bola. Durante o transcorrer do inverno. Tal bola se movimenta para cima e para baixo. Corkins (1930) demonstrou que a temperatura dentro da bola se manteve constante, sem ser afetada pela temperatura externa. Tal bola estabelece uma capa isolante que varia de espessura entre 2,5 a 7,5 cm. Quando a temperatura sobe acima de 7ºC, a bola se dilata. A menos de 7ºC a bola se contrai, reduzindo a área de superfície que irradia energia. Haydak (1944) constatou que ao se formar a bola de outono, uma parte da mesma, formada por 100 a 200 abelhas, sobressaia da bola maior. Esta "bola de conexação", segundo o autor, pode ser a comunicação com os lugares que permanecem entre os favos. A posição da "bola de conexão" muda conforme os movimentos da bola principal. Quando as temperaturas são amenas, as abelhas da superfície da "bola de conexação" estão praticamente imóveis, formando uma cobertura para evitar perda de calor. Se as temperaturas são baixas, as abelhas efetuam movimentos frequentes e rápidos com suas asas.Durante frios muito intensos, as abelhas da superfície da bola enterram suas cabeças e torax dentro desta, de maneira que somente são vistos os abdomens que se movem continuamente. Quando o tempo esquenta as abelhas se extendem novamente. A bola de conexação também desaparece durante os frios extremos, ao se contraírem as abelhas dentro dos espaços intermediários.

Assim como nas abelhas *Apis mellifera*, há inúmeros casos de termorregulação entre os Himenopteros e Isópteros de complexidade e eficácia surpreendentes e, ainda não totalmente esclarecidos.

II.2 - As estratégias da alimentação do grupo

Concomitante ao controle do microclima, uma segunda vantagem na vida em grupos está na obtenção de alimento. O ataque em grupos feito por leões, hienas, licaons, lobos entre outros predadores, os permitem capturar animais muito maiores ou mais rápidos, em ambientes abertos como as estepes, as savanas e as pradarias. Estes animais caçam cooperativamente, enquanto os leões se utilizam das espreita, emboscada e corrida curta, os demais utilizam de corridas longas e contam com os companheiros para desnortear e atacar a presa em conjunto. Segundo Drag (1980), no caso da hiena, pode-se prever, com base no número de indivíduos presentes, o tipo de presa a ser escolhida. Os gnus são caçados por grupos pequenos de hienas (de uma a três, inicialmente, podendo outros se reunir as primeiras), se as presas forem zebras (que, ao contrário dos gnus organizam defesa cooperativa) as hienas somente atacarão com onze indivíduos ou mais.

As abelhas também aqui servem como um exemplo ilustratório já que as *Apis mellifera* possuem uma grande eficiência na obtenção e armazenamento de alimentos graças a uma sofisticada comunicação, (Frisch, 1967) e a uma surpreendente divisão de trabalho (Ribbonds, 1953) que levam a um trabalho cooperativo dos mais bem sucedidos no reino animal.

Que outro exemplo para este caso é aquele descrito por Deag (1980) nos chapins-reais (*Parus major*). No início do verão, quando os insetos de que se alimentam são encontrados em abundância pela mata, estas aves podem procurar alimentos sozinhas. Quando, por outro lado, o alimento está acumulado em uns poucos locais, difícil um indivíduo sozinho encontrar alimento. Segundo o autor, uma forma de contornar esse problema seria os animais mal-sucedidos seguirem os que tivessem encontrado alimento. Deag (1980) descreve experimentos feitos com essas aves cativas demonstrando que quando uma das aves encontra alimento, os demais membros do bando alteram seu comportamento e passam a procurar na mesma área ou no mesmo tipo do lugar onde o alimento foi encontrado. Nesses experimentos foi verificado que estas aves agrupadas em grupos de quatro encontravam alimento numa proporção de 18/24 contra apenas 6/24 em animais testados isolados. Assim sendo pode-se concluir que a formação de bandos de inverno aumenta a chance do animal encontrar alimento.

II.3 - A defesa do grupo contra predadores

Assim como os grupos se unem para aumentar sua eficiência na caça, atacando animais maiores ou mais rápidos; os animais potencialmente alvos dos ataques dos predadores se unem para aumentar sua eficiência de sobrevivência. Os herbívoros das

pradarias, tundras, estepes e savanas comumente se agregam em bandos dada a impossibilidade de se ocultarem por mimetismo ou escaparem por caminhos inacessíveis a seus perseguidores (árvores, pântanos, montanhas, etc). Assim sendo estes herbívoros (geralmente de médio ou grande porte) se unem para se defenderem em grupo. Assim como já se discutiu a maior eficiência do *Parus major* em encontrar comida em grupos, podemos utilizar deste mesmo elemento como argumento no sentido de afirmarmos que há uma maior capacidade desses animais detectarem melhor o perigo quando se encontram isolados. Em muitos cardumes de peixes ocorrem idêntica situação Eibl-Eibesfeldt (1974). Assim sendo, um bando permite que o tempo de vigilância exercida por todos os componentes seja significativamente maior do que aquele exercido pelo indivíduo isolado. Por outro lado, o tempo gasto por cada indivíduo em sua parcela de vigilância é menor do que aquele do indivíduo isolado. Desta forma os componentes do grupo tem mais tempo para se alimentarem ou cuidarem das crias. Segundo Dimond e Lazarus (1974 in Deag, 1980), a medida que o tamanho do grupo aumenta, cai a proporção de tempo que cada animal dispende olhando em redor, e aumenta o número total de animais vigilantes.

Um segundo tipo de reação do grupo contra atacantes é o chamado "efeito de confusão" por Eibl-Eibesfeldt (1974). Este efeito, também denominado "movimento de distração", e já mencionado anteriormente, consiste num movimento desordenado apresentado por todos os componentes de um grupo, ao menor sinal de perigo, impedindo que o predador oriente seu ataque. Esta reação pode surgir tanto em grupos como em indivíduos isolados.

Segundo Deag (1980) os peixes, as aves e os primatas frequentemente cerram fileiras na presença de um predador. O autor acredita que esta é mais uma forma de dificultar a captura de um deles, "porque o movimento rápido de muitos indivíduos num espaço confinado faria com que o isolamento de um alvo ficasse difícil para o predador". A evidência para esta hipótese (segundo Deag, 1980) são os resultados encontrados no estudo da variação do tamanho de cardumes de peixes e sua eventual predação por lúcios (*Ecox lucuis*) e as percas (*Perca fluviatilis*). Quando o cardume de peixes aumenta o sucesso de seus predadores diminue..

Uma outra situação muito comum é a resistência oferecida aos predadores quando alguns tipos de herbívoros estão agrupados, tais como o búfalo, o bisão, a rena, o boi almiscarado, etc. Nestas ocasiões os predadores, comumente, em lugar de atacar as presas, eles as perseguem ou se mantem pelos arredores até que um indivíduo mais fraco se desgarre do grupo e se torne uma presa.

Embora as situações mais comuns tenham sido citadas, existem, sem dúvida, um sem número de estratégias utilizadas pelos grupos de animais para se defenderem de seus predadores. Uma dessas situações que não pode ser esquecida é a estimu

lação e sincronização da procriação ou o efeito de Fraser Darling (1937) in Manning (1972). Esse autor estudando grandes colonias de aves marinhas, nos quais cada indivíduo defende seu território dentro do grupo, observou que, nestas colonias, grande quantidade de estimulação resulta de exibições visuais e auditivas. Tais exibições constituem uma característica constante no início da estação reprodutiva. Os efeitos desta estimulação, provinda das aves próximas ou do companheiro, tendem a acelerar e a sincronizar o ciclo reprodutivo da colonia. Darling sugeriu que isto é vantajoso porque reduz a estação reprodutiva a um período mínimo. Assim sendo, se há uma sincronização entre a postura e a eclosão de ovos, os predadores, que podem apenas capturar um número limitado de presas por dia, serão sobrecarregados pela repentina e breve abundância de ovos e filhotes. Conclue-se assim que a probabilidade de um ninho ser atacado será diminuída.

II.4 - A eficiência reprodutiva do grupo

A eficiência reprodutiva do grupo deve ser considerada apartir do tipo de sociedade em questão. Os animais, por sua vez, apresentom diversos tipos de associações familiares, sendo eles: Família com apenas um dos pais (macho do peixe esganagato - *Gasterostus aculeatus* - quem cuida da prole); família (tanto o pai como a mãe criam a prole e podem ou não permanecerem juntos toda a vida); famílias ampliadas com um ou ambos os pais (há uma superposição de gerações e os jovens podem ajudar, a criar seus irmãos); harem (macho adulto e várias fêmeas); grupos de fêmeas (fêmeas e filhotes); grupos de solteiros (machos expulsos dos harens ou do grupo de fêmeas) e grupos com vários machos (vários machos adultos, fêmeas e filhotes). Esses diversos tipos de associações familiares demonstram, um diferente relacionamento entre pais e filhos nos diversos grupos animais. Esta diversificação sugere que diferentes exigências adaptativas ocorreram através da seleção natural e que, cada um desses grupos se organizou a partir da situação ambiental atuante sobre ele. Assim sendo a eficácia reprodutiva de qualquer grupo familiar depende da forma a qual tal grupo encontrou para aumentar sua taxa de natalidade e sobrevivência. Em alguns ambientes por exemplo a fêmea não consegue criar os filhotes sozinha, e nesses casos é vantajoso para a espécie o macho permanecer junto dela e ajudar na criação dos filhotes. Há várias formas de auxílio tais como proteção, alimento, obtenção de recursos para nidificação, marcação e defesa de território, etc. Por outro lado, quando o auxílio do macho não é essencial, estes tendem a ser promíscuos, pois a seleção sexual favorecem os machos que obtiverem o maior número possível de acasalamentos (Deag, 1980). Neste caso o grupo é importante por manter fêmeas jovens em grande quantidade

disponíveis para o acasalamento.

II.5 - A habilidade competitiva interespecífica entre grupos

Os mesmos estratagemas sociais utilizados para rechaçar predadores podem servir para vencer a competição de outras espécies. Altmann (1956 in Wilson, 1975) observou que o cofídeo *Lícaons pictus* protege presas das hienas com o mesmo comportamento utilizado na caça. A eficiência reprodutiva, nutricional, a capacidade de dispersão de controle do microclima completam a relação dos principais elementos considerados importantes para uma competição entre grupos interespecíficos de animais. A competição entre as abelhas africanas (*Apis mellifera adansonii*) e europeias (*Apis mellifera ligustica, caucasica, mellifera* e *cornica*) nas regiões neotropicais ilustra bem este caso. O número de enxames africanos introduzidos no Brasil foi cerca de 26, ocorridos em 1957, em comparação com centenas de milhares de europeus existentes na época. Após 17 anos todas as colonias de abelhas dessa espécie, no Brasil tinham características muito mais africanas do que europeias. A estas abelhas a literatura científica denominou africanizadas as quais demonstraram uma capacidade de competição muitas vezes superior a suas congeneres europeias durante sua expansão no Brasil e, após 1974, no restante da América do Sul e Central. Esta superioridade na expansão dessas abelhas em parte se deve aos seguintes fatos:

(1) Um valor reprodutivo duas vezes maior no zangão africanizado quando comparado ao europeu, segundo Martinho (1979).

(2) Uma produção de zangões perene todo o ano em detrimento a uma produção bem mais hábil dos europeus, condicionada às épocas mais quentes do ano segundo Nascimento Jr. (1981).

(3) Quanto a reprodução social estas abelhas apresentam uma frequência anual de duas enxameagens enquanto suas irmãs europeias produzem em média um enxame por ano (Nascimento Jr., 1981).

(4) A frequência muito alta de enxames contribuiu para demonstrar a capacidade de dispersão dessas abelhas.

(5) Além da velocidade de dispersão, as abelhas africanizadas apresentam também diferenças quanto a ocupação dos ambientes disponíveis. Kerr (1974) demonstrou que, em determinadas regiões do cerrado, a mesma área de 1 km^2, onde se encontravam 10 colmeias europeias equilibradas com o meio, encontrou-se, após a ocupação das africanizadas, 100 colmeias. Tal resultado, segundo o autor, sugere uma utilização mais eficiente dos habi-

tats e nichos ecológicos por parte destas abelhas em relação às primeiras.

(6) Nunez (1981) demonstrou que as abelhas africanizadas abandonam mais rapidamente a fonte com pouco alimento do que a europeia que procura esgotá-la ao máximo.

(7) Os locais de instalação das colmeias também diferem entre estas abelhas de forma que os locais utilizados pelas africanizadas são em muito maior número do que aqueles usados pelas europeias (Nascimento Jr. não publicado), provavelmente devido a sua grande capacidade de utilização de propolis e a seu grande controle do microclima.

(8) A capacidade de defesa nestas abelhas apresentam uma grande eficiência, bem superior aqueles apresentados pelas européias já que sua capacidade de mobilização e perseguição é bem maior, segundo Stort (1969).

(9) A capacidade de migração das abelhas africanizadas é uma resposta às condições adversas do ambiente. Tal capacidade, muito reduzida em abelhas europeias, contribue também para a maior adaptação das primeiras em relação às segundas (Nascimento Jr. 1981).

II.6 - Os tipos de seleção atuantes sobre o grupo

O carater adaptativo dos grupos animais sugere, mesmo considerando a diversidade nos tipos de organização social, uma estrutura social até certo ponto, rígida e geneticamente definida, em vista da pressão da seleção ocorrente sobre estes grupos. Assim sendo cada grupo apresenta rígidos esquemas de dominância, hierarquia, territorialismo, cortejamento, predação, cuidados com a cria, controle microclimático, defesa, etc. Cada um desses esquemas, se encontram interligados de forma que os componentes do grupo perdem suas "necessidades individuais" em benefício das necessidades comunais (Wynne-Edwards, 1962 in Manning, 1972). Assim os animais podem viver com os recursos que o ambiente fornece. Os grupos evoluiram de forma que a intensidade da reprodução está relacionada com os recursos disponíveis. Pelo fato de os grupos serem estáveis e em grande parte, reprodutivamente isolados, a seleção atua sobre os próprios grupos, extinguindo os que não se adaptaram aos recursos.

Segundo Wynne-Edwards uma alta proporção de comportamentos sociais, ou seja, a comunicação e a interação entre os indivíduos, desempenha esta função de regulação. O comportamento na verdade serve como elo numa cadeia de respostas, não somente comportamentais mas também fisiológicas, que ajusta a procriação ao suprimento alimentar. Lack (1966 in Manning, 1972) observando alguns pássaros do gênero *Parus* procurou demonstrar

a veracidade desta hipótese. Ele observou que nos anos em que havia poucas largatas, esses pássaros botavam menos ovos que nos anos de fartura (já que estas aves se alimentam de lagartas de lepidópteros). Esta resposta é antecipatória porque os pássaros põem seus ovos antes da eclosão das largatas. Esta adaptação, segundo o autor, deve resultar do ajustamento da fisiologia dos pássaros a fatores climáticos ou outros que também afetem a reprodução das mariposas. Através desse mesmo raciocínio poder-se-ia sugerir a evolução de um tipo semelhante de resposta que ajustasse a fisiologia reprodutiva à densidade de uma exibição social (o efeito de Fraser Darling). A seleção atuando sobre este tipo de situação é conhecida como seleção de populações.

Deag (1980) afirma que não há indicações de que pássaros mantenham artificialmente o tamanho da ninhada. O que mantem baixo o tamanho da ninhada é a alta taxa de mortalidade entre esses pássaros. O autor crê que a melhor explicação para o fenômeno está na seleção individual, por envolver menos requisitos e basear-se em suposições mais simples e mais encontrados na natureza.

Por outro lado, além da seleção individual e de grupos, muitos autores acreditam na seleção familiar ou de parentes o qual consiste na seleção de comportamentos que promovem um auxílio de um integrante do grupo em relação a seus parentes arriscando-se para o bem dos outros ou dispendendo energia que poderia ser utilizada em sua própria reprodução. As operárias de abelhas são exemplos dos mais ilustrativos desse caso. O resultado final deste comportamento altruísta é aumentar, na população os genes encontrados na família. Assim sendo a seleção favorece animais que ajudam parentes próximos, desde que os benefícios (genes em comum a serem perpetuados) ultrapassem as perdas diretas tais como ou perdas do altruísta.

Bibliografia

ALLEE, W.C. (1938). Social life of animals, w.w. Norton & Co, N.Y.

BOURLIERE, F. (1955). The natural history of mammals. London (G. Harroup).

CARTHY, J.D. E P.E. HOWSE (1979). Comportamento Animal. 79 pp. Editora Pedagógica Universitária.

CORKINS, C.I. (1930). The winter activity in the honeybee cluster. Rpt. Ia. St. Apiarist. pp. 44-48.

CROMBIE, A.C. (1947). Interespecific competition. J. Anim. Ecol. 16: 44-73.

DEAG, J.M. (1980). O comportamento social dos animais. Ed. USP.

DOBZHANSKY, T. (1970). Genética do Processo Evolutivo. EDUSP.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1974). Etologia. Introduccion al estudio comparado del comportamiento. Ed. Omega. S.A. Barcelona.

FRISCH, K. von (1967). The dance language and orientation of bees. Cambridge, Massachusetts; Haward. Univ. Press.

GAUSE, G.F. (1934). The struggle of existence. William & Wilkins, Baltimore.

HALL, K.R.L. E G.B. SCHALLER (1964). Tool Using Behavior of the California Sea Otter. J. Mammal. 45, 287-298.

HAYDAK, M.H. (1944). The food of honey bees. Report. Iowa State Apiarist for the year ending Dec. 31, 1943 pp. 68-72.

HEDIGER, H. (1934). Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zbl. 54, 21-40.

HINZE, G. (1950). Der Biber. Berlin (Akademic Verlag).

HOOGLAND, R.; D. MORRIS e N. TINBERGEN (1957). The spines of the sticklebacks (*Gasterotus* and *Pygosteus*) as Means of Defence against predators (*Perca* und *Esox*) Behaviour, 10, 205-236.

KAERTNER, A. (1965). Lehhbuch der speziellen zoologie. T. Wirbellose. 1. Teil. Z. Aull. Jena (Fisher).

KLAUSEWITZ, W. e I. EIBL-EIBESFELDT. (1955). Neire Rohrenaale von den Malediven und Nikobaren (Pisces, Apodes, Heterocongridae). Senck. biol. 40, 135-153.

KERR, W.E. (1974). Genetik des Polymorphismus bei Bienen. 3º artigo, pag 94-109, de Sozialpolymorphismus bei Insetiten, Editor Gerhard H. Schmidt, Wisenschafthiche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart.

LAWICK-GOODALL, J. e H. van Lawick (1966). Use of Tools by the Egyptian Volture, Neophron percnopterus. Nature, 212, 1468-1469.

LÜLING, K.H. (1958). Morphologisch-anatomische und histologische Untersuchungen am Auge des Schützenfishes *Toxotes jaculatrix*, nebst Bemerkungen zum spuckgehaben. Z. Morph. Ökol Tiere, 47, 529-610.

MANNING, A. (1972). Introdução ao comportamento animal. Livros Técnicos e Científicos. Editora S.A., SP.

MARTINHO, M.R. (1979). Competição entre zangões africanizados e italianos descendentes de rainhas e operárias no acasalamento livre e estudo da migração de espermatozóides para a espermateca da rainha. Tese de doutoramento apresentada a Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP.

MAYER, G. 1952. Untersuchungen über Herstellurg und struktur

des Radnetzes von *Aranea diadenia* und *Zilla x-notata* mit besonderer Berucksichtegung des Unterschiedes von jugend und Altersnetzen. Z. Tierpsychol., 9, 337-362.

MORSE, D.H. (1968). The use of tools by Bronon-Headed Neithatches. Wilson Bull., 80, 220-224.

NASCIMENTO, JR. A.F. (1981). Estudo da influência de fatores ambientais no comportamento enxameatório, migratório e no desenvolvimento de colmeias de abelhas africanizadas. Dissertação apresentada a Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto-USP para a obtenção do grau de mestre .

NUNEZ, J. (1974). Estudio cuantitativo del comportamento de *Apis mellifera ligustica* Spinola, Y *Apis mellifera adansonii* Latreille: Factores energéticos e informacionales condicionantes y estrategia del trabalho recolector. Ciência e Cultura 26(8): 786-790.

ODUM, E.P. (1959). Fundamentos da Ecologia. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa.

PREVOST, J. (1961). Ecologie du Manchot empereur: *Aptenodytes forsteri* Gray. Expeditions polaires Francaises, Miss. Paul-Emile Victor. Publ. 222, Actualités Scient. et Industr. Nr. 1291, Paris (Hermann).

RIBBANDS, C.R. (1953). The behavior an social life of honey bees. London Res. Associations.

RICHARD, P.B. (1955). Bièvres constructeurs de barrages, Mammalia, 19, 293-301.

RICHARD. P.B. (1964). Les matériaux de construction du Castor (*Castor fiber*), leur signification pour ce rongeur. Z. Tierpsychol. 21, 592-601.

STORT, A.C.G. (1971). Estudo genético da agressividade de *Apis mellifera*. Tese de doutoramento apresentada no Departamento de Genética da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto-USP.

WILSON, E.O. (1975). Sociobiologia, la nueva sintesis. Ed. Omega S.A., Barcelona.

NEUROFISIOLOGIA DO COMPORTAMENTO

José Marino Neto*

Neste texto, procuraremos expor, resumidamente, as idéias a serem ventiladas na nossa palestra. A primeira delas é que o seu título, "Neurofisiologia do Comportamento", talvez implique em uma grande simplificação no estudo das funções do Sistema Nervoso (SN). Esse título disciplinar pode sugerir que este formidável equipamento biológico representado pelo cérebro, apresenta um grande número de tarefas a cumprir, entre as quais a de produzir comportamento.

Esta abordagem da fisiologia do SN advém fundamentalmente de sua monstruosa complexidade, que cria a necessidade de divisões (disciplinas) dentro da Neurobiologia. que possibilitem um estudo adequado dos vários níveis de organização funcional do cérebro.

No entanto, se pudessemos assinalar um valor adaptativo único às ações do SN, este seria descrito como o de harmonizar as necessidades homeostáticas fundamentais do organismo, às características sempre cambiantes do ambiente externo. Sendo um sistema de controle, regulação e organização das ações orgânicas, o SN rege o "concerto da sobrevivência", promovendo desde ajustes imediatos das funções vegetativas, até a formulação de planos de atuação no ambiente a serem executados num futuro distante. Neste contexto, comportamentos podem ser vistos como os produtos fundamentais do funcionamento do SN, e não apenas um dos fenômenos por ele executados.

A enorme variedade, graus de complexidade e formas de expressão das ações do SN, gerou uma série de conceitos mais ou menos didáticos, como motivação, emoção, pensamento, atenção, etc.. Em um passado não muito distante, os estudos neurobiológicos foram orientados pela crença de que tais aspectos comportamentais podiam estar "localizados" em regiões anatomicamente delimitadas do SN.

Hoje, à luz de alguns avanços neurofisiológicos, a simples observação dos padrões de ação de animais envolvidos, e.g., na obtenção de alimento, pode sugerir que grande parte das chamadas funções cerebrais estão atuando em conjunto, a cada momento, para assegurar a eficácia deste comportamento. Assim, não é mais correto apresentar o SN como um mosaico de funções separadas, que atuam de forma bem delimitada no tempo e no espaço.

As ações cerebrais se fundamentam em modelos específicos de interconexões sinápticas entre neurônios. O objetivo final da Neurobiologia, a compreensão do funcionamento do SN, depende de conhecimentos a respeito de sua organização geral, par

* Depto Ciências Fisiológicas, UFSC - Florianópolis - SC.

tindo dos diversos fenômenos químicos e elétricos dos diversos tipos de neurônios, até as conexões entre grupamentos neurais, bem como da natureza dos sinais que transitam através destes circuitos.

Estes circuitos se encarregam de obter e analisar conjuntos específicos de informações (modificações) externas e internas, e de promover a execução de conjuntos específicos de ações (comportamentos) internas e externas.

Embora muitos destes circuitos sejam, em sua forma final, fundamentalmente produtos de uma expressão gênica altamente organizada, e que as sequências de ações neurais a que dão curso reflitam em certo grau a fixidez destas estruturas (padrões fixos de ação), muitos destes circuitos têm propriedades que lhes permitem incluir modificações qualitativas e quantitativas nos seus padrões de ação, como resultado da experiência (aprendizagem), bem como reter estas modificações por períodos variáveis de tempo (memória).

O exame destes modelos no cérebro de vertebrados enfrenta ainda uma série de problemas, causados em grande parte pelo volume e complexidade anatômica e funcional do SN, e pela consequente multiplicidade e plasticidade dos padrões comportamentais. Embora grande parte das investigações a respeito das bases fisiológicas das ações do SN tenha sido realizada em mamíferos, apenas recentemente ocorreram algumas revoluções nos métodos anatômicos e fisiológicos, que têm possibilitado um avanço rápido no conhecimento das interconexões entre os diversos grupamentos neuronais, bem como dos fenômenos químicos e elétricos específicos destas conexões.

Investigações levadas a cabo em sistemas neurais de invertebrados têm fornecido idéias bastante interessantes a respeito do modo de funcionamento de circuitos neurais. Na *Aplysia californica*, um invertebrado marinho, encontramos formações neurais (gânglios) com uma acentuada constância no número e nas relações entre os neurônios, e que produzem um repertório limitado de comportamentos.

Atualmente, já conhecemos cada um dos neurônios destes gânglios (identificados por números e letras), suas relações sinápticas (incluindo receptores e efetores), e grande parte dos neurotransmissores envolvidos nestas sinapses. Para algumas categorias comportamentais, como os padrões de defesa deste animal, as vias neurais (os neurônios), bem como algumas de suas propriedades (habituação, sensitização) estão já em grande parte elucidadas.

Uma descrição de alguns estudos neurofisiológicos nestes animais pode fundamentar a exploração e a discussão a respeito dos princípios básicos do funcionamento do SN em animais "superiores". Em nossa palestra, pretendemos discutir inicialmente alguns aspectos gerais da organização funcional do cérebro, e, a partir da descrição de algumas descobertas realizadas nos cir

cuitos neurais da *Aplysia*, expor algumas possíveis mudanças conceituais na maneira de entendermos o SN funcionando, i.e., produzindo comportamentos.

ENDOCRINOLOGIA E COMPORTAMENTO SEXUAL

Enoch Borges de Oliveira Filho*

I - Por que Sexo?

Organismos superiores reproduzem-se sexuadamente. Esta afirmação tão banal merece porém algumas indagações. Não seria muito mais fácil, muito menos dispendioso e, em termos biológicos, muito mais seguro cumprir a missão que todo ser vivo tem de multiplicar seus genes através da reprodução assexuada? São abundantes os exemplos de seres vivos inferiores que se replicam indefinidamente emitindo moldes idênticos de seu patrimônio genético, porém a partenogênese é evento raríssimo, na natureza, entre seres mais evoluídos.

A resposta parece estar na complexidade desses organismos. Um animal não consegue fazer uma réplica idêntica de si mesmo, uma vez que seus gametas carreiam apenas 50% de seus genes, os outros 50% vindo obrigatóriamente de sua parceira sexual. Qual a justificativa? Os milhões de anos de evolução biológica mostram que é muito mais seguro variar que permanecer imutável para a preservação da espécie. Assim, filhos são obrigatóriamente diferentes dos pais e também dos irmãos. Cada indivíduo é único, tem uma combinação única de genes, o que lhe permitirá enfrentar catástrofes, epidemias, mudanças de clima e outros transtornos aos quais seus pais não resistiriam. Sexos diferentes, complementares, satisfazem esta premissa.

II - Hormônios da Reprodução

O conhecimento do comportamento reprodutivo de uma espécie qualquer é de importância vital para sua exploração e manejo. O comportamento sexual depende, porém de fatores externos e internos. Os fatores externos despertam, mantêm e finalizam atos comportamentais reprodutivos, que todavia estão sob controle de fatores internos.

Os fatores externos, tais como o social, alimentar, sazonal e outros, serão discutidos oportunamente. Dos fatores internos, ou seja, sistema nervoso(periférico e central) e os hormônios, estes parecem ser básicos para os eventos reprodutivos, merecendo atenção mais detalhada.

A glândula pituitária, ou hipófise, é de primordial importância porque sua atividade principal é controlar outras glân

* Professor Adjunto - Departamento de Clínica e Cirurgia Veterinária, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal.

dulas endócrinas com papéis secundários. A hipófise tem duas porções distintas, o lobo anterior e o lobo posterior, sendo ambas ligadas ao hipotálamo. O hipotálamo se torna assim o elo de ligação entre o cérebro e vários de seus centros com a pituitária. O lobo anterior está ligado ao hipotálamo por um emaranhado de pequenos vasos chamados sistema porta, o que permite uma rápida passagem de substâncias hormonais hipotalâmicas para as células do lobo anterior. O lobo posterior liga-se ao hipotálamo por feixes de tecido nervoso, por onde são conduzidos os estímulos.

O hipotálamo libera substâncias que agem sobre a hipófise anterior, fazendo com que esta produza o hormônio luteinizante(LH) e o hormônio folículo-estimulante(FSH), que agirão sobre as gônadas. Esta é a razão de se dar àquelas substâncias o nome de Gn-RH, ou hormônios de liberação de gonadotrofinas, sendo até o presente indistinguíveis as frações que liberam LH e FSH. A produção de Gn-RH é controlada por estímulos externos e níveis sanguíneos de testosterona, estradiol e progesterona.

A ação do FSH é no sentido de promover o crescimento folicular no ovário e preparação para a ovulação. No macho, age nas células de Sertoli, no interior dos túbulos seminíferos, promovendo a espermatogênese. O LH promove o rompimento do folículo maduro e o crescimento do corpo luteo, fazendo com que o ovário produza esteroides(estrógenos) e progesterona. Nos machos, onde também é chamado ICSH, ou hormônio estimulante das células intersticiais, ou de Leydig, faz com que seja desencadeada a produção de testosterona e outros esteroides. Ainda na hipófise anterior é produzida a prolactina, que age na glândula mamária, sendo essencial para a Lactogênese em todas ás espécies. Também lhe é atribuído o instinto maternal.

Da hipofise posterior é liberada a ocitocina, produzida no hipotálamo e carreada através dos feixes nervosos comunicantes. A ocitocina age na "descida" do leite, por contração das miofibrilas que envolvem os ácinos e por relaxamento do esfínter da teta. A ocitocina pode ser liberada por estímulo da genitalia ou das tetas, pelo chamado"reflexo de Ferguson". AUSTIN & SHORT(1972) relatam que na Índia, vendedores ambulantes de leite que se faziam acompanhar das vacas para ordenha à vista do freguês, introduziam um bastão na vagina e as estimulavam por alguns segundos com movimentos rotatórios, provocando a descida do leite a cada vez que assim procediam. No macho, a ocitocina tem papel na ejaculação.

Os testículos secretam testosterona, nas celulas de Leydig. É o andrógeno primário, secretado por todos os animais superiores, muito embora dando origem a outros andrógenos e mesmo ao 17-β-estradiol. A testosterona é a responsável por todo comportamento masculino típico, incluindo a libido, ou desejo sexual. Nas espécies em que o acasalamento é sazonal, foi verificada uma flutuação correspondente nos níveis de testosterona. Geralmente a diminuição ou cessação da produção de testosterona, fora

da estação de monta, é acompanhada de uma redução em tamanho, ou até do virtual desaparecimento das células de Leydig. No macho da rena, as células de Leydig aumentaram rápidamente de tamanho com a aproximação da estação de monta. No carneiro doméstico, no período de repouso sexual observa-se um encolhimento das células de Leydig, não observado no touro, que mantêm a libido de forma quase constante durante o ano.

Na fêmea, o ovário é a fonte dos estrógenos, cujo principal é o 17-β - estradiol, mais ativo que a estrona e o estriol. As células intersticiais do ovário produzem os hormônios, mas é o folículo que se desenvolve no ovário no proestro que é sua fonte principal. Se a liberação de estrógeno na circulação for suficiente para afetar as respostas comportamentais, então os sinais de cio típicos da espécie vão se manifestar. O comportamento de estro se mantêm por um período correspondente ao pico da maturidade do folículo, porém com sua ruptura há uma drástica queda na secreção de estrógenos, com seu resultante desaparecimento da circulação, o que encerra as manifestações de estro. É preciso ter havido uma ação progestrônica antes do proestro para haver sinergismo com os estrógenos e o comportamento de estro se otimizar.

A progesterona, que também é um esteróide, é elaborada no corpo lúteo, ou seja, a estrutura que se forma no local do rompimento do folículo, a partir de um crescimento exagerado das células da teca interna e da camada granulosa. Sua função é a de preparar o útero para a gestação, promovendo o crescimento das glândulas endometriais, que nutrirão o embrião, e diminuindo a motilidade do útero, para que ocorra a nidação. A progesterona também é produzida pela cortex da adrenal e pelo testículo, nos machos. Se houver gestação, a placenta secreta continuamente progesterona, visando dar condições ambientes, de nutrição e de quiescência para chegar a termo.

Outra fonte de hormônios, em machos e fêmeas, é a glândula adrenal. Na cortex, são produzidos esteroides a partir da ação de hormônios adrenocorticotróficos hipofisários. Existem estrógenos, andrógenos e progesterona nos extratos de glândulas adrenais de machos e fêmeas inteiros, sendo que os castrados também produzem certas quantidades de esteroides sexuais. A progesterona é um ponto intermediário chave das transformações de um esteroide para outro (testosterona - 17-β-estradiol), necessitando ser esclarecidas as razões do rompimento do equilíbrio. Tumores da adrenal levam à virilização das fêmeas, levando a um comportamento masculinizado. A cortisona, também produzida na cortex da adrenal, desencadeia o início do parto. A queda dos níveis sanguíneos de cortisona da mãe provoca rápida elevação dos níveis fetais, o que leva à expulsão do feto. A medula da adrenal produz adrenalina, que passa por picos de liberação quando ocorre comportamento agonístico ou por outra forte motivação, como a luta do macho por uma fêmea e ações maternas de proteção.

Ela provê a base para respostas generalizadas ao alarme.

A tiroxina, produzida na tireoide, influencia os hormônios gonadotróficos, a atividade gonadal em sinergismo com esses hormônios e a manutenção da lactação. Em muitas espécies, o hiper e o hipotiroidismo alteram o comportamento no estro. Em vacas, a tireoidectomia causa o "cio silencioso". Touros tireoidectomizados perdem completamente a libido.

A glândula pineal é afetada pela luz solar, aumentando a secreção de melatonina conforme diminue a luz solar. A melatonina inibe a liberação de Gn-RH, condicionando as estações de acasalamento em diversas espécies, como no cavalo e no carneiro.

Na Tabela I são apresentados alguns efeitos biológicos dos andrógenos.

III - Ciclos Sexuais

Ao atingir a maturidade sexual, o organismo animal tem condições de se reproduzir, dentro dos padrões de cada espécie. A preparação para o desempenho dessa função se faz de forma diferente, portanto, entre espécies e entre sexos dentro da mesma espécie.

Os machos das espécies que se reproduzem em estações fixas, em curto período de tempo, como as renas, o alce, o bisão americano e outras espécies, passam por um período de latência, fora da estação de monta e, nas proximidades desta, têm um ressurgimento da sexualidade masculina muito semelhante à puberdade. A maioria das espécies domesticadas não passa por este processo sendo mantida, por exemplo, no touro uma sexualidade constante durante o ano todo, com ligeiras variações mais ligadas ao conforto fisiológico que devidas a uma sazonalidade da função reprodutiva.

Nas fêmeas, também há aquelas espécies que se reproduzem em determinadas estações e as que estão continuamente aptas a se reproduzir. As fases de preparação para a fecundação, caso esta não ocorra, se repetem ciclicamente, daí o nome de ciclo sexual.

Basicamente, são dois tipos de ciclos sexuais: o ciclo menstrual de primatas, e o ciclo estral, das demais espécies. É tomado como ponto de referência um evento bem aparente, como a menstruação, ou o estro, que todavia não se correspondem.

A palavra estro, vem da agitação que as fêmeas apresentam nessa fase, semelhante à provocada em ovelhas pela mosca *Oestrus ovis*, em grego, "oistros".

Comparações entre o ciclo menstrual e o estral são difíceis, porque os sinais externos são reflexos de diferentes eventos internos. A menstruação dura 4 a 5 dias, repete-se a cada 28 ou 29 dias e marca o fim da vida funcional do corpo luteo. Em seguida à menstruação, vem a fase folicular, ou proliferativa, com cerca de 2 semanas de duração. O folículo maduro, ou de Graaf, contém

Tabela I. - Efeitos biológicos dos androgenos em órgãos alvo de machos.

ÓRGÃO	ESPÉCIE	PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO	EFEITO
Genitália externa	todas	embrionário	deferenciação sexual.
Glândulas sexuais acessórias	todas	puberdade	rápido crescimento e estímulo p/ secreções
Testículos	todas	puberdade	espermatogênese
Cérebro	maioria	fetal ou neonatal	diferenciação sexual
Cérebro	todas	adulto	libido
Fígado	maioria	embrionário	síntese de hemoglobina
Blastoderma	somente em aves	embrionário	síntese de hemoglobina
Fígado	maioria	neonatal	síntese de enzimas
Rins	camundongo	adulto	síntese de enzimas e hipertrofia celular
Glândula salivar	porco	adulto	produção de feromônio
Músculo	maioria	puberdade	crescimento (anabólico)
Folículos pilosos em áreas específicas.	maioria	puberdade	crescimento de pelos
Medula óssea	maioria	adulto	síntese de RNA e proteínas
Cordas vocais	maioria	puberdade	espessamento

AUSTIN & SHORT, 1979.

grande quantidade de estradiol, que provoca uma descarga de LH da pituitária, frequentemente acompanhado de FSH, no momento da ovulação. Após a ovulação, forma-se o corpo luteo responsável pela elaboração de progesterona, cujo metabólito, pregnanediol, é o responsável pela elevação pós-ovulatória da temperatura do corpo. O corpo luteo dura de 8 a 14 dias.

O ciclo estral, da maioria dos mamíferos, tem como ponto de partida a ocorrência do cio, ou estro, que nada mais é que o aviso ao macho da espécie que a fêmea está propícia à fecundação. O acúmulo de estrógenos no folículo leva a uma série de manifestações físicas e psíquicas, fácilmente reconhecíveis.

A vaca pode ser tomada como exemplo, para descrição do ciclo estral. Não havendo fecundação, o cio se repete a cada 21 dias. São reconhecidas quatro fases: proestro, estro, metaestro e diestro.

No proestro, ou fase preparatória, há crescimento e maturação dos folículos por ação sinérgica do FSH e LH. As preparações fisiológicas visam facilitar a fertilização: há crescimento do epitélio vaginal, maior produção de muco, desenvolve-se o tecido epitelial do útero, há aumento de sua atividade muscular e maior vascularização. No término do proestro, a vaca mostra interesse pelo macho. Dura em torno de 3 dias.

No estro, o folículo está túrgido e maduro, as tubas distendidas, o infundíbulo contorna o folículo. O útero está erétil e túrgido. Há intensa secreção de muco na cervix e vagina. A vulva está edematosa e relaxada. As manifestações psíquicas são: inquietação, olhar vivo, cheira as companheiras, mugidos constantes, micções frequentes, apetite diminuído, queda da produção, cavalgam e são cavalgadas pelas companheiras. Dura de 12 a 18 horas.

O metaestro se caracteriza pela cessação súbita do cio. Rompe-se o folículo 10 a 15 horas depois, as células da granulosa e teca interna se luteinizam formando o corpo lúteo, que inícia a secreção da progesterona.

A fase progesterônica é o inverso da estrogênica. Agora tudo se dirige à gestação, com diminuição da secreção de muco, rápido crescimento das glândulas nutritivas do endométrio, relaxamento e flacidez da musculatura uterina e descamação do epitélio vaginal. Dura 6 a 8 dias.

Em seguida vem o diestro, em que o corpo luteo está plenamente desenvolvido e a progesterona tem seus efeitos mais característicos. As glândulas e músculos do útero hipertrofiam-se, o útero está sem tônus. A cervix está contraída, a vagina está pálida, com muco escasso e pegajoso. O corpo lúteo persiste por 14 a 16 dias, depois regride, por vacuolização causada pela prostaglandina. Começam a se desenvolver folículos primários e secundários, por ação das gonadotrofinas. Dura 9 a 10 dias.

Um contraste interessante é que a fase estrogênica, na mulher e primatas, dura mais que a fase progesterônica , enquan

to que nos animais domésticos a fase de aceitação do macho é muito curta, durando horas ou poucos dias.

Na Tabela III são apresentados os ciclos reprodutivos de algumas espécies animais, com a duração média e o momento da ovulação.

IV - Corte e Acasalamento

A interação sexual pode ser dividida em duas partes, a corte e o acasalamento. A corte inclui todos aqueles padrões de comportamento pelos quais o macho e a fêmea avisam um ao outro que estão em condições fisiológicas de copular, com sinais que visam despertar o interesse sexual de parceiros em potencial. Os padrões mais exuberantes, complicados e estereotipados não são encontrados em mamíferos, porém em aves, peixes e insetos. Nestes grupos, cada animal tem que seguir uma sequência de estímulo, resposta e contra-resposta sem falhas, se o acasalamento tiver que ocorrer.

Os mamíferos também usam sinais específicos que os identifiquem perante outros parceiros sexuais. Eles podem cheirar a face ou genitália um do outro, pressionar ou morder de uma maneira característica, urinar um sobre o outro ou ainda se envolver em lutas simuladas.

Durante a corte, esses sinais são detectados pelos "teloreceptores", ou órgãos especializados localizados nos olhos, ouvidos, nariz e na pele, que detectam mudanças no ambiente externo.

Estímulos visuais tem destacada importância na manifestação do comportamento sexual. O dimorfismo sexual fornece estimulação visual fundamental para a resposta na área da reprodução. As fêmeas comportam-se de maneira peculiar quando na presença do macho; roedores abanam as orelhas e correm em disparada, macacas adotam postura típica de cópula. Podem ocorrer mudanças na sua aparência, como o edema exagerado da vulva na doninha e mink no cio e um inchaço acentuado da pele diferenciada que circunda à genitália de macacas. A aparência dos machos também muda: a galhada de certos veados aumenta antes da estação de monta, o que também serve de alerta para outros machos em competição; alguns macacos, como o mandril, apresentam coloração exuberante e destacada do posterior, tomando-se mais acentuada quando em monta ativa.

A par da estimulação visual, ainda são importantes a olfativa, auditiva e tátil. Em ungulados, o reflexo olfatório, ou Flehmen, apresenta resposta quase invariável à olfação da genitália feminina a curta distância. A atividade reprodutiva do macho aumenta após o Flehmen.

Substâncias eliminadas pela urina parecem induzir o reflexo, o que é prontamente aceito ao se considerar que metabólitos de hormônios são assim eliminados, permitindo ao macho reco

TABELA II. - Funções dos hormônios esteroides gonadais no organismo feminino.

FONTE	HORMÔNIOS	FUNÇÃO
Ovário	Estrógenos	Comportamento no estro Controle das gonadotropinas por "Feedback" Caracteres sexuais secundários Desenvolvimento dos ductos nas glândulas mamárias Crescimento da genitália feminina Aumento da contratilidade uterina Roedores - nidação do embrião Efeito anabólico
Ovário	Progesterona	Ação sinérgica com estrógenos para o comportamento no estro Manutenção de prenhês Inibe a contratilidade uterina Promove o desenvolvimento glandular do endométrio Promove o crescimento alveolar nas mamas Feedback negativo sobre as gonadotropinas

HAFEZ, 1975.

TABELA III. - Ciclo reprodutivo nos animais domésticos

Espécie	Natureza do Ciclo	Duração Ciclo Média/Variação		Duração estro Média/Variação		Momento da Ovulação
Égua	Poliestral estacional (primavera)	22d.	19-25d.	6d.	4-8d.	1-2dias antes do fim do estro
Jumenta	idem	23d.	13-31d.	6d.	2-11d.	terço final do estro
Vaca	Poliestral Não estac.	21d.	18-24d.	16h.	8-30h.	10h. após o estro
Ovelha	Poliestral estacional (outono)	16d.	14-20d.	35h.	24-60h.	No fim do estro
Porca	Poliestral	21d.	18-24d.	2d.	1-5d.	30 a 40h após o início do estro
Cabra	Poliestral	19d.	15-24d.	39h.	2-3d.	9-19h. após o início do estro
Cadela	Monoestral	-	-	9d.	4-13d.	1 a 3dias após o início do estro.
Gata	Poliestral	-	15-21d.	4d.	-	Induzida 24 horas após a monta
Coelha	Poliestral	-	contínuo	-	-	Induzida 10h após a monta
Camundongo	Poliestral Não estac.	4d.	4d.	10h.	8-15h.	2 a 3h . após o início do estro.

nhecer a fase do ciclo estral testando a urina pelo odor.

Substâncias odoríficas eliminadas por um animal, com um efeito estimulante específico sobre o outro, principalmente do outro sexo, são denominadas feromônios. São produzidos em vários locais e podem ter diferentes fontes de eliminação. Por exemplo, nos suínos foram identificadas as glândulas salivares, glândulas cutâneas modificadas do períneo e do prepúcio como fontes de feromônio. Carneiros sem o bulbo olfatório sentem dificuldade em localizar ovelhas no cio. A atração que cadelas no cio exercem sobre cachorros é bem conhecida, mesmo quando reclusas. Apesar da crença generalizada que feromônios têm um papel cada vez menor quanto mais evoluída fôr a espécie, em primatas e no homem o cheiro tem um papel importante na atração sexual. Quase todos os perfumes usados pelas mulheres lembram o cheiro do animal chamado almíscar.

A comunicação vocal ocorre entre os sexos em muitas espécies. O som emitido estabelece um estímulo de natureza auditiva, que se soma aos outros componentes da atração sexual. No alce, o uso da voz pela fêmea em cio é muito notado, o que não é de espantar, uma vez que um animal de hábitos solitários seja dependente de telorecepção de sinais auditivos entre os sexos para que ocorra o acasalamento. Assim, machos e fêmeas podem se localizar a grandes distâncias, pelo seus chamados. Em outros cervídeos, o uso da voz tanto serve para atrair o sexo oposto, como para atrair machos, competidores em potencial para a luta. Em nenhuma outra espécie foi tão bem estudada a importância da voz para o comportamento sexual como no suíno. Foi claramente demonstrado que o "chant de coeur" do cachaço é frequentemente um pré-requisito para o comportamento de estro da porca. Há também pouca duvida da importância que têm estímulos auditivos nas respostas mútuas observadas entre mãe e filho em quase todos os ungulados.

A estimulação táctil é facilmente observada, desde a descida do leite provocada pelas cabeçadas do bezerro à massagem circular que os leitões fazem nas tetas maternas. Na maioria das espécies ocorre uma forma qualquer de estímulo genital por contato da genitália da fêmea antes que esta manifeste o estro ou que ocorra a monta, como resultado de um comportamento exploratório e investigante do macho. A pressão que o macho ungulado faz sobre a vulva da fêmea, é muito superior à exigida apenas para olfação na fase pré-coito. O ato de esfregar com o focinho rigorosamente a vulva da fêmea é observado nos caprinos, bovinos, ovinos e bisões. A ausência de tal estímulo prejudica a plena manifestação dos sistemas de estro. Em equinos uma série de formas de contato ocorrem como parte do ritual de excitação: esbarrões, mordidas e coices.

O acasalamento ocorre antes da ovulação, para que ocorra a capacitação dos espermatozóides. Desta forma, as cópulas ocorrem preferencialmente na primeira metade do estro, sendo as

repetições efetuadas na parte final.

O ímpeto do acasalamento é a emergência conjunta do desejo estral da fêmea e a ativação da libido masculina, ambos os sexos fazendo sua contribuição, conforme sobejamente verificado. Ovelhas em cio aproximam-se suficientemente do macho para serem alcançadas e montadas.

Um carneiro amarrado a uma árvore cobriu 66% das ovelhas de seu rebanho, que estavam livres, em 52 dias. Em igual período, um carneiro controle, livre, cobriu 84% de um rebanho equivalente. A vaca procura abertamente o touro, chegando inclusive a montá-lo, se a cópula demora a se consumar. A contribuição do macho baseia-se na libido, ou desejo sexual que, caso normal e funcional, requer apenas estimulação de ambiente de pequena intensidade para ser ativada.

Na fase pré-coito, o alinhamento do macho atrás da fêmea, no sentido do eixo longo, parece ser fundamental. Desta posição é feita a monta. Desvios desse alinhamento ocorrem em estreita associação com casos de impotência e não estar na estação de monta. No desalinhamento, apesar do macho tocar o quarto posterior da fêmea com a cabeça, o eixo longo não se sobrepõe, ocorrendo ângulos tão mais abertos quanto mais severa fôr a impotência. É interessante notar que o alinhamento se restabelece assim que o animal impotente readquire a libido.

Outro aspecto de comportamento pré-coito é o direcionamento("driving") importante para diversas espécies. Em gazelas ocorre uma brutal perseguição do macho em relação a fêmeas a serem cobertas, dirigindo-as a locais preferidos. Em cervídeos de grande parte do hemisfério norte é observada uma orientação no sentido circular, em que o macho persegue a fêmea forçando-a, esbarrando na paleta, a andar em círculos até que ocorra amonta. Este comportamento estimula o macho, tendo sido observado que a fêmea é que usualmente provoca a perseguição.

Embora as atividades de acasalamento são básicamente instintivas, também são parcialmente o resultado de aprendizado, sendo a necessidade desse aprendizado maior nos machos. Fêmeas sem a cortex cerebral persistiam em atividades sexuais, enquanto machos as abandonavam. Foi observado que, macacos criados isolados, quando expostos a fêmeas em cio, simplesmente não sabiam o que fazer, enquanto machos criados em grupo, observando o comportamento sexual dos mais velhos, não tinham qualquer problema.

O estímulo requerido para desencadear o comportamento sexual masculino é bastante simples no caso de garanhão, touro, carneiro e cachaço. Estes animais tentarão montar e copular com um manequim feito de uma armação de metal e uma cobertura, após ligeiro aprendizado.

A inversão dos papéis quanto ao comportamento sexual não é incomum em muitas espécies. A razão é que os mecanis

mos fisiológicos básicos estão presentes em ambos os sexos, dependendo, lógicamente do balanço hormonal, do condicionamento e de outros fatores. Em Centrais de inseminação artificial há touros que tanto montam como são montados.

O padrão de comportamento feminino de acasalamento, é mais simples que o masculino. No macho, a resposta é a soma da libido mais fatores condicionados, facilitadores ou inibidores, que ainda devem ser sopesados em relação ao valor excitante do objeto sexual.

Na ovelha, esse comportamento é muito simples. Consiste em esfregar o pescoço e o corpo contra o do macho e permanecer em posição de receber a monta, apresentando lordose. O carneiro, ao contrário, apresenta um comportamento muito mais elaborado, que inclui pressionar a fêmea com o focinho, o flehmen, dar-lhe empurrões, montar, movimentos oscilatórios da pelvis, penetração e ejaculação. Outros sub-atos têm sido observados, incluindo a orientação atrás da ovelha, extensão e flexão de um membro anterior, inclinação e abaixamento da cabeça e exteriorização da língua. Em caprinos este padrão é ainda mais acentuado.

O padrão de acasalamento de bovinos é também composto de uma longa cadeia de ações, como cheirar e lamber a vulva da vaca, flehmen, protrusão parcial do pênis, emissão de gotas de líquido seminal, monta, arremesso do corpo para frente, penetração e ejaculação. O touro testa a responsividade da vaca pelo apoio do maxilar inferior sobre os quartos trazeiros.

Em muitos touros o padrão de comportamento de monta cessa completamente caso a vaca não permaneça estática, sendo um sinal de não receptividade à fuga.

A monta e a penetração são comandadas por diferentes estímulos. Em certas espécies, como no cavalo, a "falsa monta" é parte do ritual.

A ereção do pênis é o pré-requisito físico tanto para a penetração como para a ejaculação. A ereção plena geralmente é sincronizada com a monta e o momento de penetração. A ereção se processa pela contração e relaxamento alternados dos músculos isquio-cavernosos, sob o estímulo de excitação sexual. Esta atividade muscular localizada age bombeando sangue para os vasos do corpo cavernoso. A remoção do estímulo sexual para o bombeamento, com resultante flacidez do pênis. Com a ereção e penetração, o pênis aumenta muito a sensibilidade táctil, o que leva à ejaculação. Animais com pênis atrofiado devido à castração não têm suficiente sensibilidade para respostas ejaculatórias adequadas, mesmo com altas doses de testosterona.

A ejaculação depende de reflexos nervosos medulares e da liberação de ocitocina. Foi demonstrado haver aumento significativo dos níveis sanguíneos de ocitocina imediatamente antes e após o serviço, em bovinos.

Não serão discutidos os aspectos de fertilização,

implantação, gestação, parto e amamentação, por fugirem ao propósito do presente trabalho, sendo apenas lembrado que em cada etapa os hormônios da esfera reprodutiva desempenham papel preponderante na manifestação do comportamento adequado e no sucesso da empreitada.

V.- Hormônios, masculinidade e feminilidade

Apesar da variação dos padrões de comportamento, no sentido de machos procederem como fêmeas e vice-versa, a tendência geral é o macho, em presença de uma fêmea em cio, apresentar um comportamento homotípico.

A razão disso é que o senso de masculinidade é impingido de forma marcante no macho, em uma fase precoce do seu desenvolvimento.

Dando-se hormônios ovarianos a um macho castrado, ou testosterona a uma fêmea ovariectomizada, não se consegue mudar o comportamento para o sexo oposto. Na verdade, o hormônio "contrário" pode ser quase tão eficiente quanto o normal na indução, do comportamento homotípico. Assim, a masculinidade é determinada por algo mais que simplesmente hormônios de macho adulto. Esse algo mais não parece ser o cromossomo Y, uma vez que machos geneticamente normais XY, no camundongo, rato e homem, parecem e se comportam como fêmas, devido a um defeito genético que os torna não responsíveis à testosterona; esta condição é chamada de feminização testicular. Pode-se transformar ratos machos em fêmeas comportamentais, castrando-os no primeiro dia de vida. Por outro lado, uma única dose de testosterona dada a uma rata recém-nascida faz com que ela se comporte e reaja como macho, quando adulta. A diferenciação sexual também é afetada, nas épocas próprias, por hormônios masculinos ou femininos. Constata-se, então que a presença de andrógenos em um ponto crítico da vida do animal produz algumas mudanças permanentes que determinam se o animal vai se comportar como macho quando adulto. Na ausência desse estímulo, o animal se comportará como fêmea. Não se conhece que mudança é esta, embora tenham sido sugeridas alterações no conteúdo de RNA de certas células do cerébro. Animais que nascem mais desenvolvidos que os ratos, como cobaias, macacos e o homem, passam por esta fase quando ainda no útero.

A feminilidade é suprimida por andrógenos numa fase precoce da vida. A existência de centros cerebrais separados para macho e fêmea ainda não foi provada. Contudo a castração de uma fêmea oblitera prontamente todo comportamento homotípico enquanto seu comportamento heterotípico de monta leva muito mais tempo para desaparecer, tal qual o macho castrado, o que sugere diferentes mecanismos associados ao tipo masculino de comportamento. Uma grande porção do cérebro de ratas ou gatas, pode ser removida, deixando apenas o hipotálamo e o tronco cerebelar, que ainda

haverá reação de lordose, se dermos o estímulo e os hormônios adequados. Os machos necessitam uma porção muito maior do cérebro para a atividade copulatória, porque seu comportamento é mais complicado. Comprova-se assim a importância dos estímulos visual, olfatório, auditivo e táctil para a excitação sexual em machos.

Em primatas, a fêmea não mostra um período circunscrito de estro, o que favorece variações na atividade sexual. Na macaca e na mulher, a maior atividade tende a ser no meio do ciclo mestrual, com pico secundário exatamente antes da menstruação. A remoção do ovário em macacas diminue, sem abolir, a interação sexual com o macho. Em mulheres, a ovariectomia tem pouco efeito sobre a libido. Estas observações levam a questionar a importância dos hormônios no comportamento sexual dos primatas.

Se uma macaca é castrada, decresce a atividade sexual de seu parceiro. Sua própria receptividade para a cópula é pouco alterada, porém ela tem grande dificuldade em atrair o macho. Sua atração sexual é restaurada pela aplicação de estrógeno diretamente na vagina, ou aplicando-lhe, por via sistêmica, uma dose mais elevada. Contudo se o macho é anósmico(sem habilidade para cheirar), ele é mais difícilmente excitado pela fêmea tratada. Esses achados sugerem que os hormônios sexuais afetam a atração sexual de fêmas alterando seu odor vaginal. Alguns autores não deixam de considerar o uso de perfumes, tão comum em nossa sociedade como fator de atração, como uma versão modificada do mesmo mecanismo.

Foi também observado que a receptividade sexual de macacas é controlada mais por andrógenos que por estrógenos, aqueles de origem adrenal e, reduzidamente, ovariana. A macaca que recebe andrógenos tenta fazer o macho cobri-la mais frequentemente. Por outro lado, removendo-se suas adrenais e os ovários, e dando-lhe estrógenos, apesar de sexualmente atraente ela não permite que o macho a cubra. Ela volta ao normal sendo tratada com pequenas doses de andrógenos. Assim enquanto os hormônios ovarianos controlam seu poder de atração, os andrógenos da adrenal(e ovário) controlam sua receptividade, presumivelmente agindo em uma parte qualquer do cérebro. A secreção das adrenais não obedece a um ciclo igual à do ovário, o que explica porque as fêmeas de primatas não estão sujeitas a períodos cincunscritos de estro.

Os mesmos mecanismos agem na mulher. A ministração de testosterona, ou outros andrógenos, aumenta-lhes a libido, enquanto que a remoção da adrenal causa uma perda acentuada do desejo sexual. Mulheres que tomam pílula anti- concepcional, usualmente uma mistura de estrógeno e progesterona, queixam-se de baixa intensidade de desejo sexual. É interessante observar que estas mulheres secretam na urina porções reduzidas de andrógenos.

Há pouca informação sobre os efeitos de hormônios em primatas castrados, sendo corrente a opinião de que há um declínio da atividade sexual. A castração pré-puberal no homem e em outros animais, é muito mais efetiva que a castração pós-puberal,

podendo haver recomposição dos efeitos com testosterona. Uma substância antagônica à testosterona, a ciproterona, tem sido usada como medicamento para diminuir a libido em homens. A ciproterona age também no porco, porém não age em ratos e no hamster. Apesar da castração, a libido em machos leva um longo tempo para declinar.

Apenas para finalizar, deve ser lembrado que em humanos, a forma de criação tem importante papel no comportamento sexual. Crianças com genitália externa contrária ao sexo a elas atribuído por seus pais aceitam seu papel sexual típico e se comportam de acordo. Cria-se, assim, um conflito entre os efeitos dos andrógenos sobre os padrões inatos de comportamento sexual e os efeitos de criação dentro do sexo atribuído pelos pais.

Bibliografia Consultada

AUSTIN, C.R. & SHORT, R.V. Reproduction in Mammals. 3 - Hormones in Reproduction. Cambridge University Press, London, 148 pág., 1973.

AUSTIN, C.R. & SHORT, R.V. Reproduction in Mammals. 4 - Reproductive Patterns. Cambridge University Press, London, 160 pág., 1973.

AUSTIN C.R. & SHORT, R.V. Reproduction in Mammals . 7 - Mechanisms of Hormone Action. Cambridge University Press, London, 239 pág., 1979.

BARASH, D.P. Sociobiology and Behavior. Elsevier Sci. Publishing Co., New York, 426 pág., 1982.

EYSENCK, H. & EYSENCK, M. Comportamento - segredo e surpresas da mente. Ed. Abril, São Paulo, 224 pág., 1981.

FRASER, A.F. Reproductive behavior in Ungulates. Academic Press Inc Ltd., London, 202 pág., 1981.

HAFEZ, E.S.E. Reproduction in farm animals. Lea & Febiger, Philadelphia, 480 pág., 1975.

KAPLAN, H.S. A nova terapia do sexo. Ed. Nova Fronteira S.A., Rio de Janeiro, 494 pág., 1977.

MAC DONALD, L.E. Reproduccion y Endocrinologia Veterinárias. Nueva Editorial Interamericana, México, 466 pág., 1978.

MIES FILHO, A. Reprodução dos animais e inseminação artificial. Ed. Sulina. Porto Alegre, 2 vol., 1982.

A SOCIOBIOLOGIA

Antonio Fernandes Nascimento Junior*

A Etologia reordenada à luz da ecologia e da genética, estudadas ao nível de população, no intuito de mostrar como os grupos sociais se adaptam ao ambiente através da evolução, foi denominada por Wilson (1975) de Sociobiologia.

Os determinantes capitais da organização social são os parâmetros demográficos (taxas de natalidade, de mortalidade e tamanho de equilíbrio da população), as taxas do fluxo genético entre população e os coeficientes de relação dentro das sociedades. Tanto no sentido evolutivo como funcional, estes fatores organizam os conjuntos de comportamentos dos membros do grupo. Essas forças motrizes da evolução social podem dividir-se em duas amplas categorias de fenômenos muito diversos: a inércia filogenética e a pressão ecológica.

A Inércia Filogenética

A inércia filogenética consiste nas propriedades básicas da população que determinam a extensão em que a evolução pode caminhar, é pois o limite da evolução. A pressão ambiental é pois o conjunto de todas as influências exteriores, tanto condições físicas (abióticas) como os seres vivos (bióticos) que se relacionam com o grupo (presas, predadores, simbiontes etc.) que constituem os agentes da seleção natural e estabelecem a direção em que a espécie evolui.

A evolução social é o resultado da resposta genética da população à pressão ecológica, dentro das limitações impostas pela inércia filogenética. Trocando em miúdos, a evolução social está alicerçada nas diferentes estratégias utilizadas por cada grupo de animais que resolvem problemas de sobrevivência em relação às suas opções ambientais.

Os sociobiologistas têm achado exemplos de diversidade filogenética que são resultados de diferenças de inércias entre linhas de evolução. Um dos mais espetaculares é a aparição restrita de comportamentos sociais superiores em insetos. Das doze ou mais ocasiões em que se tem observado uma autêntica vida colonial (eusocialismo) em insetos, somente em uma, os termites, é conhecida fora da ordem dos hymenosptera. Hamilton (1964) afirma que tal peculiaridade se deve ao sistema haplodiplóide de determinação do sexo que utilizam os himenópteros e um reduzido número de outros organismos. Uma consequência da haplodiploidia é que as fêmeas estão mais estreitamente relacionadas com suas ir

* Faculdade de Medicina de RibeirãoPreto-USP, Depto de Genética.

mãs do que com suas próprias filhas. Sendo assim uma fêmea transmitirá genes para a próxima geração com mais probabilidade criando uma irmã, que uma filha. O resultado provável da evolução é a aparição de castas de fêmeas estéreis e de uma organização colonial centrada em uma só fêmea fértil. Isto é, a condição típica das sociedades de himenópteros (Wilson, 1971a).

Um importante componente da inércia é a variabilidade genética de uma população. A proporção em que uma população responde à seleção depende de tal variabilidade. A inércia se mede então segundo a proporção de troca das frequências relativas dos genes que já existem nas populações. Se uma troca ambiental faz com que as velhas características da organização social sejam inferiores às novas a população pode evoluir com relativa rapidez até as novas características quando os genótipos apropriados puderem ser obtidos a partir do substrato genético já existente. A população evoluirá até a nova característica a uma proporção que estará em função do produto do grau de superioridade de tal característica, referindo-se a intensidade de seleção e a quantidade de variabilidade fenotípica com base genética.

O êxito ou o fracasso no desenvolvimento de um determinado mecanismo social depende da presença ou ausência de uma pré-adaptação em particular, ou estrutura preexistente, processo fisiológico ou forma de comportamento já funcional em outro contexto e que pode ser reutilizado na necessidade de uma nova adaptação. Wilson (1975) define pré-adaptação como uma força penetrante na história de todas as espécies que cria efeitos multiplicativos, alcançando todos os caminhos do comportamento social. Cada espécie pois tem seu comportamento determinado pelas oportunidades particulares que lhe apresenta o ambiente e carrega consigo uma variabilidade "potencial" que lhe permite, limitadamente, explorar novos ambientes. O microclima e o tipo e a disponibilidade alimentar são fatores muito importantes na orientação da evolução do comportamento social. Muitos experimentos envolvendo microclimas demonstraram que os animais desempenham seus comportamentos limitados por fatores físicos definidos. Porter e col (1973) os demonstraram no iguano *Dipsodereis dorsalis* e muitos outros trabalhos, neste estilo, foram elaborados.

Quanto ao tipo alimentar, podemos ilustrar seu efeito através da seguinte observação: os herbívoros mantém densidades superiores de população e áreas de distribuição pequenas enquanto que os carnívoros são excassos e utilizam grandes áreas de distribuição. O motivo é que as grandes perdas de energia devido à respiração passam, através das cadeias tróficas, das plantas para os herbívoros e desses, para os carnívoros. Em média somente 10% da energia se transfere, com êxito ao nível trófico seguinte. A medida exata utilizada nesta generalização é a eficacia ecológica, definida do seguinte modo:

$$\text{Eficácia ecológica} = \frac{\text{Calorias produzidas pela população que são consumidas por seus predadores}}{\text{Calorias que consome a população quando se alimenta de sua própria presa}}$$

Finalmente, para completar a ligação entre Ecologia do Comportamento e Sociobiologia, as ações competitivas com outras espécies são capazes de interferir na evolução social das populações. Brown (1971) ilustra esta relação: nas escarpas inferiores das montanhas de Nevada povoada por vegetação muito esparsa o carnívoro *Eutamis dorsalis* é capaz de excluir a espécie *E. umbrinus* por comportamento territorial. Nas escarpas inferiores porém, devido à vegetação acirrada, sucede o contrário. Ocorre que no bosque espesso a *E. dorsalis* perde muito tempo perseguindo a espécie mais pacífica *E. umbrinus*, que escapa facilmente e vai dedicar-se a suas necessidades. Nessas condições a *E. umbrinus* exclui a *dorsalis* por triunfar na competição por alimentos.

Os componentes da inércia filogenética incluem muitos fatores anti-sociais que são as pressões da seleção tendentes a mover a população até um estado menos social (Wilson, 1972a). Tais componentes são: (1) O efeito de reprodutividade (comum em insetos) que consiste na relação "quanto maior a colônia menor é a taxa de reprodução de novos indivíduos por membros da colônia. (2) A escassez crônica de alimentos (mais importante nos mamíferos) que leva o grupo a expulsar alguns de seus componentes. (3) A seleção sexual que provoca, através da polinomia, o dimorfismo sexual, que prejudica a integração dos machos nas sociedades compostas de fêmeas e filhotes. (4) A perda da eficácia e do vigor individual, provocado através da endogenia.

Finalizando, Wilson (1975) descreve no mínimo quatro aspectos de categoria comportamental ou sistemas morfológicos e fisiológicos particulares que determinam o comportamento e que governam a inércia.

1. Variabilidade genética (essa propriedade das populações pode causar diferenças entre população em categorias sociais de baixa inércia).
2. Fatores antissociais (são processos idiossincrásicos que geram inércia em diversos níveis).
3. Complexidade do comportamento social (quanto mais numerosos são os constituintes do comportamento e mais elaborada a maquinaria fisiológica requerida para produzir cada componente, maior será a inércia).
4. Efeito da evolução sobre outras características

(na medida em que a eficácia de outras características se vê piorada por alterações do sistema social, a inércia aumenta).

A Pressão Ecológica

Alguns fatores ambientais tendem a favorecer a evolução social e outros não. A defesa contra os predadores é um dos fatores que favorecem. Cada grupo teve estratégias características e, muitas vezes, extremamente sofisticadas. A formação de modos, de cardumes entre antílopes e peixes, para sua defesa contra leões e tubarões são só alguns dos exemplos mais conhecidos. A defesa do grupo aumenta sua eficácia, reduzindo a reação individual. Os predadores respondem aos mecanismos defensivos buscando indivíduos que, por motivos de saúde ou outros, se perdem do grupo.

Os mesmos estratagemas sociais utilizadas para expulsar predadores pode servir também para vencer os competidores.

Além da defesa contra predadores e da superação dos competidores, a pressão ecológica pode provocar comportamentos cooperativos entre indivíduos intraespecíficos. Tais comportamentos são conhecidos como: aumento da eficácia nutritiva; penetração de novas zonas adaptativas; aumento da eficácia reprodutora; aumento da sobrevivência no nascimento; estabilidade populacional melhorada e modificação do ambiente. Cada uma dessas estratégias tem suas particularidades para cada uma das populações animais hoje existentes.

Após nos convencermos da importância das características comportamentais próprias de cada população e suas eventuais limitações geneticamente definidas, bem como da importância ambiental na orientação da evolução, vamos agora discutir os mecanismos de seleção sobre os grupos sociais e o seu produto.

A Seleção de Grupo

A seleção natural opera a nível de grupo e portanto se conhece com o nome de seleção de grupo, quando afeta a dois ou mais membros da linhagem do grupo como unidade. Justamente sobre o nível de indivíduos podemos delimitar vários desses grupos de linhagem: um conjunto de irmãos, pais e sua descendência; uma tribo de famílias estreitamente relacionadas até, ao menos, o grau de primos terceiros e assim sucessivamente. Se a seleção opera sobre qualquer dos grupos como unidade, opera sobre um indivíduo de qualquer forma que afete a frequência de genes compartilhados na descendência comum dos parentes, o processo se denomina seleção familiar. A um nível superior, toda uma população que se reproduza pode constituir a unidade, pelo que as popula

ções (ou seja, demes), possuidoras de genótipos diferentes se extinguirão diferencialmente ou disseminarão diferentes número de colonizadores em cujo caso chamamos de seleção interdêmica ou interpopulacional. Sendo assim podemos resumir que a seleção em grupo está constituída pela seleção familiar, em que a unidade é um conjunto de indivíduos relacionados, e pela seleção interdêmica (ou interpopulacional) em que populações inteiras diminuem ou se extinguem à distintas taxas. A tendência diferencial à dispersão se chama seleção de migrantes.

A seleção também pode atuar a níveis de espécie ou grupos inteiros de espécies relacionadas.

A seleção familiar e interdêmica puras constituem os extremos de um gradiente de seleção, sobre os conjuntos sempre crescentes de indivíduos relacionados. São diferentes o bastante para requerer formas diferentes de modelos matemáticos, e seus resultados são qualitativamente desiguais. Segundo o comportamento dos organismos e suas taxas de dispersão entre sociedade, a zona de transição entre seleção familiar e interdêmica para a maioria de espécies é provavelmente entre 10 e 100 indivíduos. As agregações de mais de 100 estão geneticamente fragmentadas e a geometria de sua distribuição tem muita importância para sua microevolução (Wilson, 1975).

Os comportamentos mais sujeitos a seleção de grupo são aqueles que permitem uma melhor adaptação desse grupo ao ambiente através da cooperação. Tal cooperação, em biologia toma diversas formas e é originalmente conhecido como comportamento altruísta (Hamilton, 1964). A seleção familiar é, pois, aquela mais atuante sobre o comportamento altruísta dos indivíduos componentes dos grupos, pois, em todo o reino animal, é comum serem encontrados comportamentos de sacrifício, muitas vezes total, de determinados indivíduos para com os seus parentes e, algumas vezes, para pequenos grupos. Quando os grupos são grandes porém, a seleção interdêmica atuante dificilmente selecionará genes altruístas se estes não se reduzirem. Isto porque, segundo o modelo de Boorman-Levitt (1972, 1973 a in Wilson, 1975) para que um gene altruísta chegue a uma frequência de 20 a 30% a maioria da população deve extinguir-se. Em última análise, segundo o autor, o papel principal da seleção interdêmica não reside em forçar a evolução de controles altruístas dependentes da densidade e sim em servir de trampolim desde que se lancem outras formas de evolução altruísta, através da extinção diferencial e dêmica para a expansão desses genes altruistas.

A Teoria do Altruísmo

A moderna teoria genética do altruísmo foi lançada por William D. Hamilton em uma série de importantes artigos (1964, 1970, 1971a, b e 1972). O conceito central de Hamilton é

a APTIDÃO INCLUSIVA que vem a ser a soma da aptidão própria do indivíduo e todos os efeitos que causam as aptidões das partes relacionadas de todos seus parentes. Quando um animal realiza um ato altruísta com um irmão, por exemplo, a atitude inclusiva é a do animal mais o aumento da aptidão desfrutada por aquela porção da constituição hereditária do irmão que é compartilhada com o animal altruísta. A porção de herança compartilhada é a fração de genes mantida por descendência comum por parte dos dois animais e se mede com o coeficiente de parentesco r. Assim, em ausência de endogamia, o animal e seu irmão tem um r = 1/2 de seus genes idênticos por descendência comum. O resultado-chave de Hamilton pode estabelecer com simplicidade a seguinte forma. Um ato de altruísmo fundamentado geneticamente, de egoísmo ou de rancor evoluirá se a aptidão inclusiva média dos indivíduos, dentro de um programa de conjunto, é superior à aptidão inclusiva dos indivíduos do outro conjunto comparável, que não se desenvolve.

Wilson (1975) ilustra este caso de forma bastante interessante: "consideremos, p.e., um conjunto simplificado formado somente por um indivíduo e seu irmão. Se o indivíduo é altruísta realizará algum sacrifício a favor de seu irmão. Pode facilitar o alimento ou o refúgio, atrasar-se à eleição do par, ou interpor-se entre o perigo e seu irmão. O resultado importante, de um ponto de vista puramente evolutivo, é a perda da aptidão genética, uma menor duração da vida, ou menor descendência ou ambas as coisas, o que conduzirá a uma menor representação dos genes altruístas pessoais desse indivíduo na geração seguinte. Porém pelo menos a metade dos genes dos irmãos são idênticos aos desse altruísta por descendência comum. Suponhamos, em um caso extremo, que o altruísta não deixa descendentes. Se os genes do irmão atuam mais do dobro que os seus na geração seguinte, aumentará "ipso facto" a metade de genes idênticos aos do altruísta e este último terá ganho na representação da próxima geração. Muitos dos genes compartilhados por estes irmãos serão os que tem a tendência do comportamento altruísta. A aptidão inclusiva, nesse caso unicamente determinada pela contribuição do irmão, será bastante grande para expandir os genes altruístas pela população e, portanto, a evolução do comportamento altruísta".

O modelo pode agora extender-se até incluir a todos os parentes afetados pelo altruísmo. Se somente os primos em primeiro grau se beneficiarem (r = 1/8) o altruísta que não deixa descendentes deveria multiplicar a aptidão de um primo por outro; um tio (r = 1/4) deveria fazê-los por 4, etc. Se as combinações dos parentes se beneficiam, o efeito genético do altruísmo é simplesmente o número de parentes de cada classe que se veem afetados e seus coeficientes de parentesco. Em geral, K, (a taxa de ganho e perda de vigor) deve rebaixar o recíproco do coeficiente médio de parentesco ($\bar{r}$) no conjunto de parentes: $K > 1/\bar{r}$. Assim pois, no caso extremo irmão-irmão, $1/r = 2$; a perda de ap

tidão por parte do altruísta que não deixa descendentes é total (ou seja = 1,0). Para que aumentem os genes altruístas compartilhados, K, a taxa de ganho e perda, deve ser superior a 2. Em outras palavras, a aptidão do irmão deve exceder ao dobro.

A evolução do egoísmo pode tratar-se segundo o mesmo modelo. Intuitivamente poderia parecer que o egoísmo em qualquer grau provoca um alimento dos genes pessoais da geração seguinte. Porém não é este o caso se os parentes são prejudicados até ao ponto de perder demasiados os genes compartilhados com o indivíduo egoísta por descendência comum. Uma vez mais a aptidão inclusiva deve ser superior a 1, porém nesta ocasião o resultado de rebaixar este limite é a expansão dos genes egoístas.

Tipos de Comportamento Altruísta

Segundo Wilson (1975) os insetos sociais têm muitos exemplos de comportamento altruísta evoluído por seleção a nível familiar. As respostas altruístas estão dirigidas não somente aos descendentes e aos pais como também aos irmãos incluindo os sobrinhos e primos. A casta de soldados de muitas espécies de termites e formigas estão, em sua maior parte limitada na função da defesa da colônia. Qunado as paredes do ninho dos termites superiores tais como *Nasutitermes* são perfuradas, p.e., as brancas ninfas indefesas e as operárias se amontoam até as profundidades,os soldados pressionam até o exterior e acodem agressivamente às proximidades do ninho. As operárias moribundas da formiga *Pogonomyrmex baduis* tendem a deixar o ninho em grupo. Outro exemplo característico de altruísmo são as abelhas Apis. Tais abelhas possuem ferrões com farpas os quais se prendem na pele do vertebrado que as ataca provocando a morte das abelhas e liberando um feromônio de alarme que permite outras companheiras atacar e, eventualmente, afugentar o agressor (Sakagami e Akahira, 1960). Tal procedimento não é utilizado quando estas abelhas se defendem de agressores também insetos já que, neste caso seu ferrão não é perdido (Butler e Free, 1952).

Os machos dominantes de babuinos (Popioursinus) se põem perigosamente aos predadores que ameaçam seu bando, e assim permanecem até que o grupo se ponha a salvo (Hall, 1960). Muitos outros exemplos puderam ser constatados sempre com o sacrifício de um indivíduo para o bem de sua comunidade familiar. Altmann (1970) os observou também em babuinos, Armstrong, 1947; Brown, 1962 e Granze, 1967 in Wilson, 1975 (observaram em aves (Chordeiles nunos); e Walther, 1969 em gazelas e muitos outros. A estes comportamentos altruístas de sacrifício em benefício da família Wilson (1975) denominou "antagonismo aos predadores".

Outro comportamento denominado pelo autor é a chamada "reprodução cooperativa" onde ocorre a redução da reprodução individual para favorecer a reprodução de irmãos ou paren

tes. Os insetos sociais também são pródigos nesses exemplos. A definição principal de sociabilidade superior (eusociabilidade) nos termites, formigas, abelhas e vespas vincula a existência de castas estéreis cujas funções básicas são aumentar a postura de ovos da rainha, (comumente sua mãe) e criar sua descendência (ou seja, seus sobrinhos e sobrinhas). O caso de "auxílio" entre as aves também é muito sugestivo (Skutch, 1961; Lock, 1968 e Woolfenden 1974).

Alguns mamíferos parecem também demonstrar esses comportamentos tais como, em alguns casos, chipanzes (Lawick-Goodall, 1971) e cães selvagens africanos (Ester e Goddard, 1967).

Um terceiro tipo de comportamento altruísta a ser discutido é a "participação no alimento". Nesse caso ainda os insetos são os animais mais pródigos em exemplos. Tanto formigas quanto abelhas regurgitam o alimento coletado para suas congêneres;tal regurgitamento obriga cada indivíduo estar continuamente informado das condições de sua colmeia já que deve constantemente manter alimento em quantidade e qualidade constante em seu papo. E, em segundo lugar o alimento dado contém feromônios. Ambos os aspectos contribuem na organização social da colméia (Wilson, 1974).

Entre os antropóides superiores (Berwson e Schusterman, 1964) e em cães selvagens africanos (Kühne, 1965; Lawick-Goodall, 1971) também observaram o reparto altruísta de alimentos entre adultos.

E, finalmente, um último comportamento altruísta é descrito por Wilson (1974) com bases em estudos dos etólogos clássicos, principalmente Lorenz (1958) e Tinbergen (1951). Os rituais de combate entre animais da mesma espécie. Conforme esses autores, com um sinal adequado,qualquer dos combatentes pode abandonar a luta e, o vencedor permitirá, quase sempre,sem que lhe ocasione nenhum dano. Este comportamento de combate ritual e rendição é, sem dúvida, dos mais conhecidos entre todos os componentes estudados desde o início da moderna etologia.

A Sociobiologia Humana

Wilson em 1971 sugeriu que os mesmos princípios da biologia de populações e da zoologia comparada, que tem funcionado tão bem na explicação dos rígidos sistemas dos insetos sociais, poderiam ser aplicados, ponto por ponto aos vertebrados. Em 1975 Wilson incluiu o homem entre os vertebrados passíveis desse estudo. E, em 1978, Wilson tenta analisar toda a sociedade humana à luz desses novos conhecimentos.

Diz Wilson em 1978: "Os sociobiologistas vêem o homem como que através de um telescópio invertido, a uma distância maior que a usual e temporariamente, diminuido de tamanho, a fim de observá-lo simultaneamente com uma série de outras experiên

cias sociais: tentam colocar a humanidade em seu lugar adequado num catálogo das espécies sociais da terra e concordam com Rousseau em que "É preciso olhar de perto para poder estudar os homens, mas para estudar o homem é preciso olhar de longe".

O mesmo autor no mesmo trabalho explica que o comportamento humano é "algo que pode ser definido com razoável precisão, porque nem todos os caminhos evolutivos que se lhe abriram tem sido igualmente transitáveis. A evolução não tornou a cultura toda-poderosa" e completa dizendo que "a questão que interessa já não é saber se o comportamento social humano é determinado geneticamente, mas até que ponto. As evidências acumuladas em favor de um grande componente hereditário são mais detalhadas e convincentes do que a maioria das pessoas, inclusive até mesmo geneticistas, imaginam. Vou mais longe: já é decisiva". Sendo assim o autor afirma que o comportamento social humano pode ser avaliado essencialmente através da genética clássica Mendeliana, da genética quantitativa e da população; primeiro pela comparação com o comportamento de outras espécies e então "com dificuldades e ambiguidades muito maiores", por estudos de variação entre populações humanas e dentro dela. O autor explica que o quadro da determinação genética é mais claro quando comparamos categorias importantes de animais com a espécie humana. "Certas características humanas gerais são compartilhadas com a maioria dos grandes símios e macacos de África e Ásia, os quais, com base na Anatomia e na bioquímica, são os nossos parentes evolutivos vivos mais próximos", como por exemplo,tamanho do agrupamento social íntimo (dez a cem indivíduos); tamanho dos machos e fêmeas (os primeiros são maiores); tempo de desenvolvimento dos jovens (longo período de treinamento social) e jogo social (prática de papéis sociais como a agressão simulada, a prática sexual e a exploração).

Wilson (1978) defende a idéia de que é inconcebível os seres humanos poderem ser socializados conforme repertórios radicalmente diferentes de outros grupos como peixes, aves, antílopes ou roedores. E no nível seguinte o autor afirma que as diferenças ocorrentes entre os primatas do Velho Mundo e a nossa espécie somente pode ser explicadas como resultado de um conjunto único, sem igual, de genes humanos. Ilustrando este aspecto Wilson escreve que há características sociais que ocorrem em todas as culturas e que, examinadas mais detidamente, mostram-se tão típicas da humanidade quanto as características de outras espécies animais são próprias da espécie humana, afirma, quanto o adorno das asas de uma borboleta. Tais propriedades também são encontradas em outras espécies sociais como as formigas, por exemplo, que segundo o autor possuem peculiaridade tão complexas como aquelas encontradas nas sociedades humanas. Assim sendo, o autor proclama que "a civilização não está intrinsecamente limitada aos hominóides. Somente por acidente ela foi unida à anatomia de mamíferos bípedes nus e às qualidades peculiares da natu

reza humana".

O comportamento social dos chimpanzés

Wilson (1978) afirma que segundo critérios estritamente humanos os chimpanzés são mentalmente retardados num grau intermediário. Todavia podem ser ensinados a comunicar-se com seus tratadores através da linguagem de sinais ou pela fixação de símbolos plásticos em sequência sobre quadros apropriados. Os mais brilhantes podem aprender vocabulários de até duzentas palavras e regras elementares de sintaxes o que lhes permite inventar sentenças como "Mary me dá moça" e "Lucy faz cócegas em Roger". Novas expressões também podiam ser inventadas pelos chimpanzés como "pássaro de água" para pato e "fruta de beber" para melancia. Tais experimentos demonstram que a capacidade de comunicar-se por símbolos está ao alcance dos símios. Outro abismo recentemente transposto é o da autoconsciência ou a capacidade dos chimpanzés se reconhecerem num espelho. A organização social dos chimpanzés embora incomparavelmente mais simples que a dos homens, é também bastante elaborada com áreas determinadas de distribuição, hierarquica dominância, estratégia de caça e cooperação, distribuição cooperativa de alimentos e, por fim, uso de ferramentas.

Essa descrição da vida do chimpanzé tem, segundo Wilson (1978), o intuito de demonstrar, pelas medidas evolutivas convencionais e pelos critérios fundamentais da psicologia, a proximidade entre seres humanos e chimpanzés. Tais proximidades quando associadas com os vestígios anatômicos e bioquímicos de divergência genética relativamente recentes constituem um conjunto de evidências baseadas, pelo menos em parte, na posse de genes idênticos.

Resumindo, para Wilson (1978) "as características gerais da natureza humana parecem limitadas e idiosincráticas quando confrontadas com o grande conjunto de todas as outras espécies vivas. Evidências adicionais sugerem que as formas mais estereotipadas do comportamento humano são características dos mamíferos e, ainda mais especificamente, dos primatas, como previsto na teoria geral da evolução. Os chimpanzés são suficientemente próximos de nós nos detalhes de sua vida social e peculiaridades mentais para serem considerados quase humanos em certos domínios. Esses fatos estão de acordo com a hipótese de que o comportamento social humano tem base genética - que o comportamento humano é, para ser mais preciso, organizado por alguns genes compartilhados por espécies intimamente relacionadas e por outros exclusivos da espécie humana".

O cerne da hipótese genética de Wilson (178) é a proposição, derivada diretamente da teoria neodarwiniana da evolução, de que as características da natureza humana tiveram valor adaptativo durante o período em que a espécie evoluiu, e que consequentemente espalharam-se pela população, genes que predispunham seus portadores a desenvolver estas características. A adaptabilidade, segundo o raciocínio do autor, significa simplesmente que se um indivíduo exibisse as características ele teria uma chance de ver seus genes representados na geração seguinte maior do que se não as exibisse. A vantagem diferencial entre os indivíduos, neste sentido mais estrito, é chamada aptidão genética. A aptidão genética, por sua vez, tem três componentes básicos: (1) sobrevivência individual aumentada; (2) reprodução individual também aumentada, e (3) sobrevivência e reprodução intensificadas de parentes próximos que compartilham dos mesmos genes por descendência comum. Um aperfeiçoamento de qualquer dos fatores ou de qualquer combinação deles resulta numa maior aptidão genética. O processo que Darwin chamou de seleção natural, descreve um círculo fechado de casualidade. Se a posse de certos genes predispõe os indivíduos a uma característica particular, digamos um certo tipo de resposta social, e a característica, por sua vez, conduz a uma aptidão superior, os genes experimentarão uma representação ampliada na geração seguinte. Se a seleção natural prosseguir por muitas gerações, os genes favorecidos se espalharão por toda a população e a característica se tornará típica da espécie. Desta forma muitos sociólogos,antropólogos e outros especialistas defendem a tese de que a natureza humana foi moldada pela seleção natural (Wilson, 1978).

Ocorre que no caso da teoria da evolução genética da natureza humana, caso esta seja verdadeira, devemos ser capazes de selecionar alguns dos melhores princípios da ecologia e da genética baseados na teoria e procurar adaptá-los, em detalhes,à organização social humana. O comportamento assim explicado deve ser o mais geral e o menos racional do repertório humano, a parte mais distante da influência da cultura. Em outras palavras, esses princípios devem implicar fenômenos biológicos inatos. Wilson (1978) procura demonstrar tais comportamentos através de várias investigações sociobiológicas.Alguns desses comportamentos segundo o autor são: o tabu o incesto e a hipergamia e o infanticídio feminino. O primeiro desses comportamentos faz parte do universo do comportamento social do homem. O impedimento de relações sexuais entre irmãos e irmãs e entre pais e sua prole, é conseguido por sansões culturais. Mas, pelo menos no caso do tabu irmão-irmã, existe uma imposição muito mais profunda, menos racional: uma aversão sexual desenvolve-se automaticamente entre pessoas que viveram juntas, quando uma delas ou todas cres-

ceram nessa convivência até os seis anos de idade. Shepher (in wilson, 1978) descreveu esse fenômeno entre os kibutzin de Israel. A explicação sociobiológica para o tabu considera-o uma defesa biológica inconsciente contra os genes letais postos em homozigose através da consaguinidade e suas frequentes malformações.

A hipergamia é a prática feminina do casamento com homens de riqueza ou "status" igual ou maior. Trives e Villard (in Wilson, 1978), observaram que, nos vertebrados em geral, enquanto que apenas os machos maiores e mais fortes acasalavam com frequência em detrimento dos mais fracos e menores, quase todas as fêmeas eram bem sucedidas no acasalamento. Os autores demonstraram então que as fêmeas maiores e mais saudáveis gerassem um maior número de machos e uma vez que esta prole masculina será em maior tamanho, se acasalará com maior sucesso e produzirá um maior número de descendentes. A medida que as condições das fêmeas se deteriorem, elas mudam progressivamente para a produção de fêmeas, que representará um investimento mais seguro. De acordo com Wilson (1978) devido à seleção natural, os genes que induzem esta estratégia reprodutiva se espalharão pela população às custas dos genes que promovem estratégias alternativas.

Sendo assim, no homem a alteração da proporção entre os sexos antes do nascimento é um ato inteiramente irracional e fisiológico. Dickeman (in Wilson, 1978) tentou essa teoria no domínio do comportamento consciente e encontrou que a proporção entre os sexos é alterada após o nascimento, pelo infanticídio, de uma maneira que se ajusta à melhor estratégia reprodutiva. Sendo assim, segundo Wilson (1978), a hipergamia e o infanticídio não se apresentam como processos racionais. O autor acha que é difícil explicá-los exceto como uma predisposição herdada para maximizar o número de descendentes em competição com outros membros da sociedade.

Métodos Psicológicos e Genéticos na Investigação da Herança do Comportamento Humano.

Um método psicológico muito utilizado no estudo de comportamentos humanos é o estudo de indivíduos que sofreram por alguma razão perda de partes do cérebro que levou a perda total ou parcial das faculdades mentais, mas não do comportamento instintivo. Wells (in Wilson, 1978) descobriu que dois tipos de indivíduos podem ser produzidos: Os "retardados culturais" que têm inteligência abaixo do normal, mas ainda exibem algumas atividades intelectuais como contar, ouvir música, falar, olhar revistas, fazer tarefas, banhar-se, etc. E, os "retardados não culturais" que apresentam um repertório de comportamentos primitivos e aparentemente inatos que consiste em: expressões faciais e sons dotados de emoção, examinam e manipulam objetos, masturbam-se,ob

servam uns aos outros, roubam, reservam-se a pequenos territórios, defendem e brincam. Estas observações, a nível sociobiológico, demonstram que nenhuma de suas reações é anormal no sentido biológico, apenas a entrada no mundo cultural do córtex cerebral, lhes é negada.

Os geneticistas também utilizam métodos de genética clássica na compreensão do comportamento humano. O método mais utilizado é o dos gêmeos monozigóticos comparados com gêmeos fraternos. Usando tal método os geneticistas, segundo Wilson (1978), demonstraram uma série de comportamentos de origem genética, sendo eles: habilidade com números, fluência das palavras, memória, início do período da aquisição da linguagem, facilidade com a ortografia, construção de sentenças, habilidade de percepção, habilidade psicomotora, extroversão-introversão, homossexualidade, idade da primeira atividade sexual, e certas formas de neuroses e psicoses, inclusive o comportamento maníaco-depressivo e a esquizofrenia. O autor acredita que logo seremos capazes de identificar muitos dos genes que influenciam o comportamento.

Quanto às diferenças comportamentais possíveis de serem encontradas entre raças ou devido a variações geográficas, Wilson (1978) se mostra cético numa definição adequada de raça. Diferenças oriundas de variações geográficas porém pode, segundo ele, ser encontradas, devido a um estudo em creches norte americanas de crianças euro-americanas, sino-americanas e navajas, em relação a seu temperamento. As primeiras eram as mais inquietas e as últimas as mais tranquilas.

Essas descobertas serviram para solidificar, no autor, o conceito de que o comportamento humano em seu nível mais simples bem como em suas relações sociais é, em grande parte, oriundo de genes e, consequentemente, sujeito às mesmas leis biológicas de todas as outras sociedades animais conhecidas.

O Altruísmo na Sociedade Humana

Wilson (1978) afirma que a capacidade de executar sacrifícios vitais em prol da comunidade poderia ser a definição mais geral do comportamento altruísta determinado geneticamente na população. Tal comportamento é muito bem descrito em insetos sociais por Hamilton (1964) porém, segundo o autor, no homem, a teoria da evolução do altruísmo é enormemente complicada pela qualidade, em última instância, autopromotora da maioria das formas desse altruísmo. Nenhuma forma de altruísmo humano mantida continuamente é explícita e totalmente auto-aniquiladora. A compaixão é seletiva e, com frequência, autopromotora, sendo flexível e eminentemente adaptável à interesses políticos. Para entender essa estranha seletividade e decifrar o enigma do altruísmo humano,o autor distingue duas formas básicas do comportamento cooperativo. O impulso altruístico pode ser irracional e dirigi

do unilateralmente aos outros (altruísmo absoluto) e o altruísmo que conta com uma reciprocidade por parte da sociedade para consigo mesmo ou para os parentes mais próximos (altruísmo relativo ou recíproco, segundo Trivers, 1971). Nos seres humanos, afirma Wilson, 1978, o altruísmo relativo tem chegado a extremos meticulosos. A reciprocidade entre indivíduos pouco relacionados ou não relacionados é a chave para a sociedade humana. O aperfeiçoamento do contato social rompeu as antigas restrições próprias dos vertebrados impostas pela rígida seleção de parentesco. Se o altruísmo fosse rigidamente unilateral os laços étnicos e de parentesco seriam mantidos com tenacidade correspondente. As linhas de lealdade, difíceis ou impossíveis de serem rompidas, tornar-se-iam progressivamente emaranhadas até impedir qualquer mudança cultural, imobilizada neste emaranhado. Sob tais circunstâncias, a preservação de unidades sociais de tamanho intermediário, da família ampliada e da tribo, seria fundamental. Podemos vê-la, segundo o autor, atuando, claramente, às custas do bem-estar individual, por um lado, e às custas do interesse nacional, por outro. Assim sendo o comportamento individual, bem como os atos aparentemente altruísticos em benefício da tribo e da nação, são orientados, às vezes bastante indiretamente, no sentido da vantagem darwiniana do ser humano solitário e de seus parentes mais próximos. As formas mais elaboradas de organização social, apesar de sua aparência, servem basicamente como veículo do bem estar individual. O altruísmo humano, conforme supõe o autor, parece ser substancialmente do tipo absoluto quando favorece parentes mais próximos. O resto do nosso altruísmo é essencialmente relativo. O resultado é um misto de ambivalência, fraude e culpa que continuamente perturba a mente do indivíduo.

A religião, o marxismo e a Sociobiologia

Sobre o título de considerações finais gostaríamos de colocar algumas idéias da sociobiologia em relação ao misticismo humano bem como sua posição em relação aos aspectos mais modernos da filosofia.

Wilson (1978) afirma que "a sociobiologia pode explicar a própria origem da mitologia pelo princípio da seleção natural agindo sobre a estrutura material do cérebro humano que evolui geneticamente. O autor afirma que "as formas mais elevadas da prática religiosa, quando examinadas atentamente, conferem vantagem biológica. Antes de mais nada elas solidificam a identidade. Em meio às experiências caóticas e potencialmente desorientadas vividas diariamente por cada pessoa, a religião a classifica, proporciona-lhe integração inquestionável num grupo que reivindica grandes poderes, e dessa forma dá-lhe um impetuoso propósito de vida compatível com seu auto-interesse. Sua força é a força do grupo e, seu guia, o acordo sagrado. Wilson (1978) afir

ma que a mente está predispota - pode-se especular que as regras de aprendizagem estão fisiológicamente programadas - a participar de alguns processos de socialização, os quais, em conjunto, geram as instituições da religião organizada. O autor continua, afirmando que são três os processos de socialização: a objetivação (descrição da realidade com imagem e definição simbólicas);o comprometimento (os fiéis consagram suas vidas às idéias que foram objetivadas) e o mito (narrativas com os quais o lugar especial da tribo no mundo é explicado em termos racionais).

Após essas análises biológicas da mitologia e da religiosidade, Wilson termina sua análise sociobiológica falando de um tema ainda mais polêmico. Os "mitos" responsáveis, em grande parte, pela discórdia intelectual e política contemporânea,segundo Wilson, são: o marxismo, a religião tradicional e o materialismo científico. Para Wilson marxismo e materialismo científico não são sinônimos. A concepção da História como luta de classe que pressupõe a emergência de uma sociedade igualitária governada por trabalhadores, baseada na compreensão das forças subterrâneas do processo econômico, está, segundo Wilson, baseada numa interpretação imprecisa da natureza humana. "Marx, Engels e seus discípulos e dissidentes, tem raciocinado sobre um conjunto de premissas mais amplas, e ocultas, referentes aos desejos mais profundos dos seres humanos e ao grau em que o comportamento humano pode ser moldado pelo ambiente social". Wilson afirma que essas premissas jamais foram testadas. Na medida em que elas se esclareciam revelavam-se inadequadas ou simplesmente, erradas. "O Marxismo é Sociobiologia sem Biologia. Diante das evidências os marxistas se limitam a dizer que a natureza humana está fora do alcance de pesquisas científicas mais avançadas. Embora o marxismo tenha sido formulado como o inimigo da ignorância e da superstição, na medida em que se tornou dogmático ele tem vacilado nesse compromisso e está agora mortalmente ameaçado pelas descobertas da sociobiologia humana". Isto porque os marxistas acreditam que o comportamento humano surge a partir de uns poucos impulsos não estruturados e nada existe em uma mente treinada que não possa ser facilmente canalizado para os propósitos do estado socialista revolucionário.

Wilson continua afirmando a superioridade da religião em relação ao marxismo, qualificando-o de produto impreciso do materialismo científico. "A despeito das conquistas da ciência, a teologia refugia-se no mito da criação". Wilson finaliza seus comentários sugerindo que a sociobiologia e a teologia se fundirão numa chegada vitoriosa aos confins do conhecimento universal.

COMENTÁRIOS CRÍTICOS A RESPEITO DA SOCIOBIOLOGIA HUMANA

Ao estudarmos o tema "Sociobiologia humana podemos nos aventurar a dizer que foi a ansiedade em responder perguntas amplas e desconhecidas é que levou os sociobiólogos a procurarem respostas na solidez da ciência, através dos novos conhecimentos adquiridos pela entrada da evolução, da ecologia e da genética na psicologia e na sociologia. Não somente a ansiedade mas também a angústia reinante em cada intelectual em relação a sua impotência em alcançar o conjunto dos conhecimentos históricos e naturais que parecem ser as respostas à elaboração de uma sociedade mais justa e feliz. Infelizmente, apesar de um início primoroso, quando executou os preconceitos da igreja, a biologia tem resultados desastrosos quando caminha em direção às ciências sociais. Já no século XIX temos o exemplo do darwinismo social, uma grotesca caricatura de sociologia que afirmava que a chave da origem da civilização estava na luta entre os grupos. "Tanto os grupos raciais como os econômicos tem, inevitavelmente interesses em conflito, e, na luta resultante o mais fraco é eliminado pelo mais forte e melhor. Em toda parte, como decorrência de tais lutas, a maioria economicamente fraca sujeita-se a minoria economicamente forte" (Lewis, 1962). A livre competição nos negócios era considerada como uma forma de seleção natural que dava vantagem à maior aptidão; quanto mais intensa a competição, mais rápido seria o processo. A acolhida favorável que teve esta doutrina, deveu-se mais ao seu significado político do que ao seu mérito científico. Na realidade, era uma polêmica que refutava o esquema cooperativo, e defendia a propriedade privada como sendo a pedra fundamental do edifício social. As classes privilegiadas detentoras da maior parte da terra e vivendo luxuosamente dentro da pobreza das classes dominadas, adotaram uma teoria que prometia eximi-los de toda a responsabilidade para com as deploráveis condições sociais que então prevaleciam. No século XX esta idéia prevaleceu através da suposição de que os esforços para preservar as vidas das pessoas susceptíveis a doenças, possivelmente baixarão a nível geral da saúde. Argumenta-se também que a multiplicação mais rápida da parte mais pobre e menos inteligente da população baixará inevitavelmente o nível de inteligência desta população. O problema não é só permitir-se aos menos inteligentes que se multipliquem, e sim que, de modo geral, os membros mais efetivos da sociedade estão sendo afogados pelos frutos dos medíocres e inferiores. A este modelo Ibsen chamou de "a desgraçada maioria compacta", cuja inteligência média cai muito abaixo da inteligência da maioria mais hábil. Assim, o darwinismo social torna-se um ataque à democracia e um apelo para que uma merotocracia - se não uma aristocracia - domine. O problema do aumento da população ainda continua preocupando e envolvendo

de maneira pessimista aos darwinistas sociais. Na Alemanha, dezenas de filosófos e sociólogos usaram estas teorias para apoiar as teorias racistas do nazismo, e para glorificar a guerra e os direitos da elite, o que levou a uma rejeição total da igualdade humana e ao repúdio do ideal humanitário (Lewis, 1962).

Críticas à Sociobiologia Humana

"O Marxismo é Sociobiologia sem biologia, falido e mentiroso, cujo objetivo errôneo é julgar que a natureza humana levará, num futuro indefinido, o homem a formar uma sociedade cujos meios de produção serão controlados pelos trabalhadores. A religião sim, esta se integrará a sociobiologia e com ela desvendará os mistérios da natureza humana". Com esta frase podemos julgar a posição da sociobiologia em relação à luta de classes. E continuando, Wilson (1978), afirma que a guerra é um fenômeno biológico, o homossexualismo, o infanticídio feminino e outras coisas mais são fenômenos de fundo biológico e adaptativo, e acaba criando a interpretação biológica da metafísica. As raças, segundo o autor, não apresentam diferenças comportamentais devido a dificuldade em defini-las, as populações geograficamente isoladas, porém, podem apresentá-las. Tudo no homem é adaptativo e, consequentemente, de fundo biológico, orientado pela evolução inclusive a cooperação em grupos, o tabu do incesto, etc., daí, por sofrer pressões seletivas, tudo tem a sua genética parcialmente definida. A evolução da sociedade não se dá por luta de classes e sim por modificações adaptativas na biologia do comportamento humano porque o homem está sujeito à seleção do altruísmo biológico.

Muitas questões foram levantadas em vista a estas proposições. Questões de determinismo (Gould, 1978) utilizações políticas (Peterson e Somil, 1978 e Alper, Beckwith e Miller, 1978) e outros, todos ligados à moral, ao determinismo e a política. Gostaríamos de fazer uma análise sociológica da sociobiologia.

Em primeiro lugar gostaríamos de tomar por base as críticas feitas por Wilson (1978) ao marxismo, qualificando-o inclusive de anti-científico.

"A sociedade humana já teve a sua aurora, cegamente vinculada à natureza, onde o poder produtivo do trabalho se encontrava em um estágio bem primitivo, e daí as relações sociais dentro da esfera da vida material, entre os homens, e entre o homem e a natureza eram proporcionalmente mesquinhas. Esta mesquinhez reflete-se na antiga adoração da natureza e nos outros elementos das religiões populares. O reflexo religioso do mundo real só pode desaparecer quando as relações práticas da vida cotidiana não oferecem ao homem senão relações perfeitamente inteligíveis e razoáveis com seus semelhantes e com a natureza.

O processo vital da sociedade, estribado no processo da produção material, não rompe seu véu místico até ser tratado como produção pelos homens livremente associados, e é conscientemente regulado por eles de acordo com um plano assentado. Isso, entretanto, exige da sociedade um certo fundamento material ou conjunto de condições de existência que, a seu turno, são o produto expontâneo de um longo e penoso processo evolutivo" (Marx, O Capital, I).

Nesta declaração, Marx fala de um elemento que exerce papel central em sua teoria: o trabalho. O trabalho é o fator que medeia entre o homem e a natureza; é o esforço do homem para regular seu metabolismo com a natureza (Fromm, 1961). Assim Marx avança a análise afirmando: "O resultado geral a que cheguei e que serviu de guia a meus estudos, pode ser assim sintetizado: na produção social de sua vida, os homens ingressam em relação definidas, que são indispensáveis e independem de sua vontade, relações de produção correspondentes a uma determinada etapa de evolução de suas forças produtivas materiais. O grande total dessas relações de produção constitue a estrutura econômica da sociedade, o verdadeiro alicerce sobre o qual se ergue uma superestrutura jurídica e política à qual correspondem formas definidas de consciência social. O sistema de produção da vida material condiciona o processo da vida social e intelectual. Não é a consciência do homem que determina seu ser social, porém, pelo contrário, seu ser social é que determina a consciência deles. Num certo estágio de sua evolução, as forças produtivas materiais da sociedade entram em choque com as relações de produção existentes, ou - o que é mera expressão legal da mesma coisa - com as relações de propriedade dentro das quais elas têm atuado até então. De formas de evolução das forças produtivas, essas relações passam a ser entraves a elas. Inaugura-se, então, uma época de revolução social. Com a mudança das fundações econômicas, toda a imensa superestrutura transforma-se mais ou menos rapidamente. Ao apreciar essas transformações, sempre se deve distinguir entre a transformação material das condições econômicas da produção, susceptíveis de serem determinadas com a exatidão da ciência natural, e as formas jurídicas, políticas, religiosas, estéticas ou filosóficas - em outras palavras, ideológicas -, pelas quais os homens tomam conhecimento desse conflito e lutam para resolvê-lo". A mudança é, pois, devido à contradição entre as formas produtivas e a organização social existente. A guerra é, comumente, o processo da mudança, com bases estritamente econômicas, sem nenhuma determinação biológica.

O chamado comportamento altruísta, no homem, longe de ser genético, é mais pura constatação do cooperativismo existente em toda a espécie humana, porque o homem tem consciência de suas atitudes e potencialidades, enquanto que o animal age "instintivamente", sem a capacidade de previsões e planejamento. Assim sendo, em Ideologia Alemã, Marx apresenta uma afirma

ção mais completa relativa ao problema da consciência:

"A estrutura social e o Estado estão continuamente evoluindo a partir do processo vital de indivíduos definidos, mas de indivíduos não como talvez pareçam em sua própria imaginação ou na de outros, e sim como realmente são: isto é, como são eficazes, produzem materialmente, e são ativos dentro dos limites materiais, suposições e condições definidas alheias à sua vontade. A produção de idéias, de conceitos, de consciência é, a princípio, mesclada com a atividade material e as relações materiais do homem, a linguagem da vida real. Conceder, pensar, as relações mentais dos homens aparecem neste estágio como o afluxo direto de seu pensamento material. O mesmo se aplica à produção mental expressa na linguagem da política, das leis, da moral, da religião, da metafísica de um povo".

Considerações finais sobre a crítica à Biologia do Comportamento Humano.

Através de nossas discussões anteriores podemos observar que a análise biológica do comportamento humano é, em grande parte, um novo tipo de darwinismo social. Mais sofisticado é verdade pois não tem os ridículos equívocos primitivos das aplicações darwinianas sobre a espécie humana. Os efeitos são os mesmos. Sistemas políticos se beneficiam com a chegada desse novo modo de interpretar o ser humano. O determinismo biológico quase sempre elimina as igualdades e justifica velhos preconceitos sociais tais como o patriarcado, o homossexualismo, etc. Justifica a repressão e a guerra e não faz jamais uma análise crítica a respeito das contradições ocorrentes no mundo moderno. Wilson (1978) chega a afirmar que a idéia de que a natureza humana levará a formação de um mundo de iguais, está equivocada por um erro na interpretação da natureza humana.

O problema a nosso ver está na definição do conceito de realidade. Os biólogos, na maioria das vezes, sempre cultivaram um hábito incurável que vem a ser a dissecação do fenômeno: a idéia de que o universo pode ser dividido em partes que, uma vez entendidas, os levariam a compreensão do todo. Os filósofos contemporâneos demonstraram que a realidade não é meramente uma somatória de unidades, é mais do que isto, é sim um conjunto de valores onde o resultado entre eles é feito de interações que tomam uma forma diferente do que, unicamente a soma das partes. Napoleão Bonaparte, sem nunca ter sido filósofo, ilustrou, de forma perfeita, a idéia de que o todo não se compõe unicamente a soma das partes, dizia o imperador: um cavaleiro marroquino vale por dois cavaleiros franceses; cinquenta marroquinos valem por cinquenta franceses e trezentos marroquinos valem por duzentos franceses. O processo de investigação desse fenômeno é a chamada dialética. A sociedade humana, segundo Marx e Engels, somen

te pode ser entendida se lançarmos mão da dialética para compreendermos bem a luta das classes. Toda a natureza humana advém pois dessa luta e a consciência é o seu produto mais característico. Esta dialética utilizada na compreensão da História como uma luta de classes em que o homem é, ao mesmo tempo produto e produtor, é o "método materialista" de Marx, que implica no estudo da verdadeira vida econômica e social do homem e da influência do estilo real da vida do homem em seus pensamentos e sentimentos. A filosofia da História de Marx era o materialismo dialético ou materialismo científico.

Marx vê a realidade como uma atividade objetiva, um objetivo em seu movimento, em seu vir-a-ser, e não como um objeto estático, suscetível de explicação pela descoberta de sua causa física. Assim sendo, Marx estuda o homem e a História partindo do homem real e das condições ambientais em que vive (econômicas e sociais), e não primordialmente das idéias dele.

A idéia fundamental de Marx, que acaba por ruir todo o determinismo biológico e afirmações de comportamentos herdados adaptativos, etc., é o fato de que o homem produz seus meios de subsistência e, indiretamente, produz também sua vida material geral (A Ideologia Alemã). Segundo Marx, o homem faz sua própria história e dá a luz a si mesmo no decurso dela. O fator essencial deste processo de autocriação da raça humana está na sua relação com a natureza. O homem, na alva da História, está cegamente vinculado à natureza. Com o correr da evolução, ele transforma sua relação com a natureza e, por conseguinte, consigo mesmo. As pressões seletivas desaparecem pois o homem transforma o seu meio segundo suas necessidades e a evolução da sociedade humana precedem unicamente através do confronto entre a classe que produz os meios de subsistência e a classe que domina tal produção.

O medo da destruição da humanidade, que preocupa Lorenz (1973) nada mais é do que a constatação de um momento de acúmulo de contradições que ocorre na sociedade humana quando esta se encontra num impasse a respeito da exploração humana, através do sistema econômico, político e social contemporâneo. O autor fala da degradação do ambiente atual, mas devemos admitir que é uma preocupação estranha já que a Europa inteira e, principalmente a Alemanha, tem seu ambiente destruído há muito tempo. O tédio é outro problema levantado por Lorenz, num mundo em que mais de 2 bilhões de pessoas se motivam na procura pura e simples de alimento. A destruição da tradição é também um ponto questionável levantado por ele, já que todas as culturas autoctones da África, Ásia, América e Oceania foram destruídas ou exterminadas pelos colonizadores europeus enquanto que os norteamericanos exterminaram seus irmãos aborígenas. A industrialização crescente dos países é também um fenômeno unicamente constrito na América do Norte e Europa. Todos os problemas de Lorenz (1973) são pois preocupações originadas unicamente por constata-

ções de fatores de desequilíbrio ocorrentes no chamado primeiro mundo. Lorenz em nenhum momento questiona a origem de todos esses problemas, isso porque, o grande etólogo, pressupõe que tais problemas são oriundos unicamente da interferência artificial no comportamento humano de tal forma que o mecanismo "disciplinador" dos comportamentos "inatos" se torna incapaz de organizar tais comportamentos e torná-los socialmente adequados.

Uma questão em aberto

Na discussão anterior procuramos demonstrar a inadequação das análises biológicas para o comportamento humano, principalmente no que diz respeito a fenômenos sociais mais gerais. Observamos também que a maioria dos biólogos carregam consigo a idéia carteziana da compreensão da realidade. Nesta última parte da discussão procuraremos colocar um problema sem, no entanto, pretendermos esgotar a discussão sobre ele. Tal problema consiste em se questionar a importância da biologia como substrato do comportamento humano sem, no entanto, nos envolvermos com as idéias gerais discutidas anteriormente.

A sociobiologia em que pese o seu inestimável valor na contribuição do esclarecimento de comportamentos de animais e sociedades animais não pode ser utilizada na análise da sociedade humana por essa não possuir as pressões seletivas, a seleção familiar, a inércia filogenética etc., conceitos fundamentais para uma análise sociobiológica e coerente.

Por outro lado, dentre as disciplinas biológicas do comportamento, a etologia, permite perguntar se não há substratos comportamentais, característicos que o homem carrega consigo desde seu surgimento e que podem estar envolvidos em seu desenvolvimento, em alguns mecanismos típicos de comunicação, de contato social, etc. Tais idéias não são novas pois Freud já as abordara sob outro prisma. Os marxistas ortodoxos tendem a repudiar tais questões mas há revisionistas sérios que as consideram. Reich, por exemplo, em sua "O que é a Consciência de Classe" procura considerar o problema sem, no entanto, esclarecê-lo. Modernamente, há vários socialistas, como por exemplo, Fromm (1961), procurando colocar essas questões sem, infelizmente, respondê-las satisfatoriamente. As observações, já descritas anteriormente, dos neurofisiologistas e psiquiatras, de indivíduos decorticados, que perderam a capacidade de pensar, mas continuam desenvolvendo comportamentos muito semelhantes aos dos antropóides primitivos, vêm colaborar com a idéia da existência de um substrato comportamental no qual agem as variáveis ambientais, o aprendizado, a memória o raciocínio, etc. produzindo o comportamento consciente. Podemos afirmar que muitos problemas terão ainda que ser resolvidos até que, pelo menos, parte do problema possa ser esclarecido. Os principais problemas são os preconceitos,

as extrapolações descriteriosas, bem como a ansiedade de descobrir novas respostas com o objetivo de propor soluções alternativas procurando melhorar as condições da humanidade, feitas de forma honesta, mas inocentemente, que muitas vezes servem a interesses políticos que em lugar de melhorar a humanidade acabam por, involuntariamente, prejudicá-la.

Bibliografia

ALPER J., BECKWITH, J. and MILLER, L.G. 1978. Sociobiology is a Political Issue in The Sociobiology Debate ed. by A.L. Coplan. Harper & Row, Publishers, N.Y. Hogerstown, San Francisco, London.

BERKSON, G. and SCHUSTERMAN, R.J. 1964. Reciprocal food sharing of gibbons. Primates, 5(1,2): 1-10.

BROWN, J.H. 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. Ecology, 52(2): 305-311.

ESTER, R.D. and GODDARD, J. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. Journal of Wildlife Management, 31(1): 52-70.

FROMM, E. 1961. Conceito Marxista do Homem. Frederik Ungor Publishing Co. de N.Y. USA.

GOULD, S.J. 1978. Sociobiology and the Theory of Natural Selection in Sociobiology: Beyond Nature/Nurture ? ed. by G.W. Barlow and J. Silverberg. Westviero Press, Inc. Colorado.

HALL, K.R.L. 1960. Sociol vigilance behaviour of the chacma baboon, *Pepio ursinus*. Behaviour, 16(3,4) 261-294.

HAMILTON, W.D. 1964. The Genetical Theory of social behaviour I, II Journal of Theoretical Biology, 7(1): 1-52.

HAMILTON, W.D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. Nature, London, 228(5277): 1218-1220.

HAMILTON, W.D. 1971a. Geometry for the selfish herd. Journal of Theoretical Biology, 31(2): 295-311.

HAMILTON, W.D. 1971b. Selection of selfish and altruistic behavior in some extrence models. In J.F. Eisenberg and W.S. Dillon, ed. (q.u.), Man and beast: comparative social behavior, pp. 57-91.

HAMILTON, W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. Ann. Rev. of Ecol. and System., 3: 192-232.

KUHNE, W. 1965. Communal food distribution and division of labour in African hunting dorp. Nature, London, 205(4970) 443-444.

LACK, D. 1968. Ecological adaptations of breeding in birds. Methuen, London.

LAWICK-GOODALL, J.V. 1971. In the shadow of man. Houghton Mifflin Co, Boston.

LEWIS, J. 1962. O Homem e a Evolução. Editora paz e terra S.A.

LORENZ, K. 1957. The Evolution of Behavior. Scient. Amer. 199 (6): 67-68.

LORENZ, K. 1973. Civilização e Pecado. Editora Artenova S.A.

PETERSON, S.A. and SOMIT, A. 1978. Sociobiology and Politics in the Sociobiology Debate ed by A.L. Coplan, Harper & Row. Publishers, New York, Hayerstown, San Francisco, London.

PORTER, W.P.; MITCHELL, J.W.; BECKMAN, W.A. and DEWITT, C.B. 1973. Behavioral implications of mechanist ecology: thermal and behavioral modeling of desert ectothermy and their microenvironment. Oecologia, Berlin, 13(1): 1-54.

SKUTCH, A.F. 1961. Helpers among birds. Condor, 63(3): 226.

TINBERGEN, N. 1951. The study of Instinct, Oxford University Pren. London.

TRIVERS, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. Quarterly Review of Biology, 46(4): 35-37.

WILSON, E.O. 1964. The true army ants of the Indo - Australian (Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae). Pacific Insects 6(3): 427-483.

WILSON, E.O. 1971a. The Insect Societies. Belknap Press of Harnard University Press, Cambridge.

WILSON, E.O. 1971b. Competitive and aggressive behavior. In. J.F. Eisenberg and W. Dillon, ed (q.u.), Man and beast: Comparative Social Behavior, pp. 183-217.

WILSON, E.O. 1972. On the queernen of social evolution. Bulletin of the Entomol. Soc. of Amer. 19(1): 20-22.

WILSON, E.O. 1975. Sociobiologia, la nueva sintesis. Ed. Omega, S.A. Barcelona.

WILSON, E.O. 1978. The Human Nature. Harvard Univ. Press., Cambridge.

WOOLFENDEN, G.E. 1974. The effect and source of Florida scrub jay helpers. (un published manuscript).

DEFICIÊNCIAS NUTRICIONAIS E COMPORTAMENTO

Luiz Marcellino de Oliveira*

A desnutrição não pode ser analisada somente como uma deficiência na ingestão ou metabolização dos alimentos desde que na sua etiologia deve ser incluído um conjunto muito grande de outras variáveis.

Em uma revisão publicada nos Cadernos de Pesquisas da Fundação Carlos Chagas, Brozek (1979) mostra que a desnutrição é causada por muitos fatores tendo sempre a pobreza como base, as deficiências de nutrientes específicos como agravantes e as infecções e parasitismo como complicações adicionais. As populações que estão expostas a este grupo, geralmente são marginalizados culturalmente, tem um baixo nível de instrução, o que resulta em índices elevados de infecções, doenças e mortalidade infantil.

As hipovitaminoses mais frequentes na década de 1940 progressivamente cederam lugar a deficiências de ingestão de proteínas e nos nossos dias a deficiência proteico-calórica atinge um número elevado de crianças, com prejuízos graves para o seu desenvolvimento físico e psicológico. As estatísticas precisas sobre o número de crianças desnutridas são difíceis de serem obtidas. Jean Meyer, falando na Academia de Ciências de Nova York em 1977, já afirmava que naquela época eram mais de 300 bilhões de crianças desnutridas no mundo.

No Brasil, as estatísticas atualizadas sobre o número de crianças desnutridas são também difíceis de serem obtidas. Monteiro (1979) mostrou um quadro de desnutrição em várias regiões do país em crianças de 0 a 5 anos de idade, como podemos ver na figura 1. Enquanto que na zona da mata em Pernambuco, já em 1979, a desnutrição atingia 68,3% das crianças; no Vale do Jequitinhonha em Minas Gerais mais de 69,9% das crianças, e no vale do Ribeira mais de 49,5% das crianças, e na cidade de São Paulo a desnutrição atingia mais de 32% das crianças. Estas porcentagens certamente foram levadas a níveis alarmantes pelo agravamento do nível de desemprego e pela crise econômica que estamos enfrentando.

A avaliação do estado nutricional das crianças de 0 a 5 anos feita por Monteiro (1979) na cidade de São Paulo, torna evidente a relação entre desnutrição e nível sócio-econômico da população, como pode ser visto na figura 2. Enquanto a desnutrição atinge cerca de 17,6% das crianças nas famílias com renda familiar maior que 2,5 salários mínimos, esta porcentagem atingia 50,3% das crianças nas famílias de mais baixa renda. Além disto, Monteiro salienta o fato de que os níveis mais severos da desnutrição, segundo a classificação de Gomes (1968), se mantém

* Deptº de Psicologia, USP - Ribeirão Preto - SP.

altos nas famílias de baixa renda e cai praticamente a zero nas famílias com renda superior a 2,5 salários mínimos.

Mais quais são os efeitos da desnutrição sobre o comportamento ? As pesquisas nesta área tem aumentado nos últimos 25 ou 30 anos, entretanto, a resposta a esta pergunta não é simples como mostra o quadro abaixo (tabela 1). Alguns autores, levando em conta que a desnutrição leva a retardo severos no desenvolvimento da criança, chegaram a fazer uma relação direta entre desnutrição e retardo mental. Estes autores se apoiam nos dados de menor quociente de inteligência (Stoch e Smith, 1963) ou maiores deficiências na habilidade de integração de dois estímulos em crianças desnutridas que nas crianças bem nutridas (Cravioto, De Licardie e Birch, 1966). Vamos retornar a este ponto mais adiante.

Existe uma ampla e consistente literatura mostrando que a desnutrição leva a alterações no SNC (menor peso cerebral, menor número de neurônios, redução da camada de mielina, menor ramificação dendrítica, alteração em neurotransmissores, entre outras). Uma excelente revisão desta área foi publicada por Dobbing e Smart (1974).

Não há dúvida que a desnutrição causa prejuízos ao desenvolvimento da criança, com alterações na relação peso-altura para idade e profundas mudanças estruturais no sistema nervoso central, especialmente se a desnutrição ocorrer no início da vida. A dificuldade está em fazer a relação entre estas alterações estruturais e as mudanças no comportamento observadas no adulto.

As demais propostas de interpretações teóricas para os efeitos da desnutrição no comportamento apresentados neste quadro, podem ser colocadas em um único grupo que procura mostrar as complexas interações entre desnutrição e variáveis ambientais e seus efeitos no comportamento.

Os trabalhos de Massaro e colaboradores descrevem alterações acentuadas no comportamento da rata e dos filhotes quando estão expostos a uma dieta pobre em proteína, e embora seja difícil fazer uma relação direta entre os comportamentos alterados pela dieta no início da vida e o desempenho destes animais na vida adulta, estes trabalhos tem o mérito de chamar a atenção para alterações comportamentais que ocorrem durante a desnutrição.

É muito importante salientar que dados muito semelhantes foram descritos por Chaves e colaboradores um ano depois em crianças no México. Estes dois grupos de dados mostram que, apesar da grande diferença entre as duas espécies, há um ponto comum entre eles: a desnutrição leva a várias alterações comportamentais nas interações mãe-filho, que podem explicar pelo menos em parte muitas alterações no comportamento que ocorrem na vida adulta.

Como pode ser observado no resumo histórico acima

exposto, algumas interpretações descrevem as alterações no SNC ou no desenvolvimento psicológico, ou nas interações mãe e filho, enquanto as últimas procuram mostrar os mecanismos pelos quais a desnutrição produz os efeitos no comportamento ou as interações entre a desnutrição e as variáveis ambientais. Os trabalhos de Levitsky e colaboradores foram os primeiros a se preocupar em descrever os mecanismos das interações entre desnutrição e variáveis ambientais. Somente agora mais recentemente estes pontos estão atraindo a atenção dos pesquisadores, mas já em 1972, Levitsky e colaboradores haviam mostrados que a desnutrição quando acompanhada da redução da estimulação ou isolamento ambiental tem seus efeitos intensificados e por outro lado, estes efeitos da desnutrição podem ser pelo menos parcialmente melhorados pela estimulação ambiental.

Vamos descrever a seguir alguns dados de experimentos que salientam o ponto central desta palestra: interações entre desnutrição e variáveis ambientais e seus efeitos no comportamento.

Levitsky e Barnes (1972) se preocuparam em descrever as interações entre desnutrição e a estimulação ou isolamento ambiental. No seu experimento, as ratas eram mantidas com dietas de 25% ou 12% de caseína desde o nascimento dos filhotes até o desmame aos 21 dias. As ninhadas eram de 8 filhotes para cada mãe.

Aos 21 dias de idade os filhotes eram separados da mãe e os que recebiam dieta de 25% de caseína (grupo controle) continuavam recebendo esta dieta até o fim do experimento. Mas, o grupo experimental (dieta de 12% de caseína na lactação) passou a receber 3% de caseína por 4 semanas seguidas, e depois receberam dieta controle até o fim dos testes.

Os grupos experimental e controle foram sub-divididos em três sub-grupos com diferentes condições ambientais: condição controle, ambiente isolado ou ambiente estimulado. Assim, o primeiro sub-grupo de animais incluindo desnutridos e bem nutridos passou a viver em ambiente normal de Biotério (condição controle); um segundo sub-grupo viveu em ambiente isolado (caixas com isolamento acústico, gaiolas individuais, com alternação do ciclo dia e noite e eram pesadas e trocadas as dietas a cada 3 dias), enquanto que o terceiro sub-grupo de animais passou a viver em ambiente estimulado (segurados na mão 10 minutos por dia, vivendo aos pares na gaiola e colocados uma vez por semana numa gaiola de estimulação com brinquedos e objetos, durante uma hora).

As manipulações ambientais foram mantidas por 7 semanas após o desmame. Após os 70 dias de idade eles foram testados em 4 condições diferentes como mostra a figura 3.

A parte A mostra os dados de atividade locomotora. Os desnutridos mostram mais atividade quando mantidos em condições normais de Biotério. A estimulação corrige estas diferen

ças causadas pelas dietas e os dois grupos de condição estimulada não mostram diferenças na atividade. Por outro lado, o isolamento exacerba ainda mais as diferenças entre os controles e desnutridos, sendo que estes últimos mostram uma exagerada movimentação na gaiola de atividade. Mesmo os animais que não foram desnutridos (controles) quando criados em ambiente isolado, mostram um aumento da atividade em relação aos que foram mantidos em condições controle ou estimuladas.

A parte B (resposta de seguir o outro) e a parte C (resposta de luta) não mostra nenhuma diferença entre as três barras vazias que representam os dados dos grupos que receberam dieta rica em proteína. O que mostra que as condições ambientais não alteram muito estes dois comportamentos, ao contrário do que ocorre com a atividade locomotora. Entretanto, os animais desnutridos (barras tracejadas) mostram uma interação entre a desnutrição e as condições ambientais. Os desnutridos estimulados intensificam as respostas sociais (aumentam a resposta de luta e de seguir) e o isolamento leva a um decréscimo neste tipo de interação entre dois animais.

A parte D do gráfico, mostra a porcentagem de animais que saia para explorar um ambiente novo em um teste de 55 minutos. Não há muita diferença entre os bem nutridos estimulados (círculos vazios) e isolados (círculos cheios) e os desnutridos estimulados (triângulo). Entretanto, os desnutridos isolados saiam para explorar o ambiente novo em uma porcentagem muito menor.

Estes dados foram os primeiros a salientar os mecanismos complicados das interações entre desnutrição, isolamento e estimulação. Vários autores tem usado procedimentos semelhantes (Celedon, Santander e Colombo, 1979; Cnirc, 1983; Katz e Davies, 1983). Em nosso laboratório, nós estamos na fase inicial de uma replicação deste experimento usando a técnica de estimulação de Rosenzweig e colaboradores (1972).

Estes autores mostraram que a estimulação leva a resultados em direção diametralmente oposta aos efeitos da desnutrição. A desnutrição como vimos, diminue peso do cérebro, diminue ramificação dendrítica no SNC. Rosenzweig e colaboradores, usando este tipo de estimulação ambiental, mostrado na figura 4, mostraram aumento do peso do cérebro (especialmente na cortex ocipital) aumento das ramificações dendríticas, aumento de número de sinapses. No projeto em andamento, estamos mantendo animais desnutridos e controles nestas condições de estimulação e usando a técnica de isolamento completo com outros grupos de desnutridos e controles para examinarmos mais detalhadamente as interações entre estas variáveis. Entretanto, nós vamos precisar de mais alguns meses para completar este projeto.

Em outro estudo realizado em colaboração com uma bolsista da FAPESP (Assumpção, 1981) nós criamos os animais com dieta de 12% ou 25% de caseína na lactação e depois foram coloca

dos em duas condições ambientais (agrupados ou individuais). As diferenças de peso dos filhotes causadas pelas dietas são marcantes como pode ser visto na figura 5 e na tabela 2.

Os dados de locomoção em uma gaiola de atividade (ver figura 6) não mostram diferenças entre os quatro grupos de animais. Os dados de Soares (1982) usando níveis mais severos de desnutrição (5% de proteína), entretanto, presentam diferenças acentuadas entre desnutridos e controles como pode ser visto na figura 7. Parece então que a dieta pobre em proteína altera a locomoção e quanto mais deficiente a dieta, maior o efeito.

Quando os animais são colocados aos pares, um em cada lado de uma gaiola, à uma distância de 80 cms, um do outro, foi observado que os desnutridos ou controles que viveram individualmente apresentam valores maiores da resposta de cheirar, subir ou passar por cima de outro rato, que os animais mantidos agrupados. Estes dados sugerem que as condições de alojamento tem um papel mais importante nas interações entre dois ratos, desde que a dieta em sí não mostrou influências marcantes nestas instalações.

Em um outro estudo realizado no nosso laboratório (em fase de publicação no Physiology and Behavior) analisamos as interações entre desnutrição e condições de alojamento sobre a aquisição de uma resposta de pular na plataforma para evitar um choque. Como no estudo anterior os animais foram desnutridos somente na lactação (12% de caseína) e depois do desmame foram mantidos individualmente ou aos pares em gaiolas viveiros com comida e água à vontade.

Aos 70 dias foram iniciados os testes em sessões diárias de 40 tentativas. Cada tentativa era iniciada pela luz (20 segundos) que era apagada quando o animal subia na plataforma (esquiva). Se o animal permanecesse nas grades durante a luz, ao término dela, era ligado um choque de 0,6 mA por dois segundos de duração. O intervalo entre tentativas era variável para evitar que o animal aprendesse a sequência temporal entre tentativas.

A figura 8, mostra as diferenças entre os vários grupos na fase de aquisição e extinção. A parte superior mostra os dados dos animais desnutridos e controles que viveram aos pares e a parte inferior dos que viveram individualmente.

Não houve diferenças na aquisição entre os desnutridos e controles que viveram aos pares. Eles aprenderam a evitar o choque com uma rapidez semelhante. Entretanto, os animais desnutridos mantidos individualmente mostraram maior rapidez de aquisição que animais controle. Os animais controle que viveram individualmente também apresentam uma porcentagem de esquivas significantemente maior que os controles que viveram aos pares.

Quando nós analisamos os dados da extinção (as tentativas eram iguais às da fase de aquisição, mas o choque não era ligado ao final da luz) fica claro que há uma diferença

marcante tanto entre desnutridos e controles como entre desnutridos individuais e agrupados. Os desnutridos demoram mais que os controle para entrar em extinção, tanto os que viveram agrupados como os que viveram individualmente, mas estes demoram muito mais para extinguir a resposta. Estes dados mostram que a desnutrição não interfere na aquisição mas prolonga a extinção, e que os efeitos da desnutrição são exacerbados pelo fato dos animais serem criados individualmente. A figura 9 mostra os mesmos dados de uma forma diferente. Quantas tentativas eles demoraram para atingir os critérios de aquisição (80% de esquivas em 3 sessões sucessivas) ou de extinção (50% de esquiva ou menos). A figura mostra claramente que não há diferença na aquisição, os animais dos vários grupos aprendem com uma rapidez semelhante, mas na extinção os desnutridos demoram muito para atingir o critério. É interessante notar que os animais que viveram individualmente demoraram mais que os demais para extinguir, salientando mais uma vez os efeitos desta variável independentemente das condições de dieta.

Estes dados confirmam as hipóteses de maior sensibilidade dos animais desnutridos aos estímulos aversivos e que esta sensibilidade é ainda mais intensificada quando os animais vivem individualmente.

Um outro estudo realizado em nosso laboratório replicou o experimento de Massaro, Levitsky e Barnes (1974) usando uma técnica de filmagem. Uma câmara super 8 (Bawer XL) tirava uma foto de duas ninhadas (25% e 12% de caseína) a cada 12 segundos durante toda a noite, em vários dias de lactação. Os filmes eram depois analisados por dois observadores registrando as frequências e durações de comportamentos da mãe, dos filhotes e interações entre eles (ver tabela 3). A análise dos dados mostrou que a mãe desnutrida fica mais tempo no ninho e mais tempo amamentando, entretanto, a mãe controle fica mais tempo deitada (posição de repouso) mais tempo no comedouro e mostra mais interações com os filhotes, como mostram as figuras 10 e 11. Os filhotes por sua vez, mostram que os desnutridos ficam menos no comedouro, ou de pé, e a ninhada é vista mais frequentemente separada que a ninhada controle, como pode ser visto na figura 12.

O estudo de Chaves, Martinez e Yashine (1975) em uma vila pobre no México, mostrou em crianças dados semelhantes a estes. A vila foi escolhida por ter uma uniformidade de hábitos, um certo isolamento das cidades mais desenvolvidas e os observadores se deslocavam para a vila e viviam nas famílias por três dias, registrando os comportamentos ou por observação direta ou obtinham dados através de questionários e testes. As famílias eram informadas do planejamento e dos objetivos da pesquisa.

As famílias foram selecionadas pela proximidade de idade das crianças que foram acompanhadas durante um longo estudo longitudinal. As primeiras 20 crianças foram observadas,

mantendo-as com a alimentação normal da família, enquanto que as outras 20 crianças passaram pelo mesmo procedimento e recebiam uma suplementação alimentar (64 gramas por dia de leite em pó com vitaminas e sais minerais) desde o 45 dia da gestação.

A figura 13 a seguir mostra dados da porcentagem do tempo que a criança ficava dormindo, ou no chiqueirinho, ou nos ombros ou braços da mãe, tempo perto da mãe e tempo fora de casa. A figura 14, mostra a quantidade de atividade física das crianças.

A atividade física e o tempo fora de casa foi muito maior nas crianças suplementadas. A criança não suplementada passava mais tempo dormindo, junto da mãe, no chiqueirinho, ou nos braços da mãe.

É interessante observar as semelhanças entre os dados de interações entre mãe e filhote em ratos e os dados das interações mãe e filho no estudo de Chaves e colaboradores. Levitsky e Barnes (1972) já haviam proposto uma interpretação para eles: "A desnutrição isola funcionalmente o animal no ambiente. Ele fica mais tempo se alimentando e menos tempo em contanto com diferentes estímulos do meio". Provavelmente os dados de Chaves e colaboradores precisam ser interpretados com mais cuidado por envolver aspectos culturais, mas eles falam também a favor desta interpretação.

Os dados apresentados, mostram que as interações entre a desnutrição e a estimulação ambiental de um modo geral, reduzem pelo menos parcialmente os efeitos da desnutrição. A recente publicação de Katz e Davies (1983) salienta que a estimulação ambiental não recupera totalmente o sistema nervoso dos animais desnutridos, ou dito de outra forma, os efeitos da estimulação no aumento do peso e tamanho do cérebro são maiores nos animais controles que nos desnutridos. Estes dados de Katz de que o cérebro dos desnutridos é vulnerável à dietas deficientes e que a estimulação somente mostra uma regeneração parcial do tecido nervoso, devem ser confrontados com os efeitos de grande ou completa recuperação das alterações produzidas pela dieta no comportamento, como foi mostrado ao longo desta palestra.

A polêmica: - se a desnutrição leva ou não a retardo mental - ainda não está resolvida na literatura.

Muitos autores defendem que há uma relação causal entre desnutrição e retardo mental, apoiando-se em dados de que os desnutridos tem um menor Quociente de Inteligência nos testes psicológicos. Esta interpretação também é fortalecida pelo fato de que muitas crianças com história de desnutrição tem um rendimento escolar inferior aos bem nutridos.

Muitos dados aqui apresentados, mostrando que a desnutrição tem seus efeitos intensificados pelo isolamento ou baixa estimulação e que muitos comportamentos alterados pela desnutrição podem ser recuperados pela estimulação ambiental, começam a colocar problemas para sustentar a primeira hipótese de re

tardo mental.

Em uma revisão recente Latham (1974) mostra muitos dados de recuperação do nível de respostas nos testes, quando as crianças que sofreram desnutrição, mas viviam em ambiente com boas condições de estimulação. Latham comenta dados de acompanhamento de crianças que foram desnutridas durante a segunda grande guerra na Holanda (Stein, Susser, Saenger e Marolla, 1972); comenta também os dados de crianças que foram recuperadas da desnutrição na cidade de Nova York (Kugelmass, Pouli e Samuel, 1944) os estudos "sibilings" onde apenas uma das crianças foi exposta à desnutrição (Lathan, 1967; Hertzig, Birch, Richardson e Tzard, 1972) e finalmente comenta os dados de Lloyd-Still e colaboradores (1972) que fizeram acompanhamento de crianças que sofreram desnutrição por deficiências de absorção intestinal (fibrose cística e outras infecções intestinais).

Em todos estes casos os resultados dos testes psicológicos mostraram diferenças claras entre desnutridos e bem nutridos durante o período de desnutrição, entretanto as diferenças se tornavam apenas marginais quando as crianças estavam sendo recuperadas da desnutrição e em alguns estudos que as crianças foram acompanhadas durante longo tempo, as diferenças nos testes de nível mental desapareceram completamente após 5 anos de idade. O autor conclue que os efeitos da desnutrição na inteligência são temporários e reversíveis desde que seja dado às crianças um ambiente social e economicamente adequado.

Latham comenta que "há uma evidência relativa de que a desnutrição proteico-calórica está associada com os resultados baixos nos testes de inteligência. O grande peso das evidências experimentais fizeram esta conclusão muito poderosa. Entretanto, muitos autores vão além dos dados e concluem que seus resultados mostram que a desnutrição causa o retardo no desenvolvimento intelectual. Porém os dados parecem não ser suficientes para chegar a esta relação de causa-efeito" (Latham, 1974, página 551).

Apesar desta afirmação categórica, a polêmica parece que ainda vai continuar por muito tempo. A maioria dos estudos humanos ainda usam testes psicológicos, com problemas de adaptação dos testes às populações testadas, e muitos outros problemas metodológicos neste tipo de investigação.

O estudo de Chaves e colaboradores no México, mostrou que as técnicas etológicas de observação direta do comportamento podem ser um caminho para analisar os comportamentos alterados pela desnutrição. Entretanto há necessidade de demonstrar mais seguramente em animais e em estudos humanos, quais são os procedimentos de estimulação ambiental que podem corrigir alguns desvios de comportamento causados pela desnutrição. Entretanto os dados já existentes são suficientes para afirmar que a estimulação ambiental pode corrigir pelo menos em parte, os efeitos das deficiências nutricionais no comportamento.

TABELA 1 - Resumo histórico das propostas para explicar os efeitos da desnutrição sobre o comportamento.

Ordem	Descrição	Referências
A	Desnutrição leva a retardos no desenvolvimento psicológico	Stoch e Smith (1968); Cravioto, De Lecardie e Birch (1966)
B	Desnutrição leva a alterações no SNC e comportamento	Dobbing e Widdowson (1965)
C	A partir de 1960, sociólogos e psicólogos começaram a chamar atenção para a importância das condições ambientais no comportamento. Na criança desnutrida a hospitalização e separação da mãe reduzem drasticamente a estimulação ambiental.	Gewirtz e Baer (1958); Levine (1959) Latham (1967); Kallen (1973).
D	Desnutrição leva a um "isolamento funcional"	Levitsky e Barnes (1970)
E	Estimulação recupera e isolamento ambiental intensifica os efeitos da desnutrição no comportamento.	Levitsky e Barnes (1972)
F	Em ratas, a mãe e filhotes desnutridos permanecem mais tempo no ninho; mais tempo em amamentação, além de alterações no padrão alimentar na locomoção entre outros.	Massaro, Levitsky e Barnes (1974)
G	Em vilas pobres no México, as crianças desnutridas, não suplementadas, ficavam mais tempo no berço ou no colo da mãe e menos tempo brincando longe da mãe e fora de casa, que as crianças que foram suplementadas.	Chavez,Martinez e Yaschine (1975)
H	Muitos autores mostram uma hiper-responsabilidade nos animais desnutridos (maior taxa de respostas que produzem comida e água, rapidez maior ingestão de comida, menor limiar de respostas a estímulos aversivos, maior atividade locomotora).	Smart, Whatson e Dobbing (1965); Barnes, Meely, Kwong, Labadan e Frankova (1968).

TABELA 2 - Média de pesos e desvios padrões dos animais subnutridos (12% de caseína) e controles (25% de caseína) durante as várias semanas do experimento.

* diferenças significantes entre os dois grupos p 0,05 usando o teste t-student. Em todas as demais semanas das fases de desnutrição, recuperação e testes, as diferenças entre os pesos dos dois grupos foi significante com p 0,001.

	SEMANAS	CONTROLES		SUBNUTRIDOS		
		média	desvio padrão	média	desvio padrão	dietas
LACTAÇÃO	01	17,43	2,32	15,53	1,93	12% de Caseína
	02	33,81	3,10	23,41	4,51	
	03	52,42	4,72	34,14	7,74	
PÓS-LACTAÇÃO	01	90,09	11,59	61,30	9,38	
	02	124,82	15,87	115,93	12,61	
	03	160,10	15,57	135,69	10,02	
	04	204,80	27,59	173,95	22,07	
	05	242,65	26,58	204,45	23,11	Recuperação
	06	271,52	23,82	233,31	37,69	(Dieta Controle)
	07	292,59	29,31	260,19	23,46	
	08	304,97	32,69	284,06	21,65	
	09	323,50	33,35	300,97	23,85	
	10	344,32	35,57	307,16	21,33	
	11	366,00	34,00	313,64	21,30	

TABELA 3 - Categorias de comportamento cujas frequências foram analisadas, nos vários grupos de animais através da filmagem durante a lactação.

COMPORTAMENTO	CATEGORIAS	DESCRIÇÃO DAS CATEGORIAS
D A	1. Atividade de locomoção	A mãe foi observada em um ponto diferente da caixa, em relação à foto anterior.
M Ã E	2. Permanência no ninho	A fêmea foi observada deitada ou em pé na área do ninho, junto com os filhotes.
	3. Deitada	A fêmea foi observada deitada em posição horizontal, fora do ninho e do contato direto com os filhotes.
	4. Ficar em pé	A mãe foi observada em pé, apoiada nas duas patas trazeiras.
	5. Apoiada nas quatro patas	A fêmea foi observada em qualquer canto da gaiola, apoiada nas quatro patas.
	6. Lamber-se	A fêmea foi observada lambendo-se nos mamilos, genitais, patas anteriores ou outra região do corpo, dentro ou fora do ninho.
	7. Alimentando-se	A fêmea foi observada dentro do túnel de alimentação.
	8. Beber	A fêmea foi observada lambendo o bebedouro.
DOS F I L H O T E S	9. Ninhada separada	A ninhada foi observada seccionada em dois ou mais grupos.
	10. Ficar em pé	Pelo menos um dos filhotes foi observado em posição vertical, apoiando-se ou não nas paredes da gaiola.
	11. Filhote no comedouro	Pelo menos um dos filhotes foi observado no túnel de alimentacão.
	12. Beber	Pelo menos um dos filhotes foi observado lambendo o bebedouro.
M Ã E / F I L H O S	13. Amamentação	A fêmea foi observada amamentando, pelo menos um dos filhotes.
	14. Transporte dos filhotes	A fêmea foi observada lavando um dos filhotes preso nos dentes de um local a outro da gaiola.
	15. Limpeza	A fêmea foi observada lambendo um dos filhotes ou em outra atividade de limpeza.
	16. Interação ativa com a mãe	Pelo menos um dos filhotes foi observado subindo sobre o corpo da mãe, tocando-a, etc.

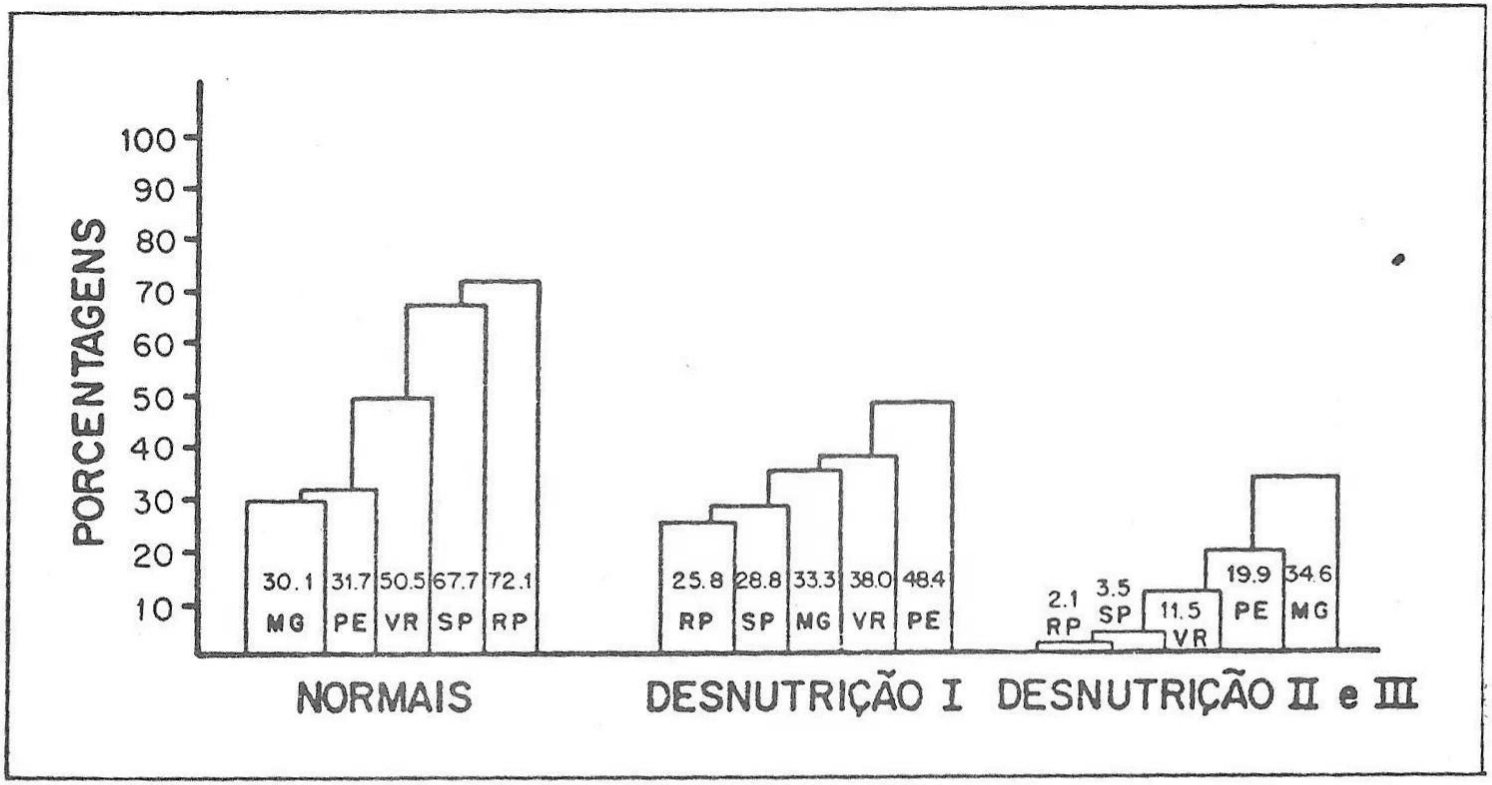


Figura 1 - Condições de nutrição de crianças brasileiras, menores de 5 anos, de várias localidades, mostrando a distribuição em porcentagens de crianças normais e desnutridas segundo a classificação de Gomes (1946). A figura foi retirada, com adaptação, de Monteiro (1979).

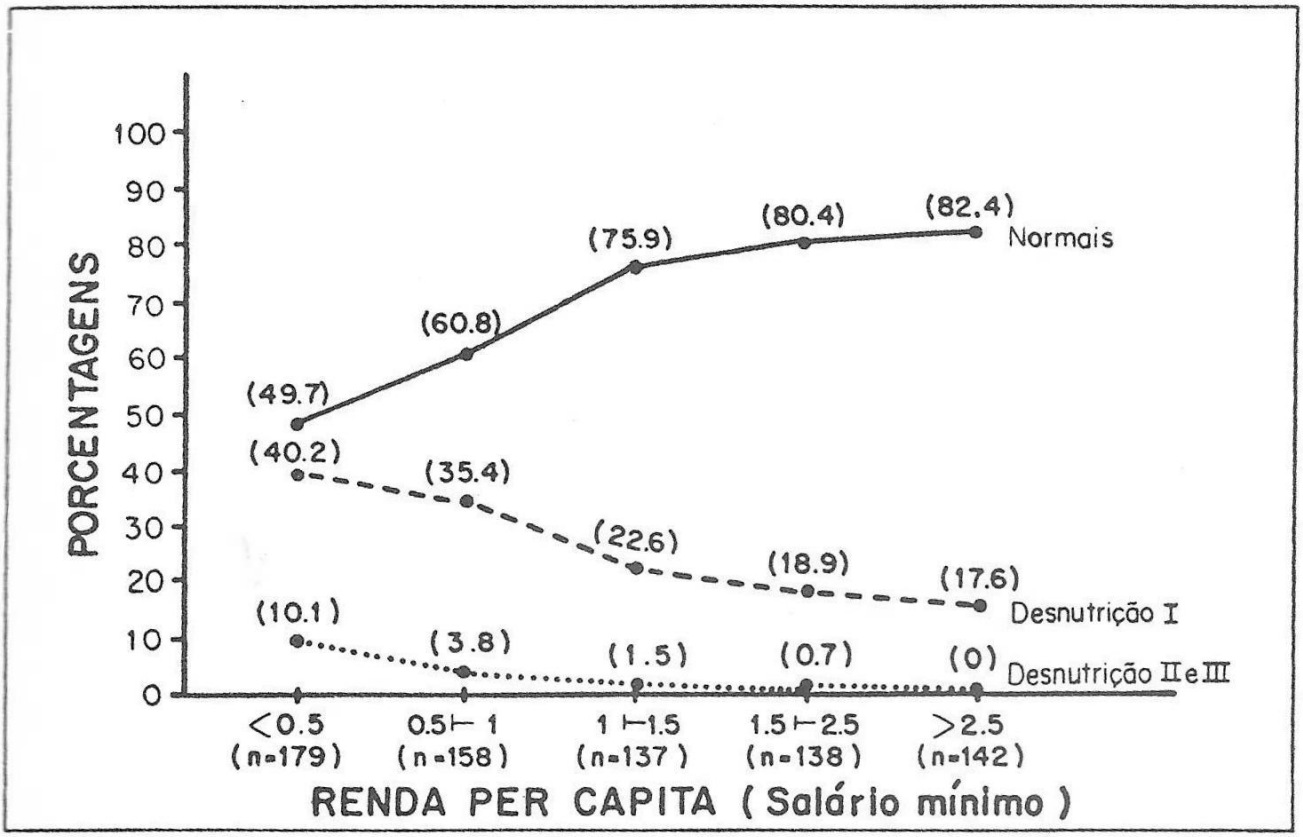


Figura 2 - Condições de nutrição em crianças, na cidade de São Paulo, segundo a renda per capita em salários mínimos. A figura foi retirada, com adaptação, de Monteiro (1979).

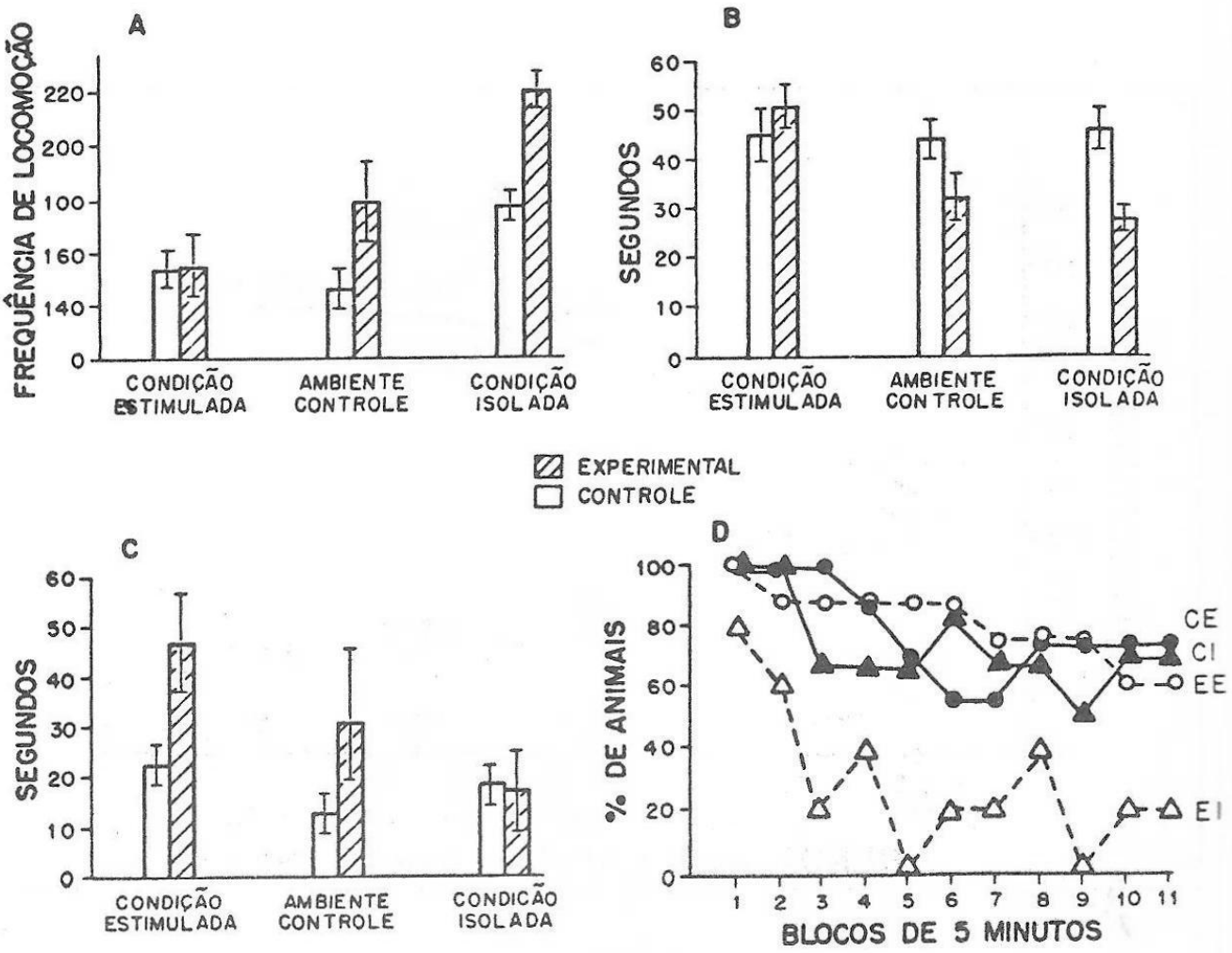


Figura 3 - Médias e desvio padrão das várias medidas comportamentais: A - Locomoção, B - Comportamento de seguir o outro, C - Resposta de luta. A resposta de exploração, (D) é expressa em porcentagens dos animais que entraram no ambiente novo em segmentos de 5 minutos da sessão. A figura foi retirada e adaptada de Levitsky e Barnes (1972).

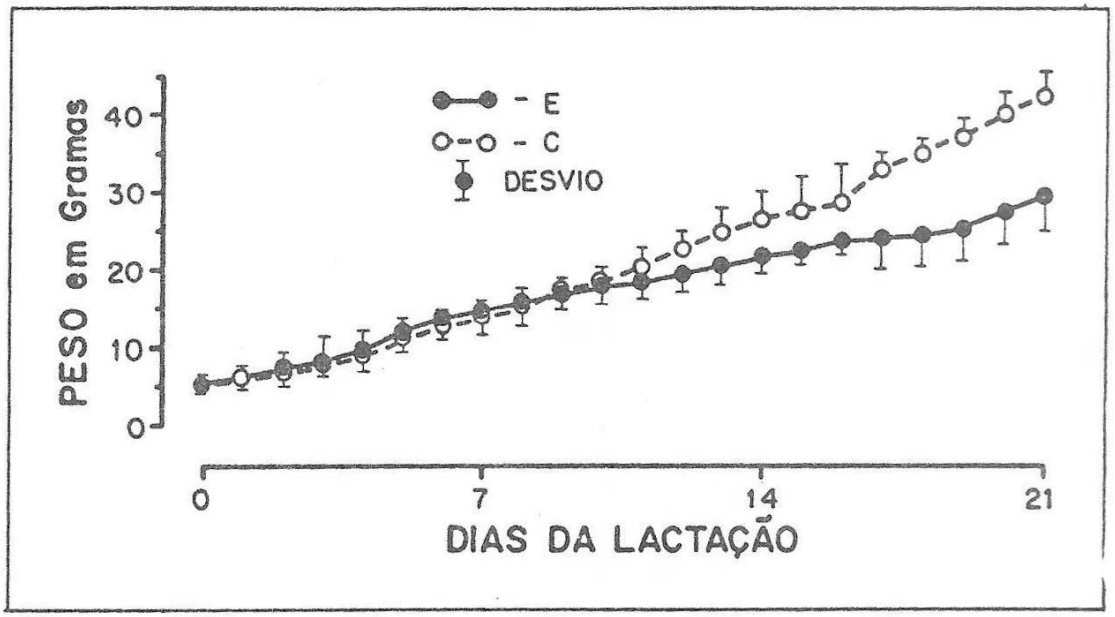


Figura 4 - Peso médio das ninhadas de animais desnutridos (D) e controles (C) com os respectivos desvios padrões, ao longo da lactação.

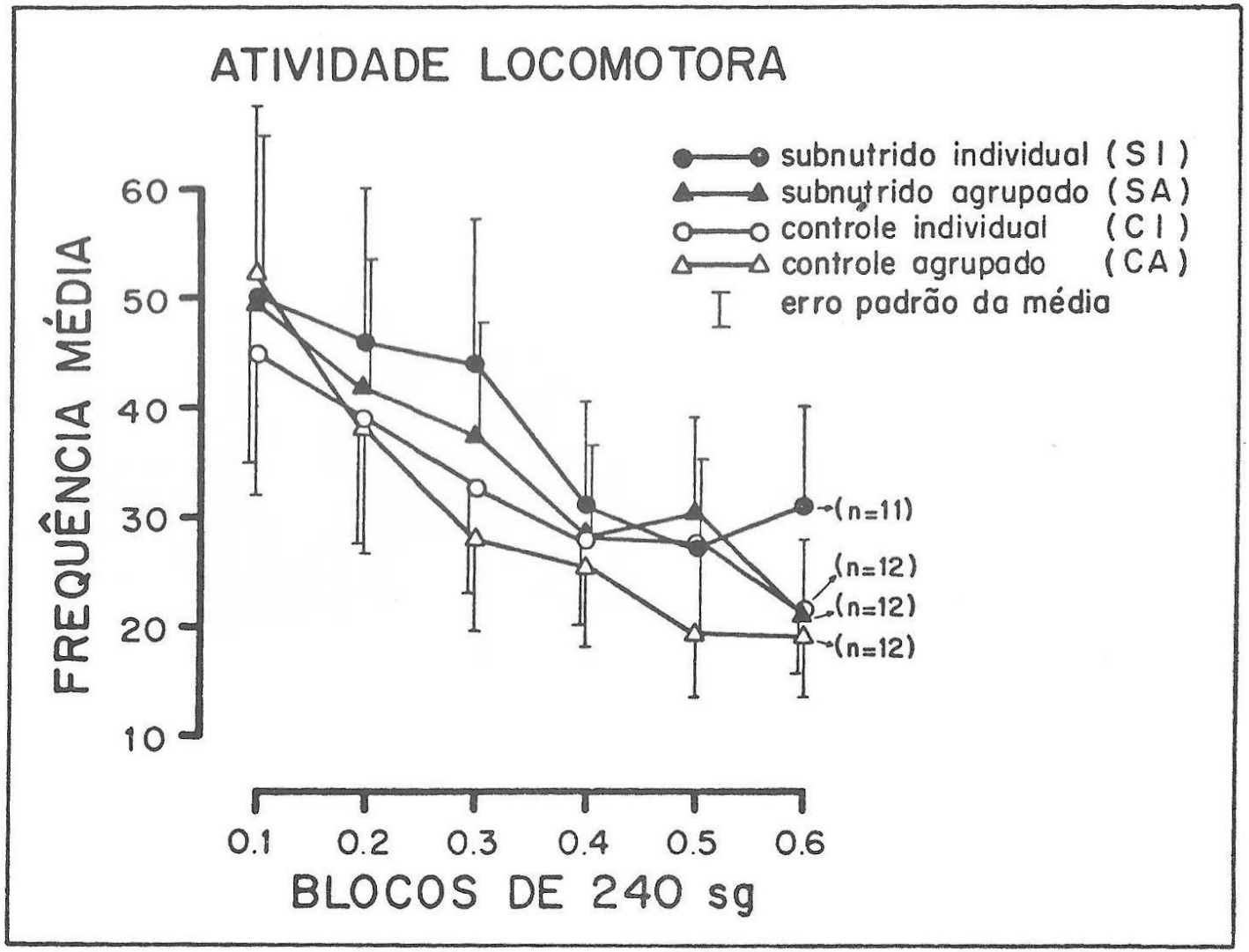


Figura 5 - Frequência de atividade locomotora na gaiola de atividade para os vários sub-grupos de animais. O traço vertical indica os desvios padrões em cada fase do teste. As diferenças entre os grupos não são significantes.

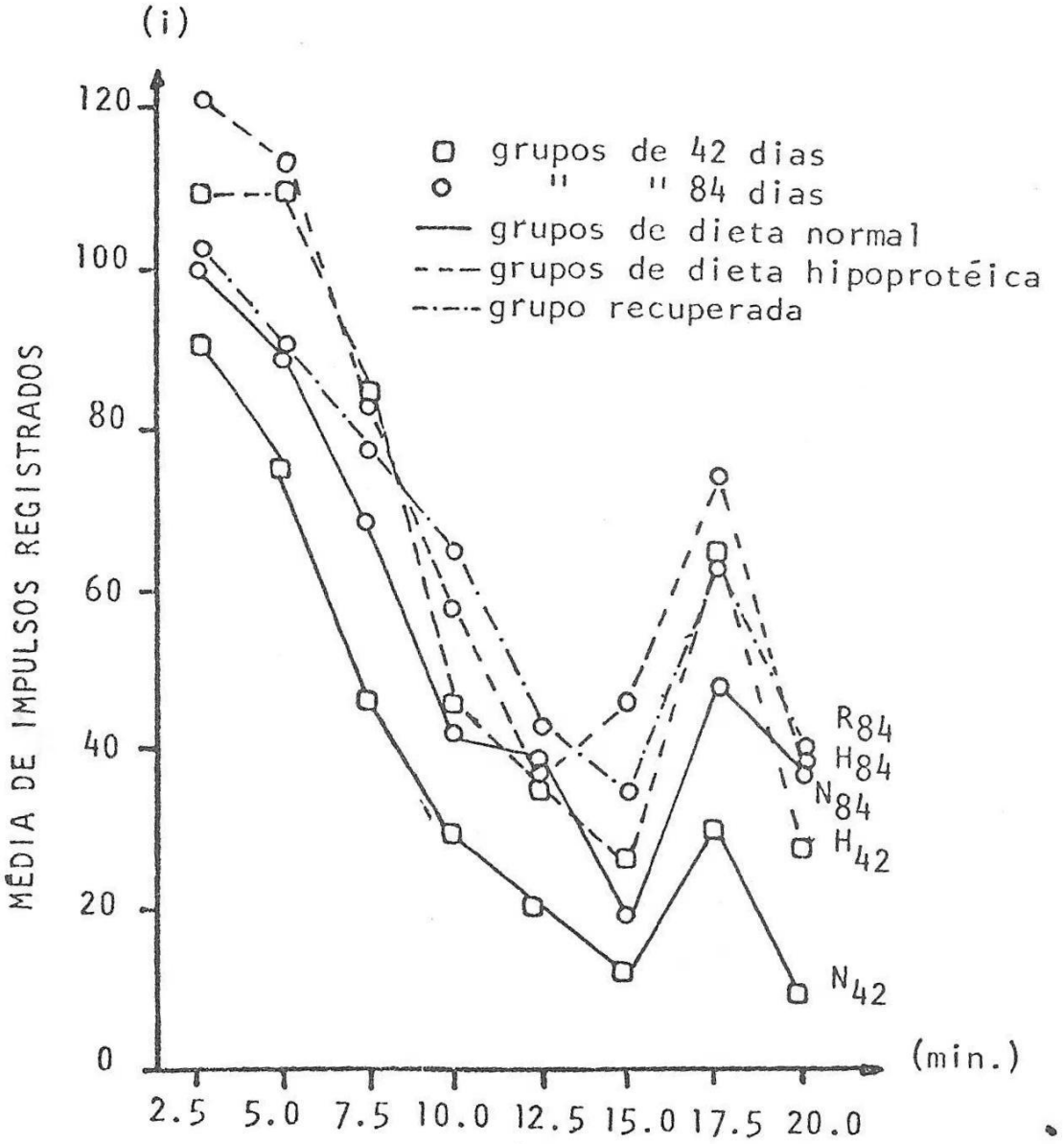


FIGURA 6 - Frequência de atividade locomotora na gaiola de atividade para os vários sub-grupos de animais que receberam dieta normoproteica (N_{42}) ou hipoproteica por 42 dias (H_{42}); dos animais que receberam estas dietas por 84 dias (N_{84} e H_{84}) e dos animais que até os 42 dias receberam dieta hipoproteica e depois foram recuperados (R_{84}).

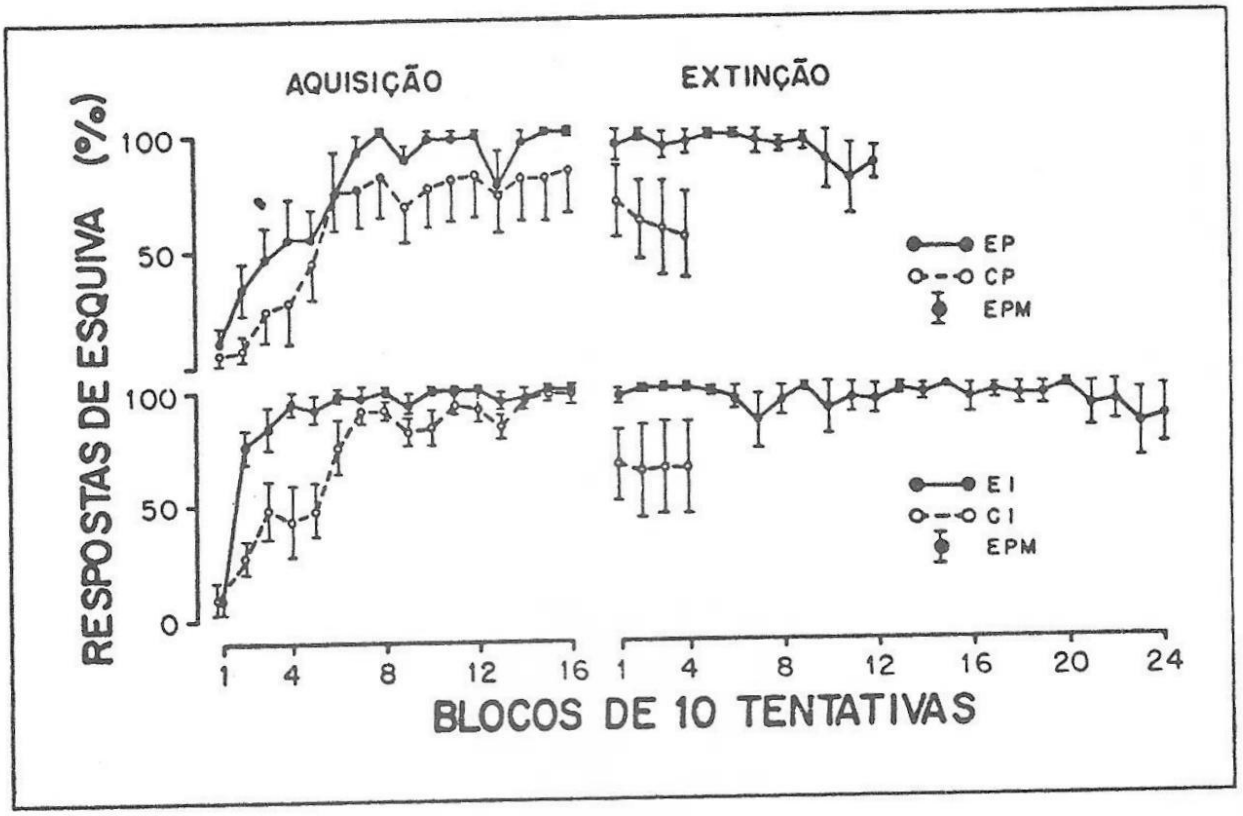


Figura 7 - Porcentagens de respostas de esquiva nas fases de aquisição e extinção, em blocos de 10 tentativas, para os grupos de animais que receberam 12% (D) ou 25% de caseína (C) e na fase de recuperação viveram aos pares (DP e CP) ou individualmente (DI e CI). Os traços verticais indicam o erro padrão da média.

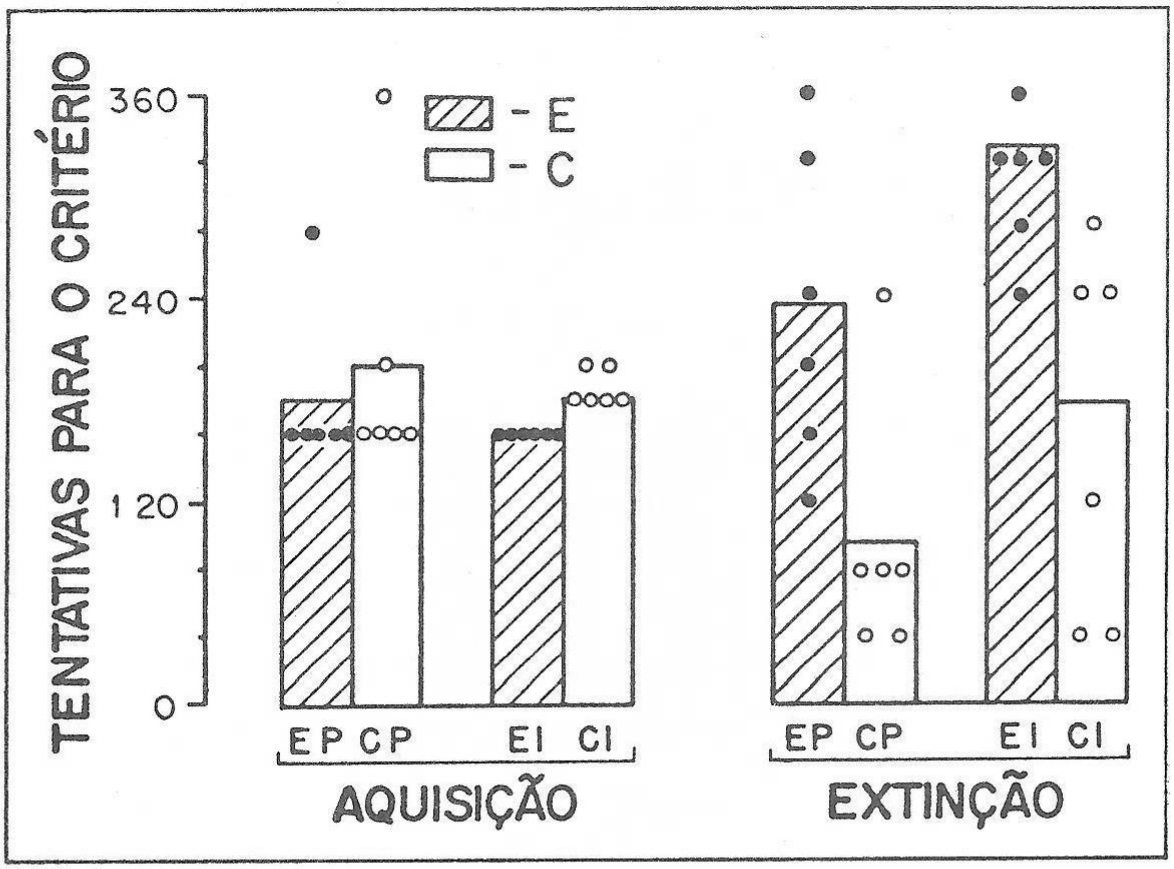


Figura 8 - Tentativas necessárias para atingir os critérios na fase de aquisição e extinção para os vários sub-grupos de animais. Os círculos indicam os dados de cada animal e as barras a média para os vários sub-grupos.

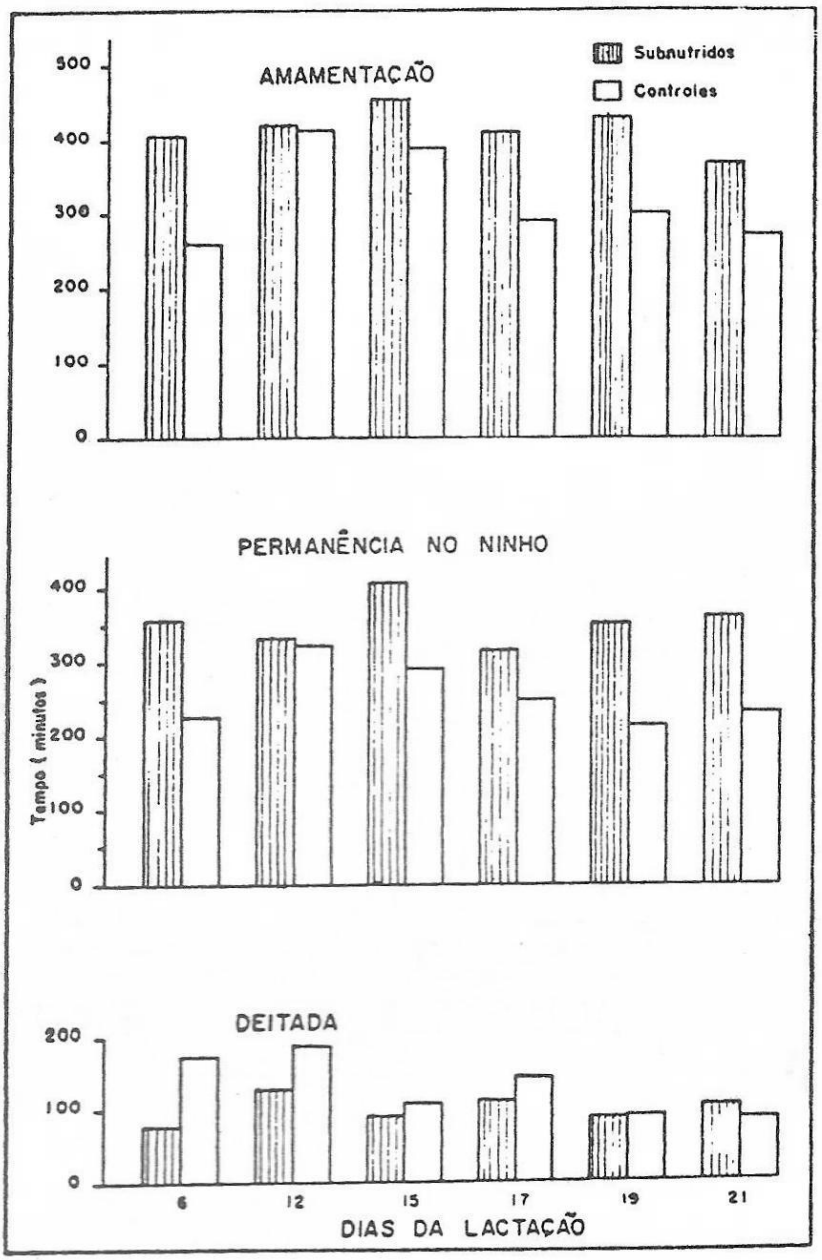


FIGURA 9 - Duração média da amamentação, permanência no ninho e fêmeas deitadas para os subnutridos (N = 4 barras tracejadas) e controles (N 1 4 barras vazias) nos vários dias da lactação em que foi feita a filmagem. Essa duração representa o tempo total de ocorrência destas categorias durante toda noite, obtida a partir da frequência acumulada de cada categoria, multiplicada por 12 segundos (intervalo entre quadros).

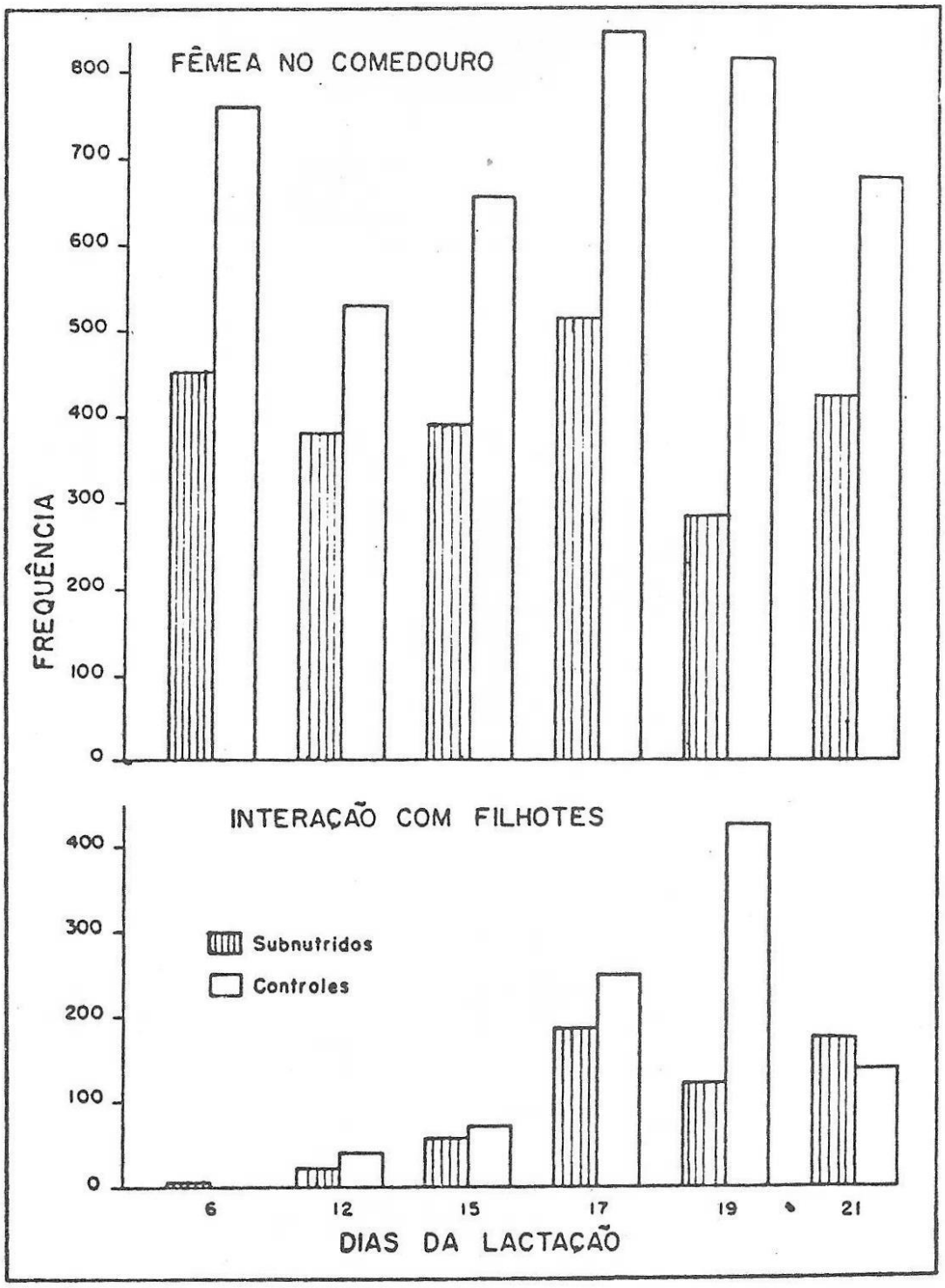


Figura 10 - Frequência média das categorias de ficar no comedouro e interações com os filhotes para as fêmeas subnutridas (N 1 4 barras traceja das) e controles (N = 4 barras vazias), du rante as noites nos vários dias de filmagem na lactação. Os valores da ordenada repre sentam o número total de vezes que cada ca tegoria de comportamento foi observada na análise dos filmes.

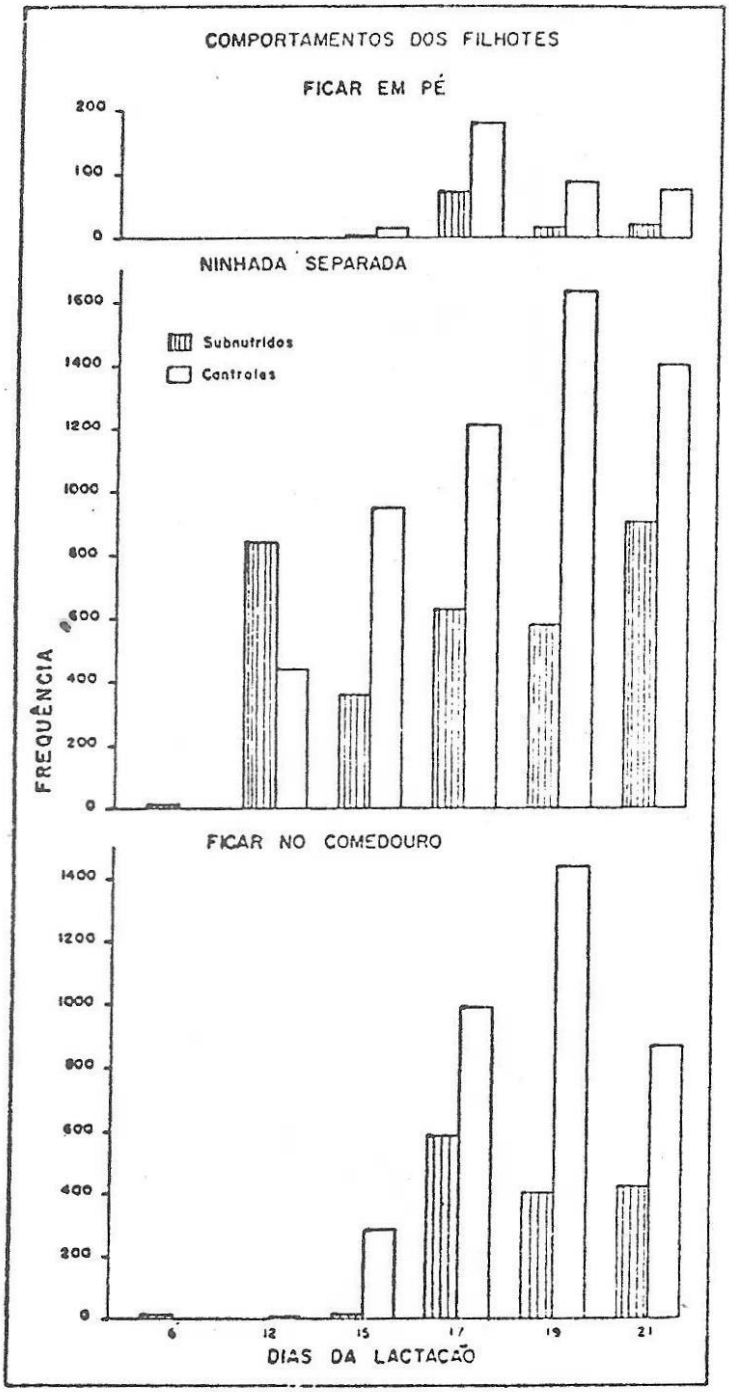


FIGURA 11 - Frequência média de comportamentos dos filhotes (ficar de pé, ninhada separada e ficar no comedouro), obtidas a partir do total de vezes em que as categorias foram observadas na análise dos filmes. Os valores da ordenada representam a média de quatro ninhadas subnutridas (barras tracejadas) e quatro controles (barras vazias).

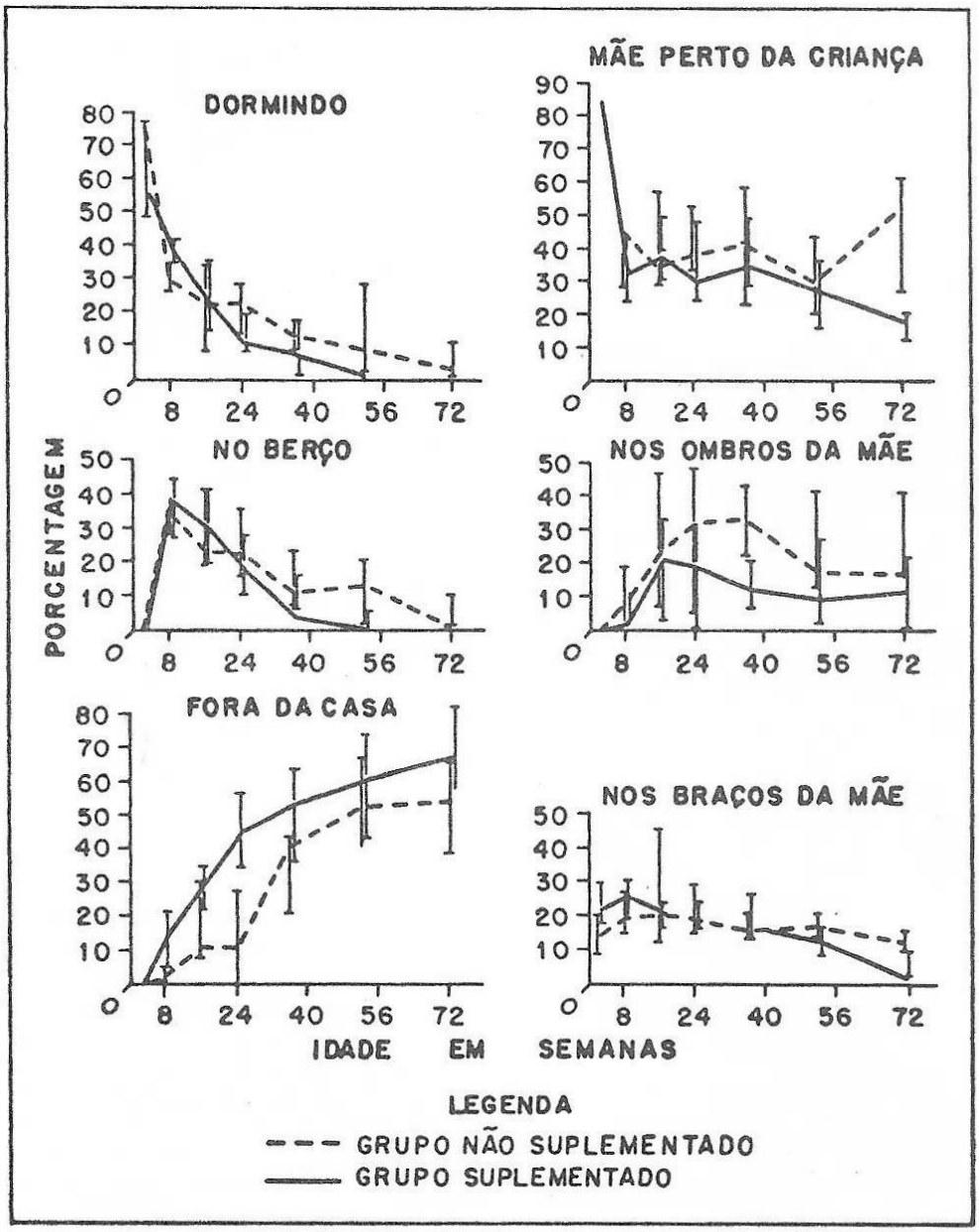


Figura 12 - Porcentagem do tempo em que a criança, suplementada ou não, foi vista em atividades (dentro e fora de casa) e interações com a mãe.

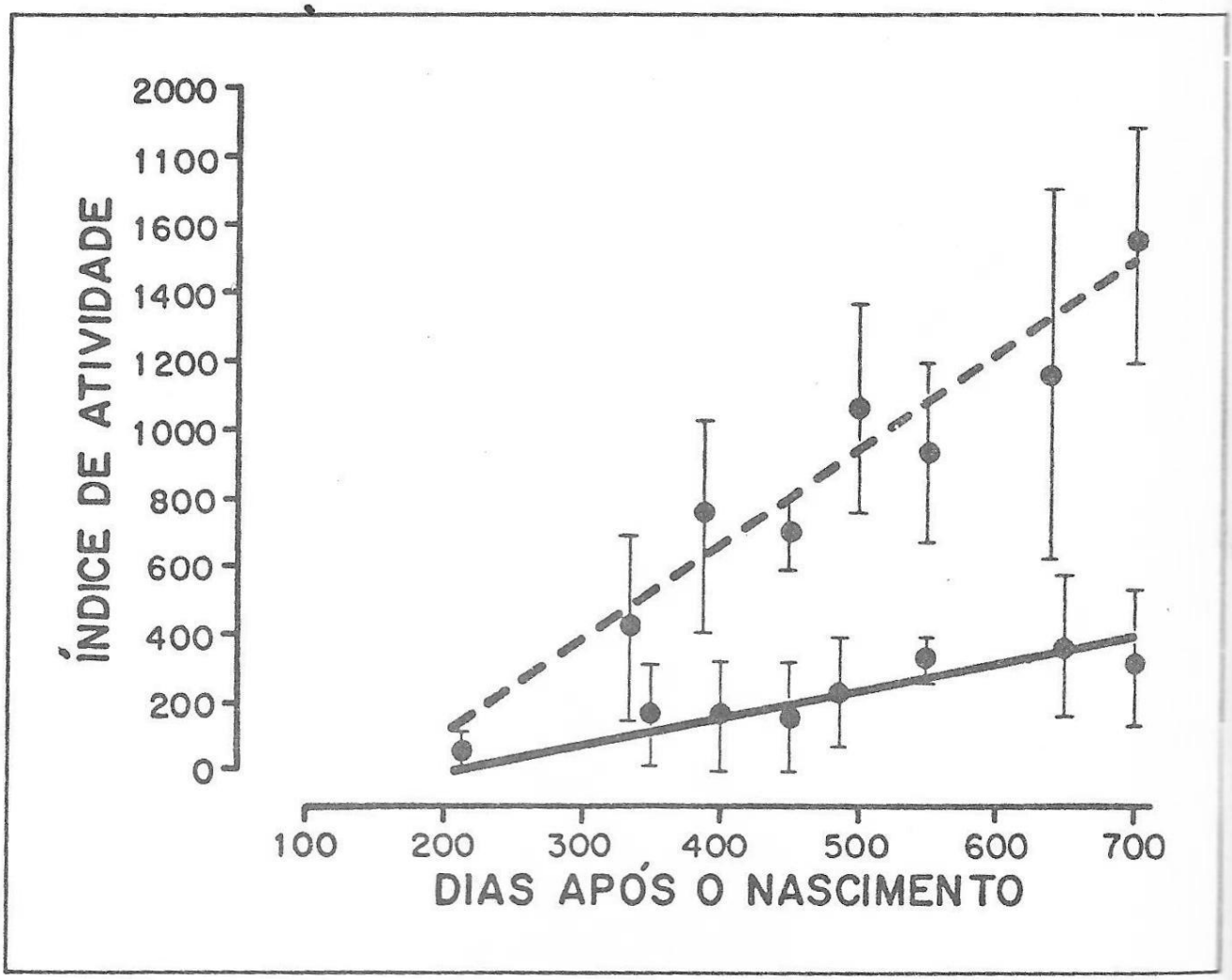


Figura 13 - Índice de atividade física (movimento por hora) nos vários dias após o nascimento nas crianças suplementadas e não suplementadas.

Referências Bibliográficas

ASSUMPÇÃO, M.E.T. e L.M. OLIVEIRA. Efeitos da subnutrição e da manipulação das condições de alojamento sobre o comportamento social de ratos adultos. Relatório de Pesquisa à FAPESP, 1981.

BARNES, R.H.; NEELY, C.S.; KWONG, F.; LABADAN, D.A. and FRANKOVA, S. Posnatal nutritional deprivation as determinants of adult behavior toward food, its composition and utilization, J. Nutrit. 96, 467-476, 1968.

BROZECK, J. Pobreza, desnutrição e comportamento, Cadernos de Pesquisas (Fundação Carlos Chagas) 29, 11-30, 1979.

CELEDON, J.M.; SANTANDER, M. and COLOMBO, M. Long-Term effects os early undernutrition and environmental stimulation on learning performance of adult rats, J. Nutrit. 109, 1880-1886, 1979.

CHAVES, A.C.; MARTINEZ, C. and YASHINE, T. Nutrition, Behavior, development and mother-child interactions in young rural children. Federation Proceed. 34(7), 1574-1582, 1975.

CNIRC, L. Effects of nutrittion and environment on brain, biochemestry and behavior, Developmental Psychobiol. 16(2): 129-145, 1983.

CRAVIOTO, J.C.; DELICARDIE, E.R.; and BIRCH, H.G. Nutrition, growth and neurovegetative development: an experimental and ecologic study. Pediatrics, 38 (supl) 319-372, 1966.

DOBBING, J.; PATH, M.R.C. and SMART, J.L. Vulnerability of developing brain and behavior, Brit. Med. Bull., 30, 164-168, 1974.

DOBBING, J. and WIDDOWSON, E.M. The effects of undernutrition and subsequent rehabilitation on myelination of rat brain, as measured by its composition, Brain, 88, 357, 1965.

GERWIRTZ, J.L. and BAER, D.M. The effects of a brief social deprivation on behaviors for social reinforcers. J. Abnormal and Social Psychology, 56, 49-56, 1958.

GOMEZ, F.; GALVAN, R.R.; FRIENCK, S.; CRAVIOTO MUÑOZ, J.; CHAVEZ, P. and VASQUEZ, J. Mortality in second and third degree malnutrition. J. Trop. Pediatrics, 2, 77-83, 1956.

HERTZIG, M.E.; BIRCH, H.G. ; RICHARDSON, S.A. and TZARD, J. Intellectual development of school children malnourished during the first year of life, Pediatrics, 49, 814-824, 1972.

KATZ, H.B.; and DAVIES, C.A. The separate and combined effects of early undernutrition and environmental complexity at dif

ferent ages on cerebral meadures in rats, Developmental Psychobiol. 16(1) 47-58, 1983.

KUGELMASS, I.N.; POULI, I.E. and SAMUEL, E.L. Nutrition improvement of child mentality, Amer. J. Med. Scien., 208, 603-642, 1944.

LATHAM, M.C. Growth of chieldren after malnutrition, Lancet, 1, 278-279, 1967.

LATHAM, M.C. Protein-Calorie Malnutrition in children and its relation to paychological development and behavior, Physiological Review, 54(3) : 541-565, 1974.

LEVINE, S. The effects of differential infantile stimulation on emotionality at weaning, Canadian J. Psychol, 13, 243-247, 1959.

LEVITSKY, D.A. and BARNES, R.H. Nutritional and environmental interactions in the behavioral development of the rat: long-term effects, Science, 176, 68-71, 1972.

LLOYD-STILL, D.J.; WOLFF, P.H.; HARWITZ, I. and SCHAWASCHMAN, H. Studies on intelectual development after severe malnutrition in infancy in cystic fibrosis and other intestinal lesions, Draft paper for Intern. Congres Nutrit., Mexico, 1972.

MASSARO, I.F.; LEVITSKY, D.A. and BARNES, R.H. Protein malnutrition in the rat: its effects on maternal behavior and pup development. Development Psychobiol, 7, 551-561, 1974.

MONTEIRO, C.A. Determinantes da desnutrição infantil no Vale do Ribeira, Cadernos de Pesquisas (Fund. Carlos Chagas), 29, 57-75, 1979.

OLIVEIRA, L.M. and ALMEIDA, S.S. Malnutrition and environment: Interaction effects in acquisiton and extinction of avoidance response in rats, Physiol and Behav. (in press).

ROZENZWEIG, M.R.; BENNET, E.L. and DIAMOND, M.C. Brain changes in response to experience, Scientific Amer. (February) 22-29, 1972.

SMART, J.L.; WHATSON, T.S. and DOBBING, J. Thresholds of response to eletric shock in previously undernourished rats, Brit. J. Nutrit. 34, 511-516, 1975.

STEIN, Z.; SUSSER, M.; SAENGER, G. and MAROLLA, F. Nutrition and mental performance, Science, 173, 708 713, 1972.

STOCH, M.B. and SMYTHE, P.M. Does undernutrition during infancy inhibit brain growth and subsequent intelectual development ? Arch. Disease Childhood, 38, 456-551, 1963.

SOARES, E.G. Efeitos da desnutrição proteico-calórica no siste

ma nervoso central de ratos: estudo ponderal, bioquímico e comportamental, tese de Mestrado apresentada na Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, 1982.

"STRESS" E COMPORTAMENTO

Ivaldo Melito*

Estado de "stress" ou simplesmente "stress", pode ser definido como alterações comportamentais e somáticas, apresentada pelo homem e por diferentes espécies animais, quando submetidos a condições adversas de origem externa ou interna tais como: administração de anestésicos, injeção de insulina, doenças infecciosas, ação de toxinas ou histamina, hemorragia, choques traumáticos, calor ou frio ambiental, exercício muscular,anóxia, dor, medo, ansiedade, nervosismo, frustação e fadiga dentre outros.

Assim é que existe uma correlação positiva entre experiências traumáticas, ansiedade e depressão com aumento da ingestão de alimentos (BRUCH, 1957 e 1973), sendo observado tanto em condições de vida normal (STUNKARD, 1955), que verificou em seus pacientes a chamada "síndrome da alimentação noturna",caracterizado por períodos de hiperfagia noturna acompanhada de anorexia matinal e que ocorria frequentemente em períodos de "stress", bem como em condições laboratoriais controladas, neste caso usando ratos como sujeitos experimentais.

O aumento de ingestão de alimentos sob condições de "stress" natural foi bem observada em animais. Neste caso o excesso alimentar estava frequentemente associado à luta e comportamento sexual, podendo ser consequência da ativação física induzida por estas atividades, como observado em pequenos pássaros (TINBERGEN, 1937; MAKKING, 1936), e em ratos do campo (MAKKING, 1936), onde períodos de intensa alimentação intercalavam-se a uma série de copulações.

Mas, muitas situações adversas podem resultar além de um aumento da ingestão de alimentos, também num aumento da atividade sexual, verificado em zebras, como após luta entre machos da mesma espécie (MAKKING, 1936 e TINBERGEN, 1951). Já, comportamento agressivo, verificado frequentemente em muitos estados de "stress", relaciona-se ao que parece, com a ativação dos outros comportamentos mencionados, funcionando como um gatilho, fenômeno estudado entre outras espécies no chipanzé que quando suprimidos de banana e atividade sexual mostraram quadro agressivo característico.

Por outro lado, numerosos trabalhos têm demonstrado o efeito de situações adversas sobre os níveis de muitos componentes endógenos orgânicos, como a descarga fisiológica de adrenalina na adrenal, como resultado imediato do estímulo nocivo, pioneiro estudo de CANNON (1929), variações dos níveis de

* Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - Campus de Jaboticabal - UNESP, Deptº de Morfologia e Fisiologia Animal.

ACTH (COONER et alii, 1971), pressão arterial (WILLIAMS e EICHELMAN, 1971), "turnover" de nor-adrenalina (STOLK et alii, 1974) e níveis de AMP cíclico (EICHELMAN et alii, 1976).

Recentemente, foram demonstrados também efeitos de caráter geral evocados por situações de "stress", como: tendência a um aumento de coagulação sanguínea e ativação compensatória da fibrinólise (ANDREENKO et alii, 1979), alterações do eletrocardiograma (SURAWICZ e SAITO, 1978), aumento da suscetibilidade a infecções do trato urinário (RAMPY et alii, 1977), formação de úlceras (SZELENGI e THIMER, 1978; HAYDEN et alii, 1978 e CHO e OGLE, 1978), lesões pulmonares (COLGRAVE et alii, 1979), além da sugestão de que o sistema opióide endógeno esteja envolvido na ativação comportamental e adaptação ao "stress" (AMIR et alii, 1979).

Um outro aspecto importante para a avaliação do estado de "stress" como um todo é a forma como ele é experimentalmente obtido. Dentre outros os mais utilizados são o método do "tail pinch" descrito por CHIN e FISCHER (1975), e que consiste basicamente uma situação de desconforto causado pela dor que se sucede a aplicação de pressão sobre a cauda de ratos, o da privação de alimento (BODNAR et alii, 1978) e choque elétrico (CONNER e VERNIKOS-DANELLIS, 1971; WILLIAMS e EICHELMAN, 1971; STOLK et alii, 1974 e EICHELMAN et alii, 1976), este último um dos mais utilizados porque geralmente associa um estímulo adverso com a não possibilidade de fuga e a não previsibilidade, levando ao desenvolvimento de estado de "stress" marcante e facilmente reproduzível.

A utilização em nossos experimentos do choque elétrico como modelo experimental de indução de "stress", aplicado com pequena intensidade, porém, de forma continuada, demonstrou que animais a ele submetidos embora apresentem-se em condições normais, mostram alterações sensíveis em diversos parâmetros físicos e bioquímicos de urina e sangue. Estes dados sugerem que experimentos realizados sob condições de "stress", mesmo aqueles de menor intensidade podem alterar sensivelmente o padrão de respostas experimentais.

Assim, estímulos aversivos de origem externa podem mudar não só o comportamento das diferentes espécies animais, mas, também, influir de forma viável com o estímulo nos diferentes parâmetros fisiológicos.

Bibliografia

AMIR, S.; SALOMON, M.; AMITIZ, . The effect of acute chronic naloxone administration on motor activation in the rat. Neuropharmacology, 18(2): 171-173, 1979.

ANDREENKO, G.V.; PACHENKO, V.M.; LISINA, A.; NANDLYUTOVA, L. V.

Caracteristics of the indices of blood coagulation system and fibrinolysis in the preclinical stage of ischemic heart. Kardiologiya, 18(10): 57-60, 1979.

BODNAR, R.J.; KELLY, D.D.; BRUTUS, M.; MANSOUR, A.; GLUSMAN, M. 2-Deoxy-D-glucose induced decrement in operant and reflex pain thresholds. Pharmacol. Biochem. Behav., 9(4): 543 - 549, 1978.

BRUCH, H. The importance of Overweight, New York, Norton, Basic Books, 1957.

BRUCH, H. The Eating Disoders. New York, Basic Books, 1973.

CANNON, W.B. Organization for physiological homeostasis. Physiol. Rev., 9: 399-431, 1929.

CHO, C.H. & OGLE, C.W. A correlative study of the antiulcer effects of zinc sulfate in stressed rats. Eur. Pharmacol. 48(1): 95-105, 1978.

COLGRAVE, H.F.; BROWN, R.F.; COX, R.A. Ultrastructure of rat lungs following exposure to aerosols of dibenzoxapine (R). Br. J. Exp. Pathol., 60(2): 130-141, 1979.

CONNER, L.; VERNIKOS-DANELLIS, J.; LEVINE, S. Effects of stress in the ACTH releasing. Nature, 234:564, 1971.

EICHELMAN, E.; ORENBERG, E.; SEAGRAVES, E.; BARCHAS, J. Influence of social setting on the induction of brain cyclic AMP in response to electrick shock in rats. Nature, 263: 433, 1976.

HAYDEN. L.J.; THOMAS, G.; WEST, G.B. Inhibitors of gastric lesions in the rat. J. Pharm. Pharmacol., 30(4): 244-246, 1978.

MAKKING, G.F. (1936) Apud TIMBERG, N. The study of instinct. Oxford, Claredon Press, 1951. p. 51.

RAMPY, L.W.; LEONG, B.K.J.; JERSEY, G.C.; QUAST, J.F.; KALMINS, R.V.; KEYES, D.G.; KOCIBA, R.J. A long term inhalation toxicity and carcigenicity study of vinyl benzyl chloride in rats and mice. In: 80th 1977. Proceedings. p. 334.

STOLK, R.L.; CONNER, R.M.; LEVINE, S.; BARCHAS, J.J. Brain norepinephrine metabolism and shock, induced fighting behavior in rats: Differential effects of schock and fighting on the neurochemical response to a common footschock stimulus. Pharmacol. Exp. Therp., 190: 193, 1974.

STUNKARD, A.J. The night-eating syndrome. Am. J. Med., 19: 78, 1955.

SZELENZI, I. & THIEMER, K. Distenction ulcer as a model for testing of drugs for ulcerogenic side effects. Arch. Toxicol., 41(1): 99-105, 1978.

TINBERG, N. The study of instint. Oxford, Claredon Press, 1951.

TINBERG, N. (1937) Apud TINBERG, N. The study of instinct. Oxford, Claredon Press, 1951, p. 48.

WILLIAMS, R.B. & EICHELMAN, B. Social setting: Influence on the physiological response to eletric shock in the rat. Science, 174: 613, 1971.

MESA REDONDA

"Metodologias Especiais Utilizadas
nas Observações do Comportamento
Animal"

Coordenador: *Dr. Renato M.E. Sabattini*

Participantes: *Dr. Cesar Ades*
Dr. Silvio Morato de Carvalho
Dr. Werner Robert Schimdek

INDICADORES INDIRETOS NO ESTUDO DO COMPORTAMENTO

César Ades*

> "Nada pode, é certo, substituir a apreensão direta do comportamento; mas se é ilegítimo e perigoso avaliar o comportamento a partir de seus resultados, a atividade de fabricação a partir do produto fabricado, também é ilegítimo empreender o estudo de um comportamento sem o conhecimento prévio de seus resultados".
>
> A.TILQUIN (1942)

Defendidas incialmente pelos etólogos, a observação e a descrição do comportamento conquistaram o merecido destaque entre as técnicas de estudo das ciências comportamentais. São largamento usadas, não apenas em contextos naturais - quando se trata de estabelecer as respostas típicas de espécies pouco conhecidas, ou quando importa entender seu ajustamento ao habitat e suas interações sociais - como nas condições mais protegidas do laboratório.

Esta expansão não deixou de ser acompanhada por um aumento na sofisticação dos registros e das análises estatísticas. O vídeo-teipe e o micro-computador já não constituem novidade, entre os equipamentos através dos quais o estudioso pretende ampliar o poder de sua abordagem, descendo ao nível do pormenor, estabelecendo complexas taxonomias e extraindo as regras da organização seqüencial.

RESUMO

As técnicas de observação e descrição, cujo papel na ciência do comportamento é de primeira importância, refinam-se a partir da observação informal, fonte de idéias e questionamentos; e integram-se à manipulação de condições, própria da intenção experimental. Elas podem ser complementadas pelo uso de indicadores indiretos, que são as marcas ambientais duradouras deixadas pelas respostas dos animais. A viabilidade do uso destes indicadores se prende a uma compreensão de sua relação com os comportamentos originadores e ao estabelecimento de correspondências confiáveis. Tornam-se peças relevantes na pesquisa quando a atividade do animal torna difícil ou complexa a observação

---

* Deptº de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia - USP - São Paulo, SP.

direta, e quando o problema pesquisado se presta a uma abordagem seletiva. Os indicadores indiretos podem ser apenas produtos acidentais do comportamento ou, ao contrário, representar uma modificação ambiental que atua, em forma de retroalimentação, sobre o comportamento. Sua análise pode, neste último caso, servir de fonte eventual de sugestões para a observação. De maneira geral, os indicadores indiretos desempenham, na explicação do comportamento, funções semelhantes às dos termos descritivos diretos.

No presente artigo, não abordarei estes aspectos mais técnicos e especializados. Contentar-me-ei em tecer considerações sobre alguns aspectos gerais da estratégia de observar e, principalmente, em discutir um aspecto que não tem recebido atenção teórica, embora corriqueiro: o dos meios indiretos de se avaliar o comportamento. Pretendo mostrar que, dependendo do contexto, as modificações ambientais produzidas por um animal - as marcas que sobram quando cessou ou mudou de rumo a atividade - constituem indícios válidos a serem integrados a formas mais diretas de observação.

A observação informal como matriz de idéias e problemas

A ênfase atual sobre a quantificação do dado de observação poderia mascarar a necessidade de um componente informal de contacto com o animal. A este componente se aplica bem a caracterização etológica clássica do olhar curioso, sem fortes hipóteses ou interesses teóricos, um olhar preocupado mais em assimilar a novidade eventual do que em impor controles ou provar.

É evidente que não existe abordagem totalmente desprovida de pressuposições, abordagem que não contenha, pelo menos em germe, uma expectativa a respeito de como se associam e integram os fenômenos. Não há porque negar que o etólogo ou psicólogo que observa, observa dentro de um quadro de referência. A liberdade dentro da qual se situa sua abordagem é, contudo, muito maior do que a que existe numa pesquisa focalizada. Na observação informal, é o próprio fenômeno que, muitas vezes, fornece as dicas sobre a direção a ser seguida.

É de acordo com esta perspectiva que se deve entender a afirmação de Lorenz (1935), num de seus primeiros artigos, segundo a qual todos os dados em que se baseava sua investigação decorriam de "observações casuais". O "casual" qualifica uma observação em que se deixa aos determinantes não programados uma chance de influenciarem o comportamento. Tinbergen (1972), um naturalista curioso, se refere, na mesma veia, ao "watching and wondering" (olhar e perguntar-se), postura segundo ele primordial.

A observação informal fornece um conhecimento inicial que serve de base para a colocação de uma série de dúvidas sobre como os desempenhos do animal chegam a se tornar o que são.

O caso particular gera inferências sobre possíveis processos gerais. A observação (casual) por Beatty (1951) de um chimpanzé quebrando a casca de uma semente numa rocha com função de bigorna, graças a uma espécie de martelo de pedra, ao mesmo tempo em que nos informa acerca das capacidades manipulativas do primata, nos deixa curiosos quanto às origens deste comportamento, aos fatores que nele influem e quanto à sua inserção nas estratégias adaptativas da espécie.

A relação bidirecional entre observar e experimentar

A relevância de uma descrição - sem grandes compromissos teóricos - dos episódios de comportamento, tais como surgem no ambiente natural, fez com que os etólogos a considerassem como o ponto de partida necessário para qualquer investigação, em antecedência à tentativa experimental de restringir e controlar. Lorenz (1935) é taxativo a este respeito: "É essencial passar por um período extenso de observação geral antes de realizar experimentos" (p. 111) e "um experimento realizado sem conhecimento dos padrões comportamentais naturais não tem, na maioria dos casos, valor algum" (p. 110).

É importante, contudo, situar corretamente a proposta de "observar e experimentar depois" para que ela não leve a um estreitamento de enfoque. Ela se justifica como lembrete ao efeito experimentalista que investe toda a energia no estudo de um fenômeno parcial, espécie de "modelo" através do qual espera reencontrar os princípios que regem uma classe extensa de fenômenos, lembrete de que são muitas as facetas da atividade do animal e de que pode ser pouco frutífero encaminhar a análise sem uma compreensão, por parcial que seja, das relações entre esta atividade e aspectos do ambiente natural.

Mas ela não significa em absoluto que não possa haver coexistência ou integração entre a observação enquanto observação e uma intervenção planejada. Nos primeiros estágios do estudo, uma modificação do ambiente pode (1) proporcionar condições melhores para o surgimento de seqüências comportamentais, previstas ou não; (2) fornecer respostas parciais às dúvidas surgidas durante o contacto prévio. Posso esperar por longo tempo que, numa trilha de formigas, surja o rebuliço que marca a reação das operárias ao perigo. Mas, se eu esmagar uma delas na própria trilha (uma intervenção drástica, convenhamos), terei criado uma oportunidade ímpar para observar desorientações, quedas, empinamentos, e os outros aspectos mais complexos e intrigantes de que fala Cunha (1980).

Poder-se-ia argüir que intervenções deste tipo não constituem experimentação, pelo menos a experimentação de que falam os manuais, centrada numa predição estrita, como hipótese nula e hipótese alternativas. Não importa. Basta, para que se sus-

tente o argumento, que se conceda não haver nada que force o estudioso a permanecer passivo durante a observação, que se aceite haver compatibilidade ou até afinidade entre olhar e modificar para olhar melhor.

Mesmo em estágio mais adiantados, quando a pesquisa se estrutura e afunila, o recurso à observação pode enriquecer o aporte empírico e conceitual dos experimentos (Ades, 1976).

Observação e experimentação podem manter-se num relacionamento de equilibração mútua, dentro de estratégia em que sejam dosados - de acordo com o problema específico abordado - o recurso ao controle e ao afunilamento de condições e o aproveitamento da riqueza de pormenores comportamentais. "Olhando para este conjunto de pequenas investigações numa variedade de fenômenos e de problemas", escreve Tinbergen (1972), "tenho a temeridade de acreditar que demonstram o quanto pode ser frutífero o vai-e-vem entre observação e experimentação" (p. 20).

O uso de indicadores indiretos

Uma primeira maneira de efetuar a descrição do comportamento - segundo a distinção, um tanto simplificada, mas útil, de Hinde (1972) - consiste em ater-se basicamente ao aspecto da resposta enquanto modificação do organismo. Ela envolve em última instância "uma referência à forma, grau e padronização de contrações musculares (ou à atividade glandular, ou a mudanças em qualquer outra propriedade fisiológica)" (p. 10).

A resposta ou postura ou aparência representa um estado do organismo, recortado, dentro de uma seqüência ininterrupta, a partir das diferenças que manifesta em relação a outros estados e especialmente, como nota Cunha (1976), em relação aos estado imediatamente antecedentes. Para este recorte, põe-se entre parênteses o ambiente no qual os atos se inserem e se concretizam.

A segunda maneira, ao contrário, usa como critério a conseqüência do comportamento sobre o meio. O foco se inverte, recai sobre os efeitos da ação, refere-se a todas as respostas que levam ao mesmo resultado: "apanhar material de ninho", "pressionar a barra", "aproximar-se", são os exemplos que Hinde oferece.

A descrição pela conseqüência, por ser indireta, gera incerteza: a mesma conseqüência ambiental pode ser gerada por respostas de formas diferentes. O deslocamento de cima para baixo do eixo de uma alavanca que define a "resposta" de pressão à barra pode ser produto de uma série de movimentos distintos por parte de um roedor (pressionar com uma ou duas patas, com o focinho, etc.). Esta relação muitos-para-um (muitas respostas são potencialmente capazes de gerar a mesma mudança ambiental) é que levou Tolman a dar ênfase ao desempenho "molar" do organismo e

Skinner a propor a idéia de que classes de operantes é que seriam submetidas à influência dos reforçadores.

Uma das funções da conseqüência ambiental é servir de elemento referencial em relação ao qual uma descrição direta do comportamento é efetuada. Quando, por exemplo, descrevo uma resposta de "forrageio" do sagüi *Callithrix jacchus*, dizendo que o animal morde e arranca pedaços da casca de uma árvore gomosa, faço uso de uma linguagem dupla, em que intervêm critérios formais ("morder") e dicas acerca da conseqüência ou, de maneira mais ampla, da circunstância ("casca", etc.).

A conseqüência ambiental também pode ser tomada como indicador indireto da ocorrência ou das características de um comportamento depois de emitido e mesmo na ausência do organismo emissor. Assim, as pequenas cavidades na casca da árvore me dão informação sobre visitas ingestivas passadas de *C. jacchus*, mesmo que o animal, no momento da observação, esteja longe.

Na análise que segue, focalizarei principalmente o aproveitamento - dentro do fazer etológico - de indicadores indiretos, ou seja, dos produtos duradouros da atividade dos animais.

Críticas básicas ao uso de indicadores indiretos

Uma primeira crítica é a de que o emprego de "marcas ambientais" não elimina de todo a incerteza acerca do comportamento que ele visa caracterizar. Um talho na casca da árvore gomosa fornece uma indicação muito segura da passagem de um sagüi e garante que houve ingestão, ou tentativa de ingestão. Contudo, por não ser suficientemente "discriminativo", não permite dizer com precisão como o animal efetuou o corte: se de cabeça para cima, ou para o lado; se em movimentos bucais contínuos ou entrecortados de pausas; se sozinho ou com outros indivíduos do bando, etc. A marca se refere apenas a uma parcela das respostas originalmente emitidas. talvez não a mais relevante.

A crítica também se aplica ao uso de certos dispositivos automáticos (mecânicos ou eletrônicos), bastante cômodos do ponto de vista do tempo e esforço do experimentador, para a obtenção de registros indiretos de aspectos do comportamento como nível de atividade "geral", deslocamento no espaço, freqüência de respostas manipulativas, etc. Há uma perda de uma especificação que pode ser crucial do ponto de vista teórico (Ades, 1976).

Uma segunda crítica se situa em nível epistemológico mais profundo: ao usar a conseqüência do comportamento como critério, não estaria o estudioso confundindo duas instâncias, a da resposta enquanto resposta e a das condições ambientais que nela influem; a do fenômeno a ser descrito e a dos fatores que o produzem e mantêm?

Penso que, embora críticas desta natureza devam ser

levadas em conta, elas não invalidam de modo algum - no plano geral - o recurso aos indicadores indiretos. Elas somente ganham peso numa abordagem em que estes sejam tomados: (1) sem uma consideração crítica de sua relação ao comportamento concreto; (2) sem a consciência de que desempenham um papel provisório e de que não eximem de uma análise causal mais aprofundada.

O indicador indireto, avaliada sua margem de aplicabilidade, surge como complemento viável para outras formas de registro.

A relação entre indicador indireto e comportamento

É essencial considerar a relação entre a conseqüência ambiental e o comportamento que lhe dá origem, isto é, entrar numa análise de validade. É fácil mostrar que a relação não está necessariamente eivada de incerteza e que a função indicadora pode sofrer aperfeiçoamento, como no caso de qualquer medida.

Tomemos uma série de respostas, ou aspectos comportamentais, R_1, R_2, ..., R_n e uma série de conseqüências ambientais C_1, C_2, ..., C_n, de tal maneira que a cada R específica exista uma C específica. Pode-se também, em princípio, tornar biunívoco o relacionamento, suponho que para cada C corresponda uma e única R. Neste caso ideal, é óbvio que o registro da conseqüência chega a ser tão preciso e informativo quanto o do próprio comportamento.

A incerteza aumenta quando (1) uma dada C pode ser produzida por várias Rs distintas e de ocorrência independente; (2) uma C resulta de um conjunto integrado de Rs que ocorrem em seqüência ou concomitância, de maneira a tornar difícil uma avaliação da contribuição de cada R para a conseqüência final; (3) existem, além de R_1, resposta associada de maneira não ambígüa a C_1, outras Rs que interessam ao investigador mas não têm efeito ambiental registrável.

Importa lembrar que instâncias análogas de incerteza podem ocorrer em plena observação direta, dependendo da maneira como forem usadas as categorias descritivas. Os Rótulos como "limpeza", "locomoção", etc. são muitas vezes simplificadores, referem-se a aspectos comuns de uma série de respostas que a análise mais pormenorizada distinguiria.

Importa também ressaltar que a validade do indicador indireto (isto é, seu valor preditivo em relação às categorias comportamentais que lhe correspondem) pode ser aperfeiçoada: (1) descrevendo-se de maneira mais precisa a conseqüência ambiental, melhorando seu poder "discriminativo"; (2) realizando-se estudos de "calibração", estudos em que as Rs e as Cs sejam conjuntamente registradas de modo a poder estabelecer que C corresponde a cada R específica ou, pelo menos, que Rs podem (ou não podem) ser adequadamente representadas pela sua conseqüência.

Motivos pragmáticos

Argüir-se-á que há limites a este aperfeiçoamento do indicador indireto, que a conseqüência no mais das vezes se apresenta como versão mais simples dos eventos comportamentais originadores. Mesmo assim, cabe oferecer argumentos pragmáticos a favor de se utilizar indicadores indiretos.

(1) Nem sempre os hábitos e a ecologia de um animal se prestam a uma observação direta, contínua ou esporádica. Há animais que fogem, se escondem, passam boa parte do tempo em galerias subterrâneas, emitem os aspectos mais relevantes de sua atividade no escuro, etc. Indícios indiretos ajudam a especificar um setor de seu comportamento, às vezes representam o único acesso a ele.

Mesmo desempenhos viáveis em ambiente de laboratório podem, pela sua complexidade (um exemplo, a ser retomado mais adiante, seria o comportamento de construir teias), pela sua duração, pela sua localização temporal no ciclo diurno/noturno, tornar difícil ou dispendioso o registro direto.

(2) Nem todos os estudos comportamentais requerem ou justificam um registro exaustivo, uma atenção às mínimas minúcias do desempenho. A seletividade, em relação aos indícios vários disponíveis, constitui uma maneira de "otimizar" a pesquisa, centrando-a nos fenômenos que mais têm a ver com a pergunta experimental.

Cabe selecionar um comportamento específico - recolhimento dos ovos na gaivota *Larus ridibundus*, ventilação do ninho no esgana-gata *Gasterosteus aculeatus*, ou qualquer outro que se queira - para registro, se a hipótese posta a prova tem a ver, com o nível de emissão ou outras características daquela resposta. Pode-se, de forma tão justificável, escolher um indicador indireto que seja entendido como conveniente. Em ambos os casos, as vantagens e desvantagens serão as de qualquer abordagem seletiva.

A relação causal entre determinados comportamentos e a marca que deixam no ambiente abre a possibilidade de, a partir desta, inferir as características daqueles. Não há, ou não deveria haver, confusão epistemológica, na passagem, entre o plano descritivo e o causal. Ao contrário, é a própria suposição de ligação causal que garante a validade do uso dos indicadores indiretos.

O rastro da raposa: uma consequência acidental do comportamento.

Um exemplo clássico do uso de indicadores comportamentais indiretos encontra-se no estudo de Tinbergen e colegas

sobre o armazenamento de ovos da gaivota *Larus ridibundus* pela raposa *Vulpes vulpes* (Tinbergen, 1972).

Em suas observações de colônias de gaivotas, instaladas nas dunas de Cumberland, Tinbergen e colaboradores raramente tinham a oportunidade de topar com uma raposa em plena atividade predatória. Contudo, os rastros na areia constituiam um registro fiel, fácil de ser lido à luz dos primeiros raios de sol. A partir de uma interpretação destes rastros e dos restos de animais ou ovos predados, Tinbergen e seus colegas puderam reconstituir um caso muito interessante de armazenamento com recolhimento retardado.

De março até julho, isto é, até a época de migração das gaivotas, as raposas atacavam as colônias, matando uma quantidade enorme de pássaros, bem acima de sua capacidade de consumo. Armazenavam ovos em locais diversos, dentro de um padrão de "armazenamento espalhado" (scatter hoarding), cavando com as patas e recobrindo depois com movimentos do focinho. Na areia, podia ser vista a marca característica dos pelos do focinho na região do esconderijo.

Curiosamente, não havia indicação de que as raposas recuperassem logo o alimento escondido. Descobriu-se que elas somente voltavam aos locais de armazenamento depois da partida das gaivotas. Só lançavam mão dos estoques, quando a predação direta já não era possível.

Os rastros indicavam uma locomoção em trajetória direta até a colônia e, então, idas e vindas mais irregulares, como em busca, de uma arbusto ou marco ambiental a outro. Isso levou Tinbergen a supor que as raposas não se lembravam do local exato onde tinham escondido os ovos, mas sim da área de armazenamento como um todo. A localização mais precisa era provavelmente de natureza olfativa: nos locais onde os rastros mostravam que a raposa parara, sem escavar, não existiam ovos; em locais escavados, pedaços de casca de ovo testemunham pela ocorrência de uma recuperação bem sucedida. Além disso, às vezes, a raposa desviava-se de sua trilha reta indo, contra o vento, aliciada provavelmente por odores de um ovo não muito distante. Consumido este, voltava à trajetória inicial.

O fato de as raposas se guiarem de modo olfativo para a descoberta dos ovos enterrados, faz supor que não usem seus próprios rastros como dica. Marcas na areia não têm permanência: seriam indícios muito pouco confiáveis para uma localização a longo prazo. Os rastros são, neste caso, consequências acidentais; não modificam, por retroalimentação, o comportamento do animal que os produziu. Afetam, isto sim, pelo seu conteúdo informativo, a busca e as inferências do observador humano.

Tocas, ninhos e teias como produtos e causas do comportamento

Em muitos casos, as marcas deixadas pelo animal em seu ambiante não têm o caráter acidental das pegadas da raposa na areia: cabe-lhes o poder se influenciar o comportamento do próprio animal ou de outros. A conseqüência vira sinal, o comportamento transformador é transformado pelos seus próprios efeitos. A circularidade mostra que uma das funções possíveis de um desempenho é produzir condições externas para sua própria elicia ção ou modulação.

Dentre as instâncias de modificação ambiental capazes de afetar o comportamento, são particularmente interessantes as em que o animal elabora uma estrutura mais ou menos complexa com função de moradia, refúgio, armadilha, etc. Na Figura 1 foram reunidas, a tipo de exemplo, tocas de animais bastante diferentes como a vespa, o caranguejo e o rato. Cada tipo de toca tem as suas características próprias, ajustadas ao papel a ser desempenhado.

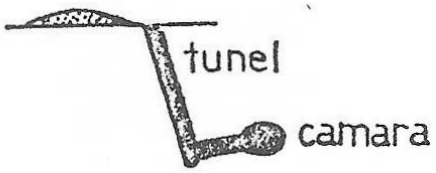
A descrição precisa da estrutura permite especificar alguns dos parâmetros do comportamento de construção, isto é, fornece indicadores capazes de, dentro de certos objetivos, substituir a observação direta. Além disso, ela suscita as perguntas às quais deverá responder a própria observação direta.

O conhecimento do artefato pronto gera curiosidade acerca da maneira como foi elaborado. A pesquisa ganha, no momento adequado, em caminhar de trás para diante: da toca já escavada para os mecanismos de escavação; da teia, para os movimentos de extração e colagem de fios de seda; do ninho pronto, para as seqüências de coleta e arrumação do material.

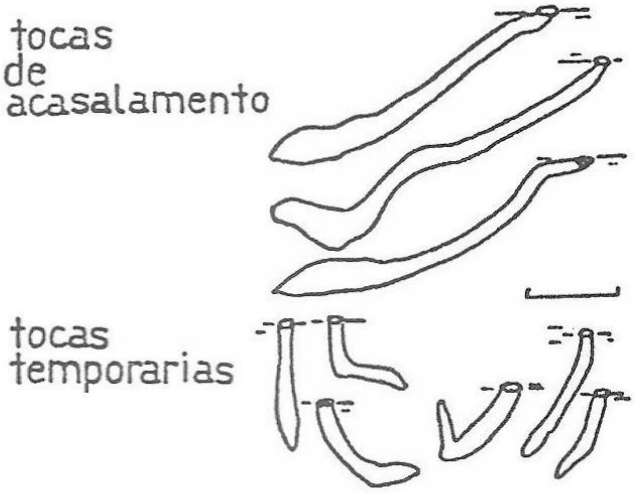
Johnston (1982) sugeriu não há muito que o estudo da aprendizagem devesse começar com uma especificação das "tarefas" que os organismos devem executar, no ambiente natural, e passasse então a considerar-lhes para análise os mecanismos subjacentes. Generalizada, esta posição se aplica ao estudo das estruturas construídas por animais: a descrição destas equivale à descrição de uma "tarefa" e remete ao exame dos mecanismos comportamentais concretos através dos quais a modificação ambiental foi efetuada.

Uma pesquisa sobre a construção de ninho no hamster *Mesocricetus auratus*, feita em colaboração com José Carlos Sariego (Ades, 1982), ilustra um uso ao mesmo tempo preciso e cômodo de indicadores indiretos. Preocupava saber que fatores afetam a manutenção ou interrupção do comportamento de armazenar tiras de papel, verificar se, além de um fator motivacional "endógeno" (como a condição de saciação do hamster em relação a materiais de ninho), fatores "exógenos", como o tamanho da toca, modulariam a duração da construção.

SPHEX ICHNEUMONEUS



UÇA PUGILATOR



RATTUS NORVEGICUS

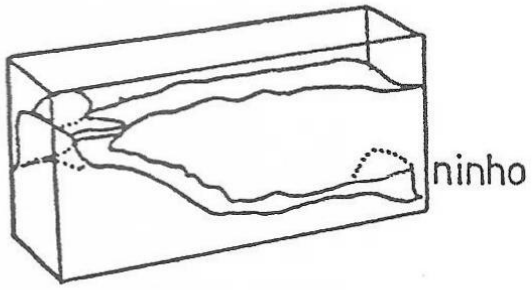


FIGURA 1 - Escavações feitas por três animais diferentes: a vespa *Sphex ichneumoneus* (segundo Brockmann, 1980); o caranguejo *Uca pugilator* (segundo Christy, 1982) e o rato *Rattus norvegicus* (segundo Boice, 1977).

Hamsters eram deixados por alguns dias numa situação em que podiam transportar tiras de papel de um campo aberto para uma caixa de madeira que servia de toca. Havia 9 caixas diferentes, construídas a partir da combinação de 3 superfícies (S_1, S_2 e S_3) e de 3 alturas (A_1, A_2 e A_3). Ao invés de registrar, por observação direta, cada ato de coleta e transporte, tarefa que, além de tediosa, nos faria varar as noites uma vez que é neste período que hamsters constroem seus ninhos, optamos pelo registro indireto da quantidade (peso) de papel presente no ninho, no fim de cada sessão. O peso de papel coletado é proporcional à atividade de construção dispendida e, portanto, pode ser tomado com critério válido e sensível. Verificamos que o tamanho da caixa/toca tinha efetivamente uma influência moduladora sobre o desempenho: quantidades maiores de papel eram coletadas em caixas maiores. A partir de um certo limiar, contudo, aumentos na altura da caixa não mais eram acompanhados de acréscimos no estoque de papel. Isso leva a crer que o hamster tenha a sua coleta inibida quando recebe uma certa retroalimentação a partir do material acumulado, talvez quando este chega a cobrir-lhe o corpo.

Indicadores indiretos também foram aproveitados por Brockmann (1980), em seu belo estudo sobre os mecanismos que controlam o comportamento de escavar da vespa solitária *Sphex ichneumoneus*. Parâmetros do ninho, como o ângulo do túnel, ou seu comprimento, representam uma descrição simplificada que substitui satisfatoriamente a registro exaustivo das categorias de escavação (como morder o solo com as mandíbulas, varrer partículas, compactar e carregar a terra, etc.), dentro da seletividade da hipótese testada.

Depois de atingida uma determinada profundidade, no túnel principal, a vespa passa a escavar na horizontal e a elaborar uma câmara onde colocará a presa (Figura 1). Que fatores influenciam sua "decisão" de interromper a escavação do túnel principal? Serão dicas internas ou, então, alguma característica do próprio túnel que atue como retroalimentação? Brockmann investigou a questão, comparando o comprimento de um túnel de referência, que a vespa podia construir quase sem que tivesse sido modificado por intervenção humana, ao de um túnel que tinha sido encompridado, durante a construção, pela própria experimentadora. Se a vespa se guiasse por algum critério interno, ela escavaria o mesmo tanto nos dois tipos de túneis. Não foi isso, contudo, que ocorreu: *S. ichneumoneus* diminuiu significativamente a distância escavada, no túnel que o arbítrio científico tinha levado a ficar mais comprido. Levava em conta, portanto, algum fator externo relacionado ao tamanho do túnel.

Indicadores indiretos podem desempenhar, em contextos comparativos e dentro de uma análise em termos de função adaptativa, o mesmo papel que medidas obtidas a partir do fluxo comportamental. Quando comparou ratos selvagens a ratos de laboratório (*Rattus norvegicus*, ambos), Boice (1977) usou a estrutura da

toca como indício, e mostrou que o desempenho de ambos era muito semelhante e independia da experiência prévia de escavação. A domesticação não tinha, portanto, os efeitos drásticos que alguns gostariam de atribuir-lhe.

Em sua revisão comparativa das vespas da areia (subfamília Nyssoninae), Evans (1966) dedicou uma atenção especial às características dos ninhos escavados por cada espécie e teceu hipóteses evolucionárias, tanto a partir de categorias do comportamento como a partir de características das tocas. Nissoninas mais primitivas, por exemplo, escavariam ninhos simples, geralmente com várias câmaras enquanto as mais evoluídas construiriam ninhos com câmara única.

Christy (1982), através de observações comportamentais e morfológicas, relacionou as duas estruturas de toca do caranguejo *Uca pugilator* (Figura 1) a condições motivacionais e a funções adaptativas diferentes. Tocas provisórias, mais simples e sem câmara, eram usadas como refúgio por caranguejos quando fora da condição de cortejo. As tocas de acasalamento, mais compridas e dotadas de um ou mais alargamentos em sua extremidade, eram construídas e defendidas por machos. Nelas, as fêmeas atraídas efetuavam a oviposição e a incubação.

A teia de aranhas orbitelas constitui um exemplo bem conhecido de indicador indireto. Entre as hastes de plantas ou na caixa de laboratório, ao esticar e grudar seus fios em trajetos geométricos, uma orbitela modifica o ambiente externo de um modo todo especial, acrescentando-lhe a proteina por ela produzida. As respostas encadeadas através das quais ela edifica sua rede foram descritas com relativa minúcia por vários autores (Savory, 1952; Tilquin, 1942, entre outros). Apesar disso, quando se trata de estudar o efeito de variáveis como a idade, o peso, o estado motivacional da aranha ou efeitos fisiológicos ou farmacológicos sobre a construção, prefere-se ainda aproveitar, como critério, a própria teia, um produto do comportamento.

É mais fácil medir o comprimento de fios e o ângulo que formam entre si (embora a tarefa seja trabalhosa e chegue a requerer, em certas análises, o uso do computador) do que anotar toda a movimentação das 8 patas, dos palpos, das fiandeiras e do abdomen, durante a construção. Acredito que, se não fossem visíveis os fios, se o observador somente pudesse captar os atos repetitivos executados pelo aracnídeo - como acontece, por exemplo, quando a teia é construída diante de um fundo claro que prejudique o contraste - seria mais árdua a compreensão do que estivesse ocorrendo e a descrição precisa das trajetórias seguidas.

Em muitos dos estudos sobre a construção, as teias são fotografadas em um dispositivo especial que proporciona máxima luminosidade para os fios e máximo destaque em relação a um fundo preto. As medidas são tomadas sobre uma ampliação da foto. São muitas. Uma teia de *Argiope argentata*, mais especificamente a da aranha A967 de nosso laboratório, escolhida como exemplo,

tem 38 raios, uma média de 30 espiras viscosas (combinando-se contagens em quatro direções básicas), uma média de 6 espiras secas, um miolo com fios entrecruzados, um quadro feito de vários segmentos que a delimita, 14 amarras. São centenas de pontos onde um fio é grudado a outro (aproximadamente 1350 pontos onde uma espiral cruza um raio). Compreende-se que o estudioso tenha que exercer seletividade, na hora de decidir-se pelas medidas a serem tomadas.

Através da foto, consegue-se descrever aspectos complexos da estrutura de fios como, por exemplo, as ligações estabelecidas na zona de contacto entre uma teia nova e as partes aproveitadas de uma teia antiga. Consegue-se também, e estes são os resultados mais conhecidos, analisar através de múltiplas medidas, as distorções introduzidas no padrão geométrico pela administração de d-anfetamina, cafeína, mescalina e outras drogas (Witt, Reed e Peakall, 1968).

Christiansen, Baum e Witt (1962) verificaram que o comprimento de fio usado na teia de *Araneus diadematus* e *Araneus sericatus* diminuia quando as aranhas tinham aumentos "experimentais" de peso (um pedacinho de chumbo grudado, sob anestesia, à face dorsal do abdomen). Em compensação, o diâmetro dos fios, nestas condições, tornava-se maior, o que leva a pensar que a aranha forma um fio mais forte que seja capaz de suportar-lhe o peso aumentado e o que permite explicar algumas das mudanças que ocorrem ao longo do desenvolvimento do animal, em sua teia. A remoção do pedacinho de chumbo, curiosamente, não levava a uma volta imediata à linha da base: as aranhas continuavam durante algum tempo produzindo fios mais curtos e mais espessos. Seria este um indício de algum tipo de aprendizagem, a nível de fiandeiras e glândulas sericígenas?

Trilhas humanas

De todas as espécies, a humana é que mais se especializou em marcar o ambiente. Os utensílios, os instrumentos, os simples objetos de barro, as pinturas e outros indícios permanecem quando há muito a cultura em que foram produzidos já não existe. Permitem a reconstituição, por parcial que seja, dos padrões de comportamento da época. Renfrew (1982) chegou recentemente a propor uma "arqueologia cognitiva", cujo desafio seria recuperar os modos de pensar de antanho.

O simples andar humano deixa rastros, contanto que não seja no asfalto. Alguns deles suscitam especulações espetaculares: os passos, em berço de lava, descobertos na África por Mary Leakey, dão um testemunho da antigüidade de nossa locomoção ereta.

Tenho-me interessado em documentar trilhas mais corriqueiras, as que pessoas deixam, quando andam sobre a grama,

em diversos lugares do campus da USP em São Paulo. Quando repetido, o pisar acaba matando ou tornando mais rala a vegetação e marca o trajeto seguido.

As trilhas fornecem indícios acerca da orientação das pessoas em espaços abertos, dizem alguma coisa acerca de um certo processamento da informação espacial, a que Shemyakin (1962, citado por Peruch, 1980) denominou mapa de caminho.

As trilhas na grama são direcionais: traem uma formação de trajetos em que as dicas visuais prevalecem. Ligam um ponto de partida a outras referenciais percebidos à distância: entrada de prédios, esquinas, paradas de ônibus, que podem ser pontos de chegada ou apenas objetivos intermediários, escalas para uma caminhada a ser prosseguida. Um trajeto, como lembram Siegel e White (1975), pode ser visto como uma seqüência de trajetos menores, de um ponto de referência a outro, envolvendo uma série de mudanças de direção.

A reta predomina: a trilha não parece comportar os meandros da hesitação. Ela é produto de uma "otimização" do deslocamento, por busca dos menores caminhos. Curtos-circuitos são freqüentes. Ao invés de percorrer uma esquina pelo seu ângulo, a pessoa usa a hipotenusa para cortar caminho, aplicando uma geometria implícita. Obstáculos (como árvores, postes ou mesmo simples acidentes do terreno) provocam desvios com uma antecedência adequada, não muito antes de a pessoa os alcançar, nem muito de perto, e há recuperação compensatória do rumo, logo em seguida.

Mas a trilha às vezes segue referenciais que a afastam do rumo mais direto. Desvia-se para passar perto de muros, acompanha o contorno de uma calçada: há um compromisso entre a influência das dicas mais próximas e a do alvo, ao longe.

À medida em que se delimita mais claramente, desnudando da grama sua trajetória, a trilha passa de produto do comportamento a fator que o influencia. As pessoas que observei preferiram engajar-se numa trilha já aberta do que inaugurar outra, pisando em plena grama. A O simples seguir-a-trilha pode substituir formas de orientação mais flexíveis, baseadas em marcos distantes ou na memória.

A Prefeitura da Cidade Universitária institucionaliza de vez em quando as trilhas espontâneas, cobrindo-as com lajotas de cimento. A medida é sábia pois não é raro ver correr uma trilha, próxima a algum caminho oficial (destes que são planejados em gabinete), por pouco que o desvio represente uma economia de andança.

A leitura da trilha na grama proporciona sugestões e perguntas sobre o uso do espaço vasto pela locomoção humana. Representa mais uma dica para a compreensão de um tema fascinante de Psicologia Ambiental.

O indicador indireto como elemento complementar

O uso de indicadores indiretos depende dos pressupostos ou conhecimentos do pesquisador acerca da relação entre a classe de respostas possivelmente envolvidas (R_1, R_2, ..., R_m) e a classe das conseqüências (C_1, C_2, ..., C_n) que se deseja tomar como critério. Fica óbvio que, quanto maior a informação a respeito desta relação, maior a segurança com a qual poderão ser manipulados os indicadores indiretos.

Mesmo que a relação envolva incerteza, o emprego dos indicadores pode justificar-se dentro do contexto de uma economia de meios de pesquisa ou como maneira de suscitar questionamentos e guiar a própria observação direta do comportamento.

Na maioria das vezes, o indicador indireto tem uma função de resumo. Ao tomar a quantidade bebida de um tubo, por um rato, como medida de seu comportamento ingestivo, estou substituindo uma classe variada de observações comportamentais por uma leitura unitária do nível de água (número de centímetros cúbicos) no tubo.

A substituição não significa que ambos os tipos de registro devam ser considerados como estritamente equivalentes, ou que deva ser abandonada a análise dos elementos comportamentais que compõem o beber. Baseia-se no pressuposto de que estes elementos estão efetivamente ligados à conseqüência medida e de que não é relevante, no contexto particular de pesquisa, distingui-los uns dos outros.

O problema do uso de indicadores diretos vs. indiretos poderia ser relacionado à questão da abordagem molar vs. molecular à análise do comportamento. Enquanto a análise molecular se apega a unidades bem delimitadas e restritas de ação, descritas do ponto de vista de sua forma e relacionadas aos determinantes mais imediatos de sua ocorrência, a análise molar põe ênfase nos aspectos globais, gestálticos do comportamento, o relaciona a características mais complexas do ambiente, geralmente dentro de uma perspectiva temporal mais ampla (Moore, 1983).

Na versão tolmaniana, a análise de desempenhos, que são episódios flexíveis e dotados de propósito, toma precedência sobre a análise de atos, entendidos como simples movimentos do organismo. O propósito, que Tolman se recusa a definir em termos mentais, se nota "na tendência de o comportamento ser dirigido para, ou longe de, certos alvos e, especialmente no seu caráter de "persistir-até-que" (persistence until character): o gato, no experimento de Thorndike, se agita e remexe até conseguir sair de sua gaiola; um homem dirige seu carro até chegar em casa" (Ades, 1981).

As conseqüências ambientais, especificamente aquelas que por retroalimentação afetam o comportamento, parecem situar-se perto do polo molar de um possível contínuo molecular-mo

lar. Uma toca, uma teia, um ninho refletem o efeito de um conjunto de respostas que convergem ou se organizam em função de sua conseqüência: uma estrutura ambiental específica. São comportamentos com característica de "persistir-até-que".

Embora o paralelismo indicador indireto/conceito molar possa ser sustentado, parece-me que a associação entre ambos não é necessária e que o indicador indireto permanece neutro a respeito, podendo ser tomado mais molecularmente ou molarmente, de acordo com os interesses do pesquisador.

A tese é que indicadores indiretos, enquanto complementos ou substitutos de observações do comportamento, desempenham, no discurso científico, as mesmas funções que termos descritivos diretos. Podem ser empregados para avaliar os efeitos de variáveis ambientais ou condições de motivação; como critérios em estudos de genética do comportamento; como elementos numa análise ecológica ou como argumentos numa discussão a respeito de valor adaptativo ou de origem evolucionária; servem de base para o estudo de diferenças individuais, de efeitos da experiência passada ou de outros fenômenos comportamentais.

Cabe, contudo, como no caso de qualquer outra medida, submetê-los a exame metodológico, especificando seus contextos de relevância e indicando os limites das inferências que, a partir deles, possam ser tiradas.

BIBLIOGRAFIA

ADES, C. A observação do comportamento em situações experimentais. Ciência e Cultura, 1976, 28: 25-36.

ADES, C. A teleologia revisitada. Cadernos de História e Filosofia da Ciência, 1981, 2: 31-42.

ADES, C. Um roedor e seu ninho. Boletim de Psicologia, 1982, 34: 60-71.

BOICE, R. Burrows of wild and albino rats: effects of domestication, out-door raising, age, experience and maternal state. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1977, 91: 1649-1661.

BROCKMANN, H.J. The control of nest depth in a digger wasp (*Sphex ichneumoneus* L.). Animal Behaviour, 1980, 28: 426-445.

CHRISTIANSEN, A.R., BAUM, R. & WITT, P.N. Changes in spider webs brought about by mescaline, psilocybin and an increase in body weight. Journal of Pharmacology and Experimental Therapy, 1962, 136: 31-37.

CHRISTY, J.H. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). Animal Behaviour, 1982, 30: 687-694.

CUNHA, W.H.A. Alguns princípios de categorização, descrição e análise do comportamento. Ciência e Cultura, 1976, 28: 25-34.

CUNHA, W.H.A. Explorações no mundo psicológico das formigas. São Paulo: Editora Ática, 1980.

EVANS, H.E. The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Cambridge, Mass. : Harvard University Press, 1966.

LORENZ, K. The conspecific as the eliciting factor for social behaviour patterns (1935) em LORENZ, K. Studies in animal and human behaviour. Cambridge, Mass. : Harvard University Press, 1970.

MOORE, J. On molarism and matching. The Psychological Record, 1983, 33: 313-336.

PERUCH, P. Localisation et orientation du sujet lors d'un déplacement: étude de la performance. L'Année Psychologique, 1980, 80: 449-467

SAVORY, T.H. The spider's web. Londres: Frederick Warne, 1952.

SIEGEL, A.W. & WHITE, S.H. The development of spatial representation of large-scale environments. Em REESE, H.W. (Org.) Advances in Child Development and Behaviour, 1975, 10: 10-56.

TILQUIN, A. La toile géométrique des araignées. Paris: Presses Universitaires de France, 1942.

TINBERGEN, N. The animal in its world: explorations of an ethologist: 1932-1972. Vol. I. Londres: George Allen & Unwin, 1972.

WITT, P.N.; REED, C.F. & PEAKALL, D.B. A spider's web: problems in regulatory biology. Berlin: Springer-Verlag, 1968.

MOTIVAÇÃO: ALGUNS ASPECTOS POUCO CONVENCIONAIS

Silvio Morato de Carvalho*

Alguns conceitos

Uma olhada casual ou uma observação mais demorada frequentemente mostram que os animais, ou mesmo seres humanos, comportam-se para obter algo. Essa característica tem sido usada por muitos estudiosos do comportamento para entender algumas das relações entre os seres vivos e seu ambiente. Entre esses estudiosos inclui-se grande parte dos psicólogos experimentais, que há muitos anos vêm estudando as relações entre o comportamento e as consequências desse comportamento, em uma tentativa de entender como "funcionam" os seres vivos.

Dentre os vários arranjos experimentais utilizados pelos psicólogos, destaca-se o que emprega recompensas como consequência do comportamento. Eis a descrição de um procedimento típico: um rato faminto é colocado em um ambiente restrito onde existem uma alavanca e um recipiente no qual podem ser apresentados pequenos bocados de comida. Cada vez que o animal pressionar a alavanca, um pedaço de comida aparecerá automaticamente no recipiente, fazendo com que essa resposta se torne mais frequente. Este é o protótipo do experimento para estudar o efeito de recompensas sobre o comportamento. Trata-se de um modelo que teve grande aceitação entre psicólogos e mesmo entre pessoas que estudam o comportamento sob outros enfoques, tais como fisiólogos, farmacólogos, geneticistas, anatomistas, pessoas que estudam nutrição, simulação em computadores, e muitas outras. Tal aceitação advem do fato de que o modelo permite (1) a quantificação do comportamento e dos estímulos ambientais e (2) o aumento na complexidade da situação experimental, que pode mesmo chegar a incluir várias alavancas, diferentes tipos de recompensa, estímulos luminosos para sinalizar ao animal qual das alavancas produz, se pressionada, a "melhor" recompensa, etc. Ainda, podem ser realizadas variações do modelo: o uso de botões, painéis, discos, ou correntes, ao invés de alavancas, o emprego de animais sedentos ao invés de famintos, o emprego de outras espécies animais, como o pombo (uma espécie muito empregada), o gato, o cão, o hamster, o porco, o peixe, a abelha, a drosófila, o macaco, o homem e virtualmente qualquer espécie que possua, como requisito mínimo, um sistema nervoso razoavelmente organizado. Naturalmente, o emprego de uma certa espécie ou de um certo tipo de recompensa determinarão as características do arranjo experimental: abelhas não poderão pressionar alavancas apropriadas a ratos.

* Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - Setor de Psicobiologia.

A gama de problemas que se pode estudar empregando-se um procedimento experimental como o descrito acima é praticamente infinita. Por questões de espaço e de fidelidade ao tema, serão descritos apenas alguns exemplos normalmente incluídos na área de Motivação. O primeiro deles refere-se a um grupo de experimentos que poderiam ter sido realizados para responder à pergunta: "Estando mais faminto, um animal estará mais motivado para obter uma recompensa (comida ?)". Essa pergunta poderia ter originado um experimento no qual o pesquisador submeteria quatro grupos de animais a sessões experimentais após tê-los deixado sem comer por 6, 12, 24 e 48 h, respectivamente. Nas sessões experimentais, seriam contadas quantas vezes cada animal pressionou a alavanca até desistir, ficando 30 min. sem pressioná-la. Obviamente, experimentos muito parecidos com esse já foram realizados, empregando tanto privação de comida como de água. Os resultados demonstraram que a privação é um item importante para se inferir alguns aspectos motivacionais do comportamento: dentro de certos limites, quanto mais privado, maior o número de respostas do animal.

Um segundo grupo de experimentos investigou a influência da magnitude da recompensa e, de um modo geral, mostrou que recompensas maiores (por exemplo, pelotas de comida pesando 90 g ao invés de 45) motivavam mais os sujeitos, novamente inferido com base no número de respostas emitidas pelos vários sujeitos. Um terceiro grupo de experimentos investigou a influência da intermitência ou periodicidade da recompensa e mostrou que, dentro de certos limites, os animais respondem mais quanto mais frequente for a apresentação da recompensa. Assim, um animal que recebe uma recompensa a cada 30 s emitirá maior número de respostas que um outro que recebe a cada 60 s. Ou, um animal que tem de emitir 30 respostas para receber uma recompensa (razão 30:1), em um dado espaço de tempo, emitirá maior número de respostas do que outro cuja razão é 60:1. A intermitência, portanto, pode levar em conta tanto a passagem de tempo quanto a razão, número de respostas por recompensas. Dessa forma, o comportamento de um animal em uma situação experimental poderá ser influenciado pelo menos por três aspectos: privação, magnitude da recompensa e sua intermitência.

Um modo adicional de influenciar o comportamento de um sujeito experimental (produzindo aumentos na frequencia de respostas) é incrementar a recompensa, adicionando-se-lhe substâncias adocicadas, como açúcar ou mel. Assim, se um primeiro grupo de animais privados de água por 24 h responde mais que um segundo grupo privado por apenas 24 h, um terceiro grupo, também privado por 24 h, responderá mais que o primeiro grupo se for adicionado açúcar à água usada como recompensa.

Aqui chegamos ao cerne da questão! Todos os experimentos descritos submetem os animais a algum tipo de jejum. Na maioria das vezes, tais privações são relativamente severas. Por

exemplo, não raro a água ou o alimento dos animais experimentais são racionados até que os mesmos atinjam um peso corporal de aproximadamente 70 a 80% do que era antes da privação, e o racionamento é mantido nessa base por toda a duração do experimento. Dessa forma, dado que mantidas constantes certas condições, o açúcar pode aumentar a frequência de respostas de animais privados, em comparação com outros animais privados pelo mesmo tempo mas recompensados apenas com água, a pergunta, crucial, que se pode fazer é a seguinte: "Por que não se estudar o comportamento de animais sem privação de comida ou de água, empregando-se açúcar como recompensa ?"

Os aspectos pouco convencionais

O estudo do comportamento, realizado nas condições mencionadas na pergunta, se possível, poderia propiciar algumas informações mais pertinentes, pois, afinal, a maioria dos animais não se comporta apenas motivados por privações que lhes reduzam o peso corporal em 20 ou 30%. Para investigar essa possibilidade, foi realizada em nosso laboratório uma série de experimentos destinada a comparar o comportamento de animais privados de líquidos, recompensados com água, e o de animais sem qualquer tipo de privação experimental, recompensados com soluções adocicadas.

Em um primeiro experimento, compararam-se os efeitos da privação e os do açúcar como recompensa. Inicialmente, os animais foram privados de água e treinados a pressionar uma barra. Em seguida foram submetidos a várias sessões nas quais a recompensa era apresentada em média a cada 60 s, caso os animais respondessem. Os dados obtidos serviram para comparação com os dados das etapas seguintes. A seguir, encerrou-se a privação: os animais passaram a receber água à vontade na gaiola-viveiro. Nas sessões experimentais nada mudou, exceto que a recompensa deixou de ser água pura e passou a ser soluções de leite-em-pó e açúcar, em diferentes concentrações a cada sessão. Os resultados mostraram que mesmo sem estarem privados, ou sujeitos continuavam a pressionar a barra para obter as soluções, isto é, estavam motivados para obter as soluções. Além disso, respondiam mais frequentemente conforme aumentava a concentração de açúcar. Portanto, sujeitos não privados respondem para obter soluções adocicadas, ainda que com frequência menor do que quando estavam privados.

Um argumento que se pode levantar é o de que os sujeitos do experimento acima responderam, quando não mais estavam privados, por terem sido treinados anteriormente sob condições de privação. Para responder a esse argumento, foi realizado um outro experimento, no qual os sujeitos nunca passaram por privação de água ou de alimentos. Esses sujeitos foram treinados a

pressionar uma barra, tendo soluções de sacarose ou de sacarina como recompensa. Esses sujeitos foram distribuídos em vários grupos, recompensados com diferentes concentrações de sacarose ou de sacarina. Para efeitos de comparação, outros sujeitos foram treinados sob condições de 6, 12, 24 e 48 h de privação de líquidos, empregando-se apenas água como recompensa. Constatou-se que uma privação de 6 h é insuficiente para motivar os animais a pressionar a barra para obter água. Todos os demais sujeitos, privados ou não, puderam ser treinados. Neste experimento, novamente, os sujeitos privados responderam mais para obter água, do que os não privados para obter soluções de sacarose ou de sacarina. E, dentro de certos limites, as concentrações mais altas produziram frequências maiores do que as concentrações mais baixas.

Quando esses experimentos foram relatados à comunidade científica, em congressos, muitos discordaram na denominação "ratos não privados", alegando que era possível dizer "ratos não privados de água", mas que os ratos poderiam estar privados de açúcar. A dúvida é legítima! Para rebater essa alegação, foi realizado outro experimento, baseado no próprio conceito de privação: a remoção do objeto de privação por um certo tempo. Grupos de ratos privados de sacarose, por 30 min a uma semana, foram submetidos a sessões onde cada resposta de pressão à barra produzia um pouco de solução de sacarose. Foi evitada a intermitência da recompensa para acelerar o treino dos animais. Em diferentes fases, as soluções de sacarose variaram de 30 a 120 g/l. Os resultados mostraram que diferentes períodos de privação de soluções de sacarose produziram frequência de respostas semelhantes. No entanto, as concentrações mais elevadas produziram frequências mais altas. Portanto, não se pode dizer que os ratos estavam "privados" de açúcar, uma vez que o tempo de privação não alterou significativamente a quantidade de respostas de cada sujeito. Entretanto, as frequências de resposta foram proporcionais à concentrações das soluções usadas como recompensa, sugerindo que o aumento da concentração equivale ao aumento da magnitude da recompensa (como no caso das pelotas de comida de 90 e 45 g, para ratos famintos).

Dois outros experimentos investigaram a ação de drogas sobre o comportamento de animais não privados, recompensados com substâncias adocicadas. Um deles, já realizado, estudou a ação da anfetamina e o outro, em fase de tratamento de dados, a ação do clordiazepóxido. Ambos sugerem que o comportamento de animais não privados, recompensados com soluções de sacarose, é mais sensível a drogas (pelo menos às duas estudadas) do que o comportamento de animais privados, reforçados com água.

Dessa forma, os experimentos citados até o momento parecem indicar que, em alguns aspectos, animais privados são "diferentes" de animais não privados. Essa possibilidade sugere que os animais não privados podem também diferir quanto a outros aspectos, alguns dos quais foram ou estão sendo investiga-

dos em nosso laboratório.

A continuidade

Dando prosseguimento a essa linha de pesquisa, decidiu-se investigar melhor o problema da privação. No experimento anterior, sobre privação, os animais tinham contato com as soluções adocicadas apenas durante as sessões experimentais. Pode-se alegar que ficaria estranho falar em privação, uma vez que o animal tinha pouquíssimo contato com as soluções de açúcar. A idéia é que os animais não chegaram a se "acostumar" com a presença do açúcar. Por causa disso, foi realizado um experimento no qual, durante 10 h que precediam as sessões experimentais, três grupos de ratos não privados tinham contato (e acesso) com água ou soluções de sacarose de concentrações alta ou baixa. Os dois últimos grupo, portanto, não deveriam estar privados de açúcar. O primeiro grupo serviu como controle. Nas sessões experimentais, os três grupos eram recompensados sempre com a solução de açúcar de concentração alta, a cada resposta de pressão à barra que emitiam. Os resultados mostraram que o grupo que apresentou a menor frequência de respostas (estava menos motivado) foi o que havia sido exposto por 10 h à concentração mais alta (a mesma utilizada como recompensa para todos os sujeitos). Esse grupo foi seguido pelo que havia sido exposto à concentração baixa. E o grupo que foram exposto apenas à água foi o que apresentou as maiores frequências de respostas. Esses dados, mais uma vez, sugerem que animais sem privação de água não são sensíveis à privação de sacarose, mas sim a sua concentração. Os dados apontam, ainda, para o papel da saciação na motivação dos animais. Em outras palavras, o grupo que fora exposto à concentração mais alta emitiu menos respostas para obter essa mesma concentração porque havia-se saciado nas 10 h precedentes, o que não aconteceu nos outros dois grupos. Devido a isso, acha-se em curso um outro experimento, tentando determinar se a saciação ocorre da mesma forma para ratos privados e não privados. Esse mesmo experimento está tentando investigar também se a extinção da resposta ocorre de modo análogo entre ambos. A extinção de uma resposta ocorre quando o animal deixa de responder após cessar o aparecimento da recompensa, e o tempo que esse fenômeno demora mais o número de respostas após a descontinuidade da recompensa também são fatores a partir dos quais se pode inferir a motivação. Os resultados obtidos até o presente parecem indicar que, embora a privação atue diferentemente sobre animais privados e não privados (obviamente, levando-se em conta a recompensa de cada um), a saciação e a extinção da resposta de pressão à barra seguem paralelas em ambos os tipos de procedimento.

Perspectivas

A resolução de cada experimento e observações casuais realizadas nessa ocasião levantam novas questões. Assim, uma outra linha interessante está sendo investigada, com base na observação de que em um grupo de ratos não privados, recompensados com uma solução "ótima" de sacarose, alguns emitem um alto número de respostas, enquanto outros respondem muito pouco. Essa diferença é causada por agentes "meramente" comportamentais ou "simplesmente" biológicos ? Decidiu-se, em vista disso, acasalar entre si os bons respondedores, os maus respondedores e os intermediários, respectivamente, para saber se a "boca doce" é aprendida ou transmitida geneticamente. Esse experimento apenas iniciou-se e os dados não permitem qualquer inferência a esse respeito. No entanto, foi possível observar que as fêmeas são melhores respondedoras que os machos. Assim, um experimento que será iniciado em breve investigará diferenças sexuais e etárias. Com animais privados, as diferenças de sexo quanto à frequência de respostas não são tão evidentes como no caso de animais sem privação.

Em conclusão, pode-se perceber que o estudo do comportamento de animais não privados pode ter vantagens do ponto de vista teórico, como compreender melhor alguns aspectos motivacionais mascarados pela privação. Ainda, do ponto de vista prático, pode constituir-se em instrumento valioso para outras áreas além da Psicologia, como nos estudos motivacionais de animais subnutridos, onde a desnutrição experimental dos sujeitos não deve se sobrepor à privação necessária para que a água se torne recompensa. Trata-se, portanto, de um filão com muito a ser explorado, embora possa não ser tão inédito quanto pareça, como bem atestam ursos, elefantes, focas e outros animais que exibem suas habilidades em circos e por elas recebem recompensas como torrões de açúcar ou peixinhos e, ao que se saiba, sem passarem por privações alimentares severas.

UM REGISTRADOR SIMPLES PARA REGISTRO CONTÍNUO DE EVENTOS COMPORTAMENTAIS

W.R. Schmidek*; S.M. Nishida*
N. Negrão**; R. Vieira**

O registro final de eventos comportamentais é usualmente realizado usando ou "listas de assinalar" ou registradores. Cada um destes métodos tem suas vantagens e desvantagens.

No primeiro realiza-se, a intervalos de tempo pré-determinados, uma amostragem de eventos comportamentais os quais são registrados manualmente em "listas de assinalar" apropriadas. Diversos tipos de amostragem tem sido preconizados ("amostragem um zero", amostragem instantânea", "amostragem de atividade predominante", "amostragem de intervalo inteiro", entre outras). Como o método se baseia ou na presença ou na predominância dos padrões comportamentais estudados, em cada um dos intervalos de tempo, há uma avaliação razoável de frequência ou sequência destes padrões. Suas durações no entanto, podem ser avaliadas apenas de forma aproximada. Dada porém a sua simplicidade, baixo custo e versatilidade as "listas de assinalar" são amplamente utilizadas.

Registradores de eventos também tem as suas vantagens e limitações. Tanto sistemas eletromecânicos quanto, modernamente computacionais, tem sido desenvolvidos para registro da presença ou ausência de determinados padrões comportamentais, de sua sequência e, em diversos desses métodos, de suas durações. A despeito da óbvia vantagem de um registro mais fiél das características temporais do comportamento, registradores tem sido relativamente pouco utilizados. Vários fatores parecem estar envolvidos: elevado preço de aquisição, complexidade de operação (alguns registradores exigem a manipulação precisa de teclados complexos) dificuldade de manutenção (especialmente em locais menos dotados de recursos técnicos), falta de flexibilidade das características de registro e finalmente, em alguns casos, volume e peso de equipamento.

Assim, para competir eficientemente com as "listas de assinalar" um registrador de eventos deveria ser:

(a) de construção e manutenção simples e barata;
(b) fácilmente operável e versátil nas suas características de

---

* Departamento de Fisiologia, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP - Ribeirão Preto - SP.
** Departamento de Fisiologia, Instituto de Ciências Biomédicas USP - São Paulo - SP.

registro (permitindo, idealmente, o registro subsequente de situações comportamentais diversas, sem a necessidade de demoradas reprogramações do equipamento e/ou retreinos do observador).

(c) permitir o registro fiel, não apenas de sequências de eventos comportamentais, mas também de suas respectivas durações.

(d) ser portátil e, opcionalmente, alimentável à bateria para facilitar o seu uso em trabalhos de campo.

Com base nas considerações acima, foi desenvolvido e testado o sistema de registro descrito a seguir. O sistema consta essencialmente de um suporte para o papel de registro, de uma superfície para a inscrição codificada de eventos comportamentais e de um sistema de tração do papel de registro, à velocidade constante. O conjunto é confeccionado a partir de uma chapa de alumínio (22 x 77 cm) de 0,2 cm de espessura. Esta chapa é dobrada em ângulo retos a 32, 42, 57 e 67 cm de uma das extremidades, de modo a constituir três superfícies horizontais (de 32, 15 e 10 cm) com a superfície intermediária a 10 cm acima das extremas. A primeira das superfícies (32 x 22 cm) serve de suporte para o papel de registro (papel branco comum de registro poligráfico, dobrado em folhas de 30 x 20 cm). O papel passa por sobre a superfície elevada em direção ao sistema de tracionamento. Este consta essencialmente de um cilindro de 20 cm de comprimento (tubo de PVC de 3 cm de diâmetro ocluido por discos torneados do mesmo material) com um eixo acoplado a um micromotor de baixa rotação (SERMAR mod. 1770 - 1/8 rpm). Este conjunto é preso a base (porção horizontal de 10 x 22 cm, no mesmo nível que o suporte de papel) por cantoneiras de alumínio que servem de guia para o eixo de cilindro. Acionando o motor, o papel preso ao cilindro é tracionado à velocidade constante de 0,5 mm/seg.

O sistema de inscrição instalado sobre a porção elevada (15 x 22cm) da base tem a seguinte constituição: duas tiras de alumínio (15 x 1 cm com 0,1 cm de espessura) são fixadas de cada lado à base, limitando lateralmente o deslocamento do papel. Sobre estas e transversalmente ao sentido de deslocamento do papel, é fixa uma chapa de alumínio (5 x 22cm com 0,5cm de espessura) tendo a sua margem anterior biselada e marcada com ranhuras a cada centímetro, num formato e aspecto semelhante a uma régua convencional. Esta régua serve de contenção ao papel (quepassa pela fresta de 0,1 cm entre ela e a base) e guia para o traçado dos códigos de eventos comportamentais, conforme se descreverá a seguir. Sobre esta régua está preso um suporte para a folha de código de etograma. Esta folha, escamoteável, contém escritos, formando colunas (espaçadas de centímetro a centímetro e coincidentes com as ranhuras da régua) os diversos ítens comportamentais de interesse no experimento a ser registrado.

O registro propriamente dito é efetuado manualmente sob a forma de traços finos de lápis, transversais à direção

de deslocamento do papel. Para tanto, toda vez que o animal inicia um novo padrão comportamental de interesse (e portanto constando de uma das colunas da folha de código de etograma) um traço é marcado no papel, iniciando-se na posição desta coluna e terminando na margem do papel. Deste modo, ítens comportamentais diversos são codificados como traços de altura diferente. O registro, constando de uma sucessão destes traços, guarda então uma descrição fiel da sequência e duração dos diversos eventos comportamentais de interesse.

Nas dimensões do presente sistema (papel com 20 cm de largura e ítens do etograma espaçados de 1 cm) até 20 itens comportamentais diferentes podem ser registrados continuamente em uma mesma sessão de observação. Dada a facilidade de substituição do sistema de código (pela simples troca de folha de códigos de etograma) o equipamento é extremamente versátil, permitindo a observação de conjuntos de ítens comportamentais diferentes em sessões de observação subsequentes. Modificações do etograma são possíveis a qualquer momento pela mesma razão, bastando para a decodificação em cada um destes casos, a utilização, como gabarito, da folha de código de etograma efetivamente utilizadas no registro.

Opcionalmente o sistema permite ainda, além do registro de ítens comportamentais, a codificação de informações sobre posições espaciais do animal, bastando para tanto reservar um certo número de colunas da folha de código para coordenadas espaciais. O registro destas informações pode ser efetuado sob a forma de pontos em alturas diferentes do papel, pontos esses unidos subsequentemente por linhas, codificando-se assim, paralelamente aos eventos comportamentais, as localizações do animal a cada momento e os deslocamentos no ambiente.

Dada a velocidade de transporte do papel empregada (0,5 mm/seg) e a capacidade visual de discriminação segura entre traços próximos de até 1 mm, é possível registrar e analizar com segurança, eventos comportamentais e/ou espaciais a partir de 2 segundos de duração. Itens mais rápidos, mas de importância na descrição comportamental, podem ainda ser assinalados no momento de sua ocorrência, como marcas especiais no rodapé das folhas de registro.

Convém finalmente mencionar que o sistema, na versão aqui descrita, é acionado por micromotor AC de 110v. São encontráveis no mercado no entanto, também micromotores DC de baixa voltagem característica que pode ser importante em algumas situações, principalmente em trabalho de campo.

O presente sistema está em uso no nosso laboratório, tendo sido empregado em diversos estudos de desempenho comportamental de roedores. As observações comportamentais são inicialmente ditadas em gravador de som convencional (ou gravadas em vídeo-tape em algumas ocasiões) e posteriormente passadas para o registro de papel. Este procedimento tem sido o eleito, por

garantir registros mais fiéis e nos parece ser o recomendável, particularmente quando somente um experimentador realiza as observações e/ou em casos em que estas são efetuadas em condições geográficas adversas, como pode acontecer em observações de campo.

Ficha Técnica do registrador:

Dimensões: largura total: 30 cm
altura total: 18 cm
profundidade : 57 cm
Peso (sem papel de registro: 190 cm)
Motor: micromotor (Sermar mod. 1770) 110v, 1/8 rpm
Velocidade do papel: 0,5 mm/seg

Nota: A integra do presente artigo está em publicação na revista Brazilian Journal of Medical and Biological Research ("An inexpensive event recorder for continuons behavioral recordings" - (Schmidek; Negrão; Nishida & Vieira).

SIMPÓSIO SOBRE COMPORTAMENTO DE INSETOS

COMPORTAMENTO DE MOSCAS DAS FRUTAS

Maria Madalena Teles da Silva[1]
Suzete Bressan[2]
Maria Helena Simões[3]
Yara Jurema Polloni[4]

Comportamento das "Moscas-das-Frutas"

Os insetos são atualmente, o grupo dominante de animais na terra, ocorrendo praticamente em todos "habitat". Neste grupo, podemos observar uma variedade muito grande de peculiaridades estruturais, fisiológicas e de adaptação as diferentes condições de vida. Muitos insetos são extremamentes valiosos para o homem, quer seja pelas suas atividades polinizadoras, que possibilita a produção de muitas colheitas agrícolas ou através do fornecimento de mel e cêra, sêda e outros produtos de valor comercial, além de serem importantes na cadeia alimentar de muitas aves, peixes e outros animais. Por outro lado, alguns insetos são nocivos à saúde do homem e dos outros animais e, outros, são pragas que causam anualmente perdas enormes de colheitas agrícolas e de produtos armazenados.

Dentre essas pragas, os insetos pertencentes a família Tephritidae vêm se constituindo em uma das mais importantes para a fruticultura mundial. A esta família, pertencem cêrca de 4000 espécies distribuídas em regiões temperadas, subtropicais e tropicais do mundo (CHRISTENSON & FOOTE, 1960).

Entre os tefritídeos em geral, podemos destacar os gêneros: *Dacus*, *Ceratitis*, *Rhagoletis*, *Anastrepha*, *Euleia* e *Eutesta*, os quais são considerados de grande importância econômica. O ataque efetuado pelas espécies pertencentes aos quatros primeiros gêneros, inicia-se em frutos ainda em fase de maturação, estendendo-se até a queda dos mesmos. Os frutos infestados são totalmente danificados e desqualificados tanto para o comércio como para a indústria. Os maiores danos são causados pelas larvas que destroem a polpa dos frutos. Pode ocorrer também perdas devidas ao apodrecimento, que se manifesta com a contaminação de fungos, através dos orifícios feitos pelas fêmeas duran

---

1 Profa. As. Doutor - Deptº de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - SP.
2 Aluna de Pós-Graduação em Genética da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - Nível de Doutorado.
3 Aluna de Pós-Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP.
4 Profa. no Deptº de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, MG, e Aluna de Pós-Graduação em Genética da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP.

te a postura dos ovos. Quanto aos demais gêneros, as espécies atacam geralmente caule, ovários em desenvolvimento ou sementes.

No Brasil, segundo d'ARAÚJO e SILVA & Cols.(1978), os tefritídeos estão representados por 13 gêneros: *Cecidochares*, *Eutreta*, *Neotephritis*, *Tomoplagia*, *Trupanea*, *Xanthaciura*, *Acrotaenia*, *Cryptodacus*, *Hexachaeta*, *Pseudodacus*, *Rhagoletis*, *Ceratitis* e *Anastrepha*. Os seis primeiros gêneros estão representados por espécies que infestam inflorescência e capítulos, produzem cecídias e galhas em caules, ramos e pedúnculos florais de muitos vegetais. As espécies dos três últimos gêneros atacam geralmente, tanto frutos silvestres como frutos cultivados de grande importância econômica.

Entre as espécies que atacam frutos, destacam-se as dos gêneros *Ceratitis* e *Anastrepha*, as quais apresentam uma ampla distribuição geográfica. O gênero *Ceratitis* se faz presente com uma única espécie, *Ceratitis capitata* (WIEDEMANN, 1924) a qual frequentemente infesta variedades de frutos introduzidos. Frutos silvestres em geral são infestados pelas espécies do gênero *Anastrepha*. Esse é exclusivo da região Neotropical (ZUCCHI, 1977), o qual foi descrito por SCHINER (1868). Taxonomicamente, é de fácil identificação pelo característico padrão alar, pela presença de um par de disco escuro na base da bainha do ovipositor e as espécies são reconhecidas principalmente pelo ápice do ovipositor.

Das 153 espécies que pertencem ao gênero *Anastrepha*, 60 ocorrem no Brasil. Recentemente ZUCCHI (1979), baseando-se em características do ovipositor, relacionou 17 espécies pertencentes ao "complexo fraterculus", ocorrentes no Brasil e, dessas, duas A. *sororcula* ZUCCHI, 1979 e A. *zenildae* ZUCCHI, 1979, são novas, ambas ocorrendo na região de Ribeirão Preto.

As espécies do gênero *Anastrepha* se constituem em uma das principais pragas agrícolas da América do Sul e Central, México e em menor frequência, no Sul dos Estados Unidos (Flórida, Califórnia e Texas).

Na América do Sul, mais especificamente no Brasil, em levantamento feito por MALAVASI & MORGANTE (1980), as moscas-das-frutas ocorrem em grande variedades de hospedeiros de regiões ecológicas bastante diversas. As espécies de *Anastrepha* são as mais comuns atacando diversos hospedeiros enquanto que, *Silba* spp. e C. *capitata* ocorrem em menor frequência. Resultados semelhantes para as espécies do gênero *Anastrepha* foram observados em hospedeiros das diversas localidades da região de Ribeirão Preto (BRESSAM, 1981). Dos 11 hospedeiros relacionados na tabela 1, todos apresentam-se infestados pelas espécies de *Anastrepha* e somente dois por C. *capitata*.

A distribuição de frequência das espécies de *Anastrepha*, C. *capitata* e do inimigo natural, o micro-hymenoptero, *Doryctobracon areolatus* Szèphigeti (*Opius cereus*, Gahan e *Opius cereus*, Gahan e *Opius saopaulensis*, Fisher) nos períodos de mar-

ço a dezembro de 1979 e de janeiro a abril de 1980, em um pequeno pomar de propriedade da COPERSUCAR no município de Sertãozinho, SP está representada na figura 1 (BRESSAN, 1981).

O pico máximo de frequência de *Anastrepha* ocorreu nos meses de janeiro, março e abril, os quais correspondem à fase final de maturação da carambola e ciriguela. Níveis reduzidos dessas espécies obtidos nos meses de junho, julho e agosto, os quais correspondem ao período de inverno, com temperatura, umidade relativa e pluviosidade baixas. Essas condições no entanto, parece favorecer a espécie *C. capitata* que ocorre em níveis consideráveis nas diversas variedades de *Citrus*.

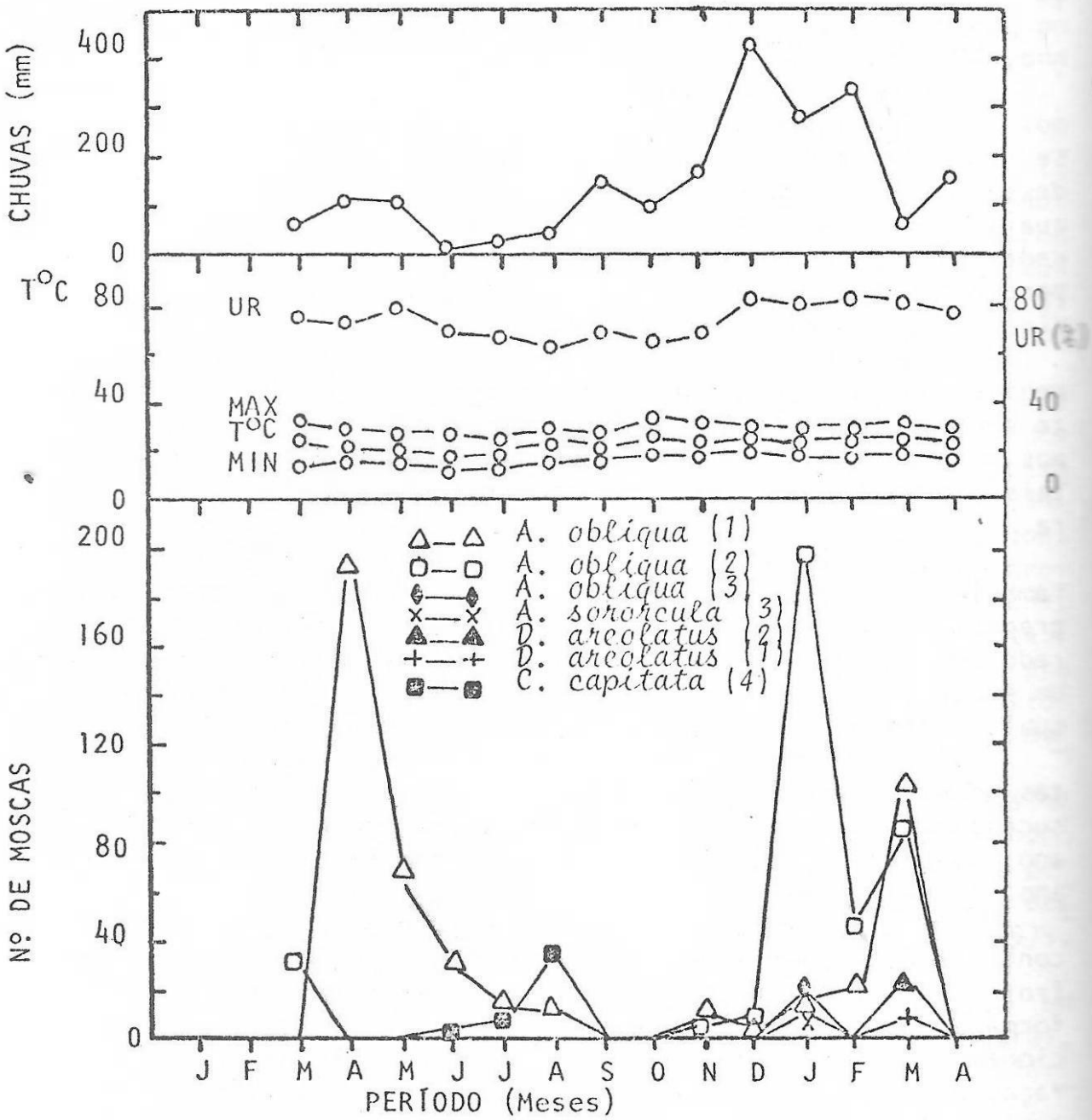
Nos meses de setembro e outubro, nenhuma mosca foi registrada nas armadilhas. Nesses períodos, a praga provavelmente encontrava-se em um nível populacional muito baixo, devido aos movimentos migratórios provocados pelas adversidades ambientais e pela redução do número de frutos disponíveis para postura.

Em novembro, com o início da frutificação da Carambola, ciriguela e goiaba, a frequência de *Anastrepha* aumentou gradativamente atingindo o pico máximo em janeiro e um pico mais reduzido em março do mesmo ano. Nesse período observa-se também um aumento na frequência do microhymenoptero, *D. areolatus*, a qual é mais acentuada na ciriguela do que na carambola e goiaba.

Como se observa, essas espécies de moscas-das-frutas assumem uma importância muito grande, pois, apresentam uma sucessão de hospedeiros, ou seja, estão presentes durante todo o ano, atacando hospedeiros que frutificam em diferentes épocas do ano.

Com base neste comportamento, algumas medidas de controle podem ser sugeridas, como por exemplo: a destruição de fruteiras silvestres próximas dos pomares, assim como evitar a formação de pomares próximos a cafezais, pois tais plantas funcionam como excelentes reservatórios naturais de praga; a liberação de micro-himenopteros, desde que sejam utilizados no controle químico inseticidas seletivos ou mais seletivos àqueles parasitos e o ensacamento dos frutos na fase inicial de sua maturação, citado como método preventivo para goiaba e nespera por VAN DER MOLEN (1982).

Diante do perigo que essa praga representa para a fruticultura brasileira, pesquisadores se reuniram para desenvolverem programas de controle, baseados em sólidos conhecimentos os diversos aspectos básicos da biologia das espécies em questão. Inicialmente estudos que tratavam das medidas de controle de *C. capitata* foram realizados por PUZZI & ORLANDO (1957 a e b) e mais recentemente por SALGADO (1974). Outros grupos desenvolvem estudos no sentido de estabelecer novas técnicas, visando a aplicação de métodos mais eficientes de controle, ou seja, o controle integrado. Entre muitos podem destacar, os relacionados com a biologia básica das espécies do gênero *Anastrepha* e de



LEGENDA: (1) carambola; (2) ciriguela; (3) goiaba; (4) mexerica.

FIGURA 1 - Frequência das moscas das frutas e de parasitas em diferentes hospedeiros em Sertãozinho, SP., 1979 e 1980.

seus inimigos naturais, os micro-himenopteros* *D. areolatus*, *Opius bellus* GAHAN, 1930* *Aphaereta anastrepha* (MUESEBECK, 1958)* desenvolvido por TELES DA SILVA & Cols.[1]; os relativos a nutrição básica das espécies A. *obliqua* e C. *capitata*, ZUCOLOTO & Cols.[2]; os relacionados com a genética de populações de A. *fraterculus* e C. *capitata* por MORGANTE & Cols.[3] e ainda os relacionados com o desenvolvimento da técnica do macho estéril em C. *capitata* por WIENDEL & Cols.[4] e com os aspectos taxonômicos das espécies brasileiras de *Anastrepha* SCHINER, 1868, do "Complexo fraterculus" por ZUCCHI & Cols[5].

No desenvolvimento típico destes tefritídeos, as fêmeas depositam seus ovos a pequena profundidade, sob a epiderme dos frutos, preferencialmente ainda imaturo. Dos ovos eclodem as larvas, as quais passam por 3 instar. A larva do 1º instar é pequena (± 1 mm), e permanece próxima ao local de postura, alimentando-se da polpa do fruto (endocarpo). Nos estágios seguintes (2º e 3º instar), as larvas escavam galerias na polpa do fruto com auxílio dos ganchos bucais, destruindo total ou parcialmente a polpa, determinando a deterioração do fruto por fermentação.

A tabela 2 apresenta a duração dos estágios embrionários e pós-embrionários para três espécies do gênero *Anastrepha* em laboratório (SIMÕES, inf. pessoal).

	ESPÉCIES		
ESTÁGIOS	A. *obliqua*	A. *Asororcula*	A. *fraterculus*
Ovo	7,8 ± 0,02	6,9 ± 0,08	6,4 ± 0,08
Larva	24,2 ± 0,13	23,3 ± 0,8	28,9 ± 0,76
Pupa	23,2 ± 0,1	21,5 ± 0,03	22,0 ± 0,10

TABELA 2 - Desenvolvimento embrionário e pós-embrionário (duração em dias) para A. *obliqua*, A. *Asororcula* e A. *fraterculus*. (SIMÕES inf. pes.).

* Identificação do material pelo Dr. C. van ACHTERBERG - Rijksmuseum van Natuurlijke - Historie - Leiden.

1 F.F.C.L.R.P. - USP - Deptº de Biologia - Setor de Zoologia, Ribeirão Preto, SP.

2 F.F.C.L.R.P. - USP - Deptº de Biologia - Setor de Fisiologia - Ribeirão Preto, SP.

3 Instituto de Biociências - Deptº de Biologia - USP, SP.

4 CENA - ESALQ - Piracicaba - SP.

5 ESALQ - Deptº de Entomologia - Piracicaba, SP.

As larvas caminham geralmente muito pouco quando deixam os frutos para atingirem o local adequado para pupação. Para A. *obliqua* a distância média percorrida pelas larvas foi de 1,8 ± 0,2 cm (BRESSAN, 1981). Do total de pupas analisadas 71% foram encontradas sob a área dos frutos e 29% fora dessa área. Removendo o fruto, o solo apresenta-se úmido e menos rígido devido às substâncias liberadas durante o período de apodrecimento. Essas condições, provavelmente facilitam a penetração da larva no solo e, consequentemente oferecem proteção contra possíveis predadores de solo muito comuns nestes locais (formigas do gênero *Crematigaster* e *Solenopsis*, aranhas e pássaros). BATEMAN (1972) em revisão para as moscas das frutas considerou as formigas como um dos mais importantes predadores de solo. Elas tem sido observadas carregando larvas maturas, pupas e recém-emergidos.

Larvas de outras espécies caminham distâncias consideráveis através de saltos que distam 20,3 - 38,1 cm. Este comportamento é característico de larvas do 3º instar de desenvolvimento, como por exemplo, larvas de C. *capitata*. Segundo CHRISTENSON & FOOTE (1960) este comportamento parece estar ausente em muitas ou em todas espécies do gênero *Anastrepha*.

No geral as larvas das moscas das frutas após atingirem o desenvolvimento máximo exibem um marcante geotactismo, desaparecendo rapidamente no solo, onde tem início a formação do pupário do tipo Coarctata. Em alguns casos, entretanto, podem empupar sob folhas, diretamente ao nível do solo sob o fruto ou no interior do mesmo sob condições adversas.

Nos casos em que a larva consegue escavar o solo, a profundidade atingida pela larva varia com as características do mesmo. BRESSAN (1981) estudando o comportamento larval de A. *obliqua* em 3 substratos diferentes (terra, areia e serragem), obteve uma profundidade média de 2,6 ± 0,1 cm para um intervalo de distribuição de 0,5 - 13,5 cm. Essa distribuição varia com o substrato, a qual influência a porcentagem de emergência nos diferentes tipos de substratos. Para a terra a profundiade observada foi de 3,2 ± 0,2 cm para um intervalo de 0,5 - 13,5 cm, enquanto que, para os substratos areia e serragem, as profundidades média foram de 2,3 ± 0,1 cm e 2,1 ± 0,1 cm para os intervalos de 0,5 - 11,5 cm e 0,5 - 7,5 cm, respectivamente. Nos substratos terra e areia, onde as profundidades são maiores, as porcentagens de emergência foram baixas, 55,7% e 67%, enquanto que no substrato com profundidades menores (serragem), a porcentagem de emergência foi maior (82%). Uma redução de 99% na porcentagem de emergência de *R. indifferens* foi observada por ALINIAZZE (1974), em solo arenoso para um intervalo de distribuição das pupas entre 10,2 - 15,2 cm de profundidade.

De acordo com esses resultados, pupas em profundidades próximas à superfície do solo facilita a trajetória do adulto. Se ao contrário, o adulto estiver muito abaixo do nível

do solo terá maior dificuldade para alcançar a superfície, podendo em muitos casos morrer antes mesmo de atingir seu propósito. Em algumas situações, nas quais as pupas de *A. obliqua* se encontravam a 10,0 cm abaixo do nível do solo, BRESSAN (1981), verificou que os adultos emergiam dos pupários, mas, não conseguiam atingir à superfície. Tais considerações estão relacionadas com o comportamento de emergência dos tefritídeos descritos por CHRISTENSON & FOOTE (1960). Os adultos após romperem os pupários, iniciam uma trajetória através do solo em direção à superfície por meio de contrações e alongamentos do corpo e ptilino, antes que as patas e as asas sejam utilizadas para a locomoção. Geralmente caminham em direção à superfície, embora nem sempre na vertical. Em solos compactos, onde a locomoção se torna mais difícil, estes insetos procuram fendas ou locais menos rígidos para atingirem a superfície.

Além das características do solo, a umidade também pode influir na porcentagem de emergência desses insetos. Em experimentos onde adicionava-se 50 ml de água nos diferentes tipos de substratos em intervalos de 48 horas, as pupas se concentravam nas camadas superficiais nas quais a umidade era menor. Nas camadas mais profundas e com excesso de água o número de pupas era muito pequeno. Situação inversa foi observada em potes com os mesmos tipos de substratos mas, sem a adição de água. Nessas condições, as pupas atingiam camadas mais profundas e menos úmidas. Entretanto, no substrato areia, a frequência das pupas foi alta a 2,5 cm de profundidade, independente do substrato estar ou não úmido. Nesse substrato, a água adicionada escoava rapidamente, não interferindo na distribuição das pupas.

Sob condições de sol constante a situação foi totalmente inversa. Para todos os substratos analisados, as porcentagens de emergência dos adultos foi igual a zero para as pupas situadas entre 0,5 e 2,0 cm de profundidade e um pouco mais elevada para as pupas situadas a 10,0 cm de profundidade. Sob condições de insolação constante, as camadas superficiais dos substratos tornavam-se secas e rígidas devido à incidência direta dos raios solares. Em consequência disso, as pupas nessas camadas apresentavam-se de cor escura e mortas, em razão da provável perda de água provocada pelas altas temperaturas. Desta forma, a porcentagem total emergência dos adultos nestas condições foi muito baixa (2,1%) enquanto que a obtida em condições de sombra constante (área sob a copa da planta hospedeira) foi de 40%. BACKER e Cols. (1944 c.f.) CHRISTENSON & FOOTE, 1960) existe uma relação direta entre a perda de umidade (peso corporal) e a porcentagem de emergência dos adultos de *A. ludens*.

Tais informações sobre o comportamento biológico da praga são importantes pois, permitem a aplicação de técnicas de manejo associadas à colheita e ao enterro dos frutos infestados em valetas com no mínimo 20 cm de terra socada por cima e tela, a aplicação de um sistema periódico de drenagem, a exposição

direta dos frutos ao sol ou a adição de uma cobertura que favoreça a colonização de patógenos específicos para as pupas.

Os recém-emergidos apresentam coloração clara, asas enrugadas e ptilino proeminente. Procuram abrigo em folhas, galhos ou em objetos existentes no chão. Evidentemente que procuram abrigo, pois caso contrário, seriam facilmente predados por aranhas, formigas e pássaros. A emergência ocorre no período matinal, sendo 87,7% dos casos entre 8 - 10 horas e 10,3% entre 14 - 16 horas. Esses períodos podem variar com os períodos chuvosos ou nublados. Alguns minutos ou até várias horas, dependendo da espécie, as asas se expandem e endurecem adquiridno a pigmentação característica do inseto.

Nesse período o adulto apresenta movimentos rápidos, seguidos de vôos em círculos. Explora a superfície dos frutos e folhas com a probóscide, a procura de alimentos necessários para a sobrevivência e maturação sexual. Nessa fase, o controle pode ser feito através de iscas envenenadas, uma vez que, são fortemente atraídas pelas substâncias atrativas associadas ao inseticida. As proteínas hidrolisadas são as substâncias que apresentam maior capacidade atrativa sobre as moscas dos frutos, o que significa maior eficiência de controle.

Em experimentos realizados no campo para testar a capacidade atrativa de 4 substâncias sobre A. *obliqua*, demonstraram uma preferência acentuada pela substância II (triturado de flor, *Cosmos sulphureus*, água e açúcar, ^{r}R-R=23, 0; $P < 0,05$; 3 gl; n= 24). A substância I proteína hidrolisada à 20% foi a segunda mais atrativa, seguida das substâncias III (proteína hidrolisada à 20% e triturado de flor) e IV (água e açúcar) (BRESSAN, 1981). Os dados obtidos estão representados na figura 2.

Segundo PUZZI (1957b) a importância da "atração em massa" exercida pela isca envenenada no controle das moscas dos frutos deve ser considerada, apesar de haver algumas restrições, quanto a extensão da área a ser tratada. Em grandes pomares, o tratamento é mais eficiente do que o realizado nos pomares menores, e, em áreas inferiores a 0,5 ha, o tratamento com isca envenenada contra essas pragas tem sua eficiência diminuída.

Dentro do ciclo diário, as atividades das moscas nos hospedeiros se organizam em relação aos períodos do dia, iniciando com os primeiros raios solares e terminando com o pôr do sol. Os períodos iniciais e finais das atividades diárias estão caracterizados por um número pequeno de moscas, as quais em geral são observadas em repouso (asas sobre o abdome e movimentação constante da prosbócide) na face inferior das folhas dos hospedeiros.

Nos períodos em que a temperatura diminui e a Umidade relativa se eleva, a frequência das moscas aumenta nos frutos e nas folhas da parte interna e média do hospedeiro. Os comportamentos mais frequentes nesses períodos são: alimentação, postura e provavelmente cópula.

A distribuição de frequência nas diferentes horas do dia está caracterizada em alguns casos, por dois picos, os quais, compreendidos entre 8 - 10 e 14 - 16 horas. Esses picos podem variar de um ano para outro e nos diferentes hospedeiros. Tais deslocamentos estão relacionados com a existência ou não de vegetação ao redor dos hospedeiros, que determina as variações de temperatura, umidade relativa e intensidade luminosa nas diferentes horas do dia nos hospedeiros. Consequentemente, a frequência das moscas nos hospedeiros, a qual está associada a esses 3 fatores ambientais, pode apresentar variações.

Nos períodos de maior frequência é marcante a presença de fêmeas e de machos a procura de alimentos, de fêmeas em atividade de postura e de machos a procura de fêmeas receptivas para cópula.

Tanto os machos como as fêmeas, geralmente alimentam-se em frutos caídos no chão ou em frutos nos hospedeiros, perfurados por outros insetos ou pássaros. É muito frequente observar fêmeas alimentando-se do exsudado de frutos, após furar os mesmos com o ovipositor. Em muitos casos, tanto os machos como as fêmeas marcam a superfície dos frutos ou das folhas com gotículas liberadas pela probóscide, as quais logo em seguida são sugadas. Uma preferência por flores de *Cosmos sulphureus* (compositae) foi observada em *A. obliqua* em condições de laboratório, quando mantidas em recipientes com suco de laranja ou de cajá-mirim. Após um período de 24 horas, os conjuntos de flores (capítulos) apresentavam-se totalmente danificados e as folhas marcadas com secreções. Segundo DELEVORYOIS (1971), os membros da família das compostas apresentam um arranjo floral em capítulo, o qual possibilita a visita dos insetos a muitas flores individuais, atraídas que são por secreções produzidas pelos órgãos florais acessórios (nectários). Experimentos com *R. completa* Cresson têm demonstrado que, em determinadas condições, partículas sólidas podem ser sugadas após serem umedecidas por secreções salivares ou por líquidos regurgitados (BROOKS, 1921, c.f. CHRISTENSON & FOOTE, 1960).

Além da alimentação as fêmeas apresentam intensa atividade de postura nos diferentes períodos do ciclo diário. De acordo com observações realizadas por BRESSAN (1981) em condições naturais, o comportamento de postura apresenta 4 etapas a seguir: 1) escolha do sítio de postura; 2) defesa do sítio de postura; 3) deposição dos ovos e 4) limpeza das partes do corpo.

Na primeira fase, a fêmea explora o fruto com a probóscide ao mesmo tempo que arrasta a bainha do ovipositor sobre sua superfície. A fêmea pode permanecer no fruto ou voar para outros próximos.

A liberação de ferômonios durante o arrastamento do ovipositor foi proposto por PROKOPY & Cols. (1982) em *A. fraterculus* (Wiedemman). Evidências da presença desse ferômonio em *A. obliqua* foram registradas por SIMÕES (inf. pes.) em condições

de laboratório. Segundo suas observações, nos períodos de intensa atividade de postura, os receptáculos apresentam-se totalmente marcados por secreções liberadas pelas fêmeas. Nestas condições, a fêmea visita o receptáculo, mas, não efetua posturas. Um retorno dessa atividade é obtido quando os recepátculos são substituídos por outros novos. Para muitos outros, FERON (1962), PRITCHARD (1969) e SEVERIN & Cols. (1914, c.f. CHRISTENSON & FOOTE, 1960), a escolha do sítio de postura pelas espécies multivoltinas envolve tanto estímulos olfativos como visuais e táteis.

Uma preferência acentuada por armadilhas de forma esférica de cores amarela e verde em relação as de cores branca e vermelha foi observada por BRESSAN (1981) em *A. obliqua*. Tal preferência, provavelmente está associada com a cor verde dos frutos imaturos, nos quais as fêmeas efetuam postura, com a das folhagens que são frequentemente visitadas por machos e fêmeas e com os diferentes tons de amarelo e laranja dos frutos nos estágios de amadurecimento. Experimentos realizados por SIMÕES (inf. pess.) em condições de laboratório, mostrou preferência semelhante de *A. obliqua* e *A. sororcula* pelas cores dos receptáculos de postura de forma semi-esférica. Para *A. bistrigata* e *A. fraterculus*, ao contrário das duas espécies anteriores, a cor preferida foi a vermelha. Além da cor, essa mesma autora, observou que a textura é também um fator importante na escolha do local de postura. Recentemente VAN DE MOLIEN (1982), após realizar experimentos com frutos ensacados concluiu, que a visão é o fator primordial na localização do hospedeiro em *A. fraterculus* (Wiedemman).

Esses resultados sugerem que a escolha do sítio de postura nessas espécies envolve uma associação de estímulos visuais, relacionados com a discriminação dos diferentes hospedeiros, olfativos e táteis responsáveis pela escolha do local de postura.

A segunda fase é facultativa e tem início após a escolha do sítio de postura. A fêmea permanece junto ao local, escolhido com uma das asas em posição vertical (descreve um ângulo de aproximadamente 90º em relação ao corpo), enquanto que, a outra permanece em repouso sobre o abdome. Exibe movimentos laterais, modificando alternadamente as posições das asas ao mesmo tempo que move a bainha do ovipositor para cima e para baixo. Se houver a aproximação de uma outra fêmea ou de um outro inseto, a fêmea investe contra o "inimigo", tocando-o com a probóscide até que deixe o fruto. Em algumas observações esta fase não foi registrada.

A intensidade com que este comportamento ocorre em *A. obliqua*, foi quantificada em laboratório por POLONI (1981), através do desgaste alar. Em condições de cativeiro o desgaste alar é muito acentuado, principalmente nos períodos subsequentes aos de cópula e postura. Esse comportamento de sinalização diminui de intensidade em fêmeas acasaladas e que já efetuaram postu-

ra.

A terceira fase têm início quando a fêmea, após caminhar sobre o fruto, pára no local escolhido, esticando as patas posteriores. Em seguida toca o fruto com a bainha do ovipositor, que dobrada e presa pelo rasper ao fruto, forma um ângulo de 45º em relação ao abdome. Com movimentos rítmicos do abdome, a fêmea alarga o orifício com o ovipositor, preparando uma câmara onde deposita os ovos. O número de ovos depositados varia entre as espécies de moscas. Para A. *obliqua* tanto em condições naturais (BRESSAN, 1981) como de laboratórios (SIMÕES inf. pess.) foi observado 1 ovo/puntura. Uma variação entre 1-4 ovos/puntura foi observada para A. *sororcula* e 12 ovos/puntura para C. *capitata* em laboratório.

O término da postura é caracterizado pela extinção desses movimentos e pela retirada do ovipositor do fruto. A fêmea arrasta o ovipositor na superfície do fruto liberando uma substância escura que marca o local de postura. Em seguida a fêmea pode inserir novamente o ovipositor no fruto ou iniciar a 4ª fase (limpeza das diversas partes do corpo).

Na 4ª fase, a fêmea fricciona com o 3º par de patas o abdome, as asas e o ápice do ovipositor, que permanece ainda fora da bainha. Com as patas posteriores realiza a limpeza da cabeça, antenas e probóscide. Comportamento semelhante foi observado por POLLONI (1981) em A. *obliqua*, A. *sororcula* e A. *bistrigata* em condições de laboratório.

Os machos dentro do ciclo diário de atividades nos hospedeiros visita frutos e folhas provavelmente à procura de fêmeas receptivas para cópula ou à procura de alimentos. Do total de moscas capturadas pelas armadilhas nos períodos de testes do campo, a frequência de fêmeas foi maior (631) do que a do macho (524) ao nível de 5% ($X^2 = 9,9$; $P < 0,05$; 1 gl).

Entretanto, estes resultados não expressam a proporção real dos sexos, uma vez que, fêmeas em fase de postura poderiam ter sido atraídas em maior número pelas armadilhas. Diante dessa possibilidade, a proporção dos sexos foi calculada através do número de machos e fêmeas emergidos em laboratório oriundos de frutos coletados nos hospedeiros. Os calculos demonstraram que o número de macho é maior que o número de fêmeas ao nível de 5% ($X^2_o = 12,0$; $p < 0,05$; 1 gl).

Essa proporção vantajosa de macho em condições naturais, provavelmente está associada com os mecanismos envolvidos na elaboração da corte. Segundo BATEMAN (1972), a formação de agregados de cópula é um fator determinante na ocorrência desse comportamento nas espécies tropicais, pertencentes aos gêneros *Anastrepha*, *Dacus* e *Ceratitis*. Além desse, outros como o da sensibilidade às variações de intensidade luminosa, produção de feromônios sexuais e produção de som são utilizados como estímulos na elaboração do comportamento de corte dessas espécies.

Em condições naturais, os machos adultos de A.

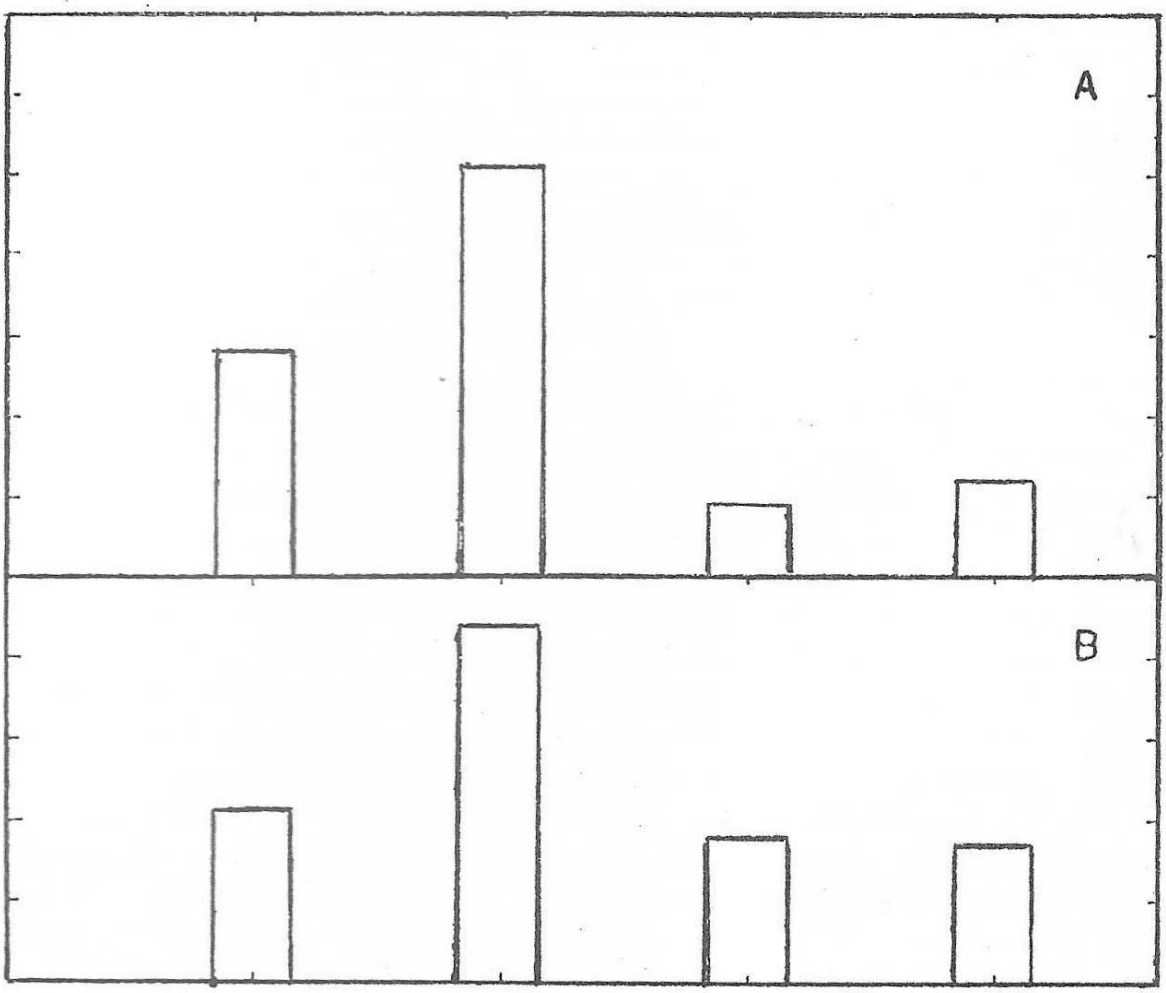


FIGURA 2 - Porcentagens de A. *obliqua* coletadas em armadilhas de plástico de forma cilíndrica colorida em branco associada às substâncias atrativas I, II, III e IV na carambola e ciriguela nos anos de 1978 (B) e 1979 (A). Sertãozinho - SP.

obliqua voam rapidamente em círculo de uma folha para outra, enquanto exibem dilatações pleurais do 3º, 4º e 5º segmento abdominal e batimento alar muito rápido, alternando com movimentos semelhantes à trajetória de remos em movimentos. Outros machos que deles se aproximam, passam a exibir o mesmo comportamento. (BRESSAN, 1981). Esse mesmo comportamento é apresentado por machos da mesma espécies, a partir do 7º dia de idade em laboratório (POLLONI, 1981).

Estudos morfológicos feito por TELES DA SILVA (1978) em machos e fêmeas de A. *obliqua* demonstraram que a dilatação do abdomen dos machos resultam do aumento da porção distal da glândula salivar que exercem pressão, juntamente com hemolinfa, sobre as células das glândulas pleurais nos 3º, 4º e 5º segmentos abdominal, o que não ocorre nas fêmeas, pois estas apresentam glândula salivar típica e células epidérmicas normais. Tais glândulas são semelhantes às descritas por NATION (1974) em machos de A. *suspensa*, por FLETCHER (1969) em machos de *Dacus tryoni* e por FÉRON (1962) em machos de C. *capitata*, as quais são produtoras de um ou mais feromônios sexuais.

A sequência do comportamento de cópula das espécies A. *obliqua*, A. *sororcula*, A. *bistrigara* e A. *pseudoparallela* em laboratório foi descrita por POLLONI (1981).

Nas quatro espécies, a cópula tem início após o salto ou vôo do macho sobre o dorso da fêmea. Nesta fase, o macho toca com a probóscide o vértice da cabeça da fêmea e com o 3º par de patas tenta erguer o ovipositor. Se a fêmea estiver receptiva ocorre a introdução do aedegus. Após a introdução o macho permanece horizontalmente sobre a fêmea, segurando-a com as patas. Há coincidência entre as regiões do corpo de ambos nas três espécies: A. *obliqua*, A. *sororcula* e A. *pseudoparallela*. Em A. *bistrigata* a posição do macho difere das demais espécies estudadas, por não haver uma coincidência das regiões do corpo. O macho desta espécie é ligeiramente deslocado para trás, em razão do grande tamanho da bainha do ovipositor da fêmea, que forma com o abdome, um ângulo de 60 ou 90 graus durante o acasalamento.

Durante a cópula, as fêmeas de A. *obliqua* e A. *sororcula* param de mover-se, ficando com as asas em posição normal, enquanto que as fêmeas de A. *bistrigata* movem-se bastante e as de A. *pseudoparallela* podem até se alimentar durante o acasalamento.

Toda vez que a fêmea se movimenta, o macho agita as asas e toca com a probóscide o vértice da cabeça das fêmeas de A. *obliqua*, A. *sororcula* e A. *pseudoparallela* e o mesotórax de A. *bistrigata*. Em A. *sororcula* o movimento das asas dos machos parece ser mais intenso que nas demais espécies e o número de toques com a probóscide no vértice da cabeça da fêmea parece ser mais frequente em A. *pseudoparallela*. Essas modificações dos machos servem provavelmente para evitar a interrupção da có-

TABELA 1 - Lista de hospedeiros das espécies do gênero *Anastrepha ceratitis* na região de Ribeirão Preto.

LOCALIDADE	HOSPEDEIROS	ESPÉCIES
Sertãozinho	* *Spondias purpurea* (ciriguela)	A. *obliqua* (100)
	* *Averrhoa carambola* L (carambola)	A. *obliqua* (100)
	* *Prunus persica* (L) Batsh (pêssego)	A. *obliqua* (61,0), C. *capitata* (21,8) e A. *sororcula* (16,4)
	* *Citrus* spp (laranja e mexerica)	A. *obliqua* (61,7) C. *capitata* (38,3)
	* *Psidium guajava* (goiaba)	A. *obliqua* (3,7), C. *sprprcula* (44,7) A. *bistrigata* (51,6)
	* *Myrcia jaboticaba* (jaboticaba)	-
Campus Universitário de Ribeirão Preto	* *Spondias lutea* L (cajá-mirim)	A. *obliqua* (100)
	* *Spondias purpures* (ciriguela)	A. *obliqua* (96,2), A. *sororcula* (3,8)
	* *Psidium guajava* (goiaba)	A. *obliqua* (70,9), A. *bistrigata* (8,7), A. *sororcula* (20,4)
	* *Eugenia uvlha* (uvalha)	A. *obliqua* (4,7), A. *sororcula* (92,6) C. *capitata* (2,7)
	* *Eugenia uniflora* (pitanga)	A. *sororcula* (100)
	* *Passiflora* (maracujá)	A. *pseudoparalleela* (100)
	* *Mangifera indica* L (manga)	A. *obliqua* (100)
Bebedouro	* *Psidium guajava* L (goiaba)	A. *sororcula* (10,5), A. *bistrigata* (89,5)
Stº Antonio da Alegria	* *Psidium guajava*	A. *sororcula* (82,9), A. *bistrigata* (17,1)

( ) Porcentagem de adultos em cada hospedeiro nas diferentes localidades,** hospedeiros introduzidos e * nativos.

pula. O macho ao tocar a fêmea deve liberar substâncias que diminuem sua agressividade a ainda no caso que apresenta vibração alar, pode haver a produção de estímulos olfativos através do espalhamento de feromônios ou estímulo auditivos através da produção de som. Em A. *suspensa*, a vibração alar do macho auxilia no espalhamento de feromônios sexuais (NATION, 1972).

O final da cópula em A. *obliqua*, A. *sororcula* A. *pseudoparallela* inicia-se com a descida do macho, o qual começa a dirigir-se para trás, enquanto a fêmea abaixa o ovipositor. Lentamente o macho desce tocando as patas na superfície e começa a locomover-se em direção oposta à da fêmea, efetuando um giro de 180º. Ambos ainda estão unidos e a separação ocorre quando se dirigem para direções opostas. Com movimentos das patas traseiras (3º par de patas) efetuam a separação completa dos órgãos genitais. Em A. *bistrigata* a fase final da cópula é diferente, pois o giro de 180º graus é realizado pela fêmea e não pelo macho como acontece nas outras espécies estudadas.

Existe um padrão de comportamento durante a cópula, mas algumas diferenças específicas foram analizadas. Como por exemplo, em A. *bistrigata* a cópula é mais rápida (em média de 19 a 22 minutos) que nas demais espécies estudadas e esses indivíduos são polígamos, enquanto os das outras espécies (A. *obliqua*, A. *sororcula* e A. *pseudoparallela*) as fêmeas são geralmente monogâmicas. A maturidade sexual em A. *pseudoparallela* é mais precoce e em A. *bistrigata* é tardia. O horário preferencial para a cópula de A. *obliqua* é o da manhã (entre 7 e 10 horas) enquanto que para A. *bistrigata* à tarde (entre 13 e 16 horas).

Uma única cópula foi registrada às 9 horas em condições naturais, a qual apresentou características comportamentais semelhantes às descritas por POLLONI (1981) em laboratório para A. *obliqua* (BRESSAN, 1981).

Para as espécies, cujas fêmeas são monogâmicas, a esterelização em massa por métodos físicos e químicos se apresenta como uma das alternativas de controle. O sucesso dessa metodologia foi obtido inicialmente por BAUNHOWER e cols. (1955) no controle da mosca da bicheira, *Cochliomyia hominivorax* na Ilha de Curaçao.

Neste trabalho foram discutidos alguns aspectos do comportamento das espécies A. *obliqua*, A. *sororcula*, A. *bistrigata* e A. *pseudoparallela*, os quais são importantes no desenvolvimento de técnicas integradas de controle das mesmas.

Referências Bibliográficas

ALINIAZEE, M.T. 1974 - The western cherry fruit fly, *Rhagoletis indifferents* (Diptera, Tephritidae). I - Distribution of the diapausino, pupae in the soil. *Can Entomol, 106: 909-912.*

BATEMAN, M.A. 1972 - The ecology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol*, 17: 493-518.

BRESSAN, S. 1981 - Aspectos Biológicos de algumas espécies do gênero *Anastrepha* Schiner, 1868. (Diptera, Tephritidae). Na região de Ribeirão Preto. Dissertação de Mestrado, FMRP - USP-SP.

CHRISTENSON, L.D. and FOOTE, R.P. 1960 - Biology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 5: 171-192.

D'ARAUJO e SILVA, A.G.; GONÇALVES, A.R.; GALVÃO, D.M.;GONÇALVES, A.J., GOMES, J.; SILVA, M.N. e SIMONS, L. 1968. Quarto catálogo dos Insetos que vivem nas plantas do Brasil e seus parasitas e predadores. Vol. 2. Ministério da Agricultura, Deptº de Defesa e Inspeção Agropecuária, R.J. 622pp.

DELEVORYAS, T. 1971 - Diversificação nas plantas. Trad. Aylton Brandão. Joly. São Paulo. Ed. Pioneira, 184 pp.

MALAVASI, A. & MORGANTE, J.S. 1980 - Biologia de moscas-das- frutas (Diptera, Tephritidae). II. Índice de infestação em diferentes hospedeiros e localidade. Rev. Brasil. Biol., 40(1): 17 - 24.

POLLONI, Y.J. 1981 - Aspectos do Comportamento Reprodutivo de Algumas espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* Schines, 1868 (Diptera: Tephritidae) em laboratório. Dissertação de Mestrado, FMRP-USP-SP.

PUZZI, D. & ORLANDO, A. 1957a - Ensaios de combate às "moscas-das-frutas" *Ceratitis capitata* e *Anastrepha*, sp, por meio de pulverizações de iscas envenenadas. O Biológico, 23(2): 21-26.

PUZZI, D. & ORLANDO, A. 1957-b. Ensaios para obtenção de sustanciais sob a forma liquida como atraentes para a mosca do Mediterrâneo *Ceratitis capitata*. Arquivos do Instituto Biológico 24: 137-149.

SALGADO, L.D. 1974 - Influência de substâncias atrativas, cores e formas de armadilhas na captura da "mosca-de-frutas" *Ceratitis capitata* (Wiedemann, N. 1824). (Diptera, Tephritidae). Dissertação de Mestrado, ESALQ, USP, Piracicaba, SP.

SCHINER, I.R. 1868 - Diptera (Art. 1) In: Reiser der osterreichische fregatte novava um die. Erde, Wien. Zool. 2 (Abt. 1 Sect. B).

VAN DER MOLEN, Y.F. 1982 - Dispersão e tamanho de uma população de *Anastrepha fraterculus* (Wiedemman) (Diptera, Tephritidae). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, SP.

ZUCCHI, R.A. 1979 - Novas espécies de *Anastrepha* Schiner. 1968. (Diptera, Tephritidae). Rev. Brasil. Entomol., 23(1): 35-40.

COMPORTAMENTO SOCIAL DE FORMIGAS

Carlos Roberto Ferreira Brandão*

As formigas podem ser consideradas como os insetos sociais dominantes, em termos numéricos, quanto a diversidade (nº de gêneros e espécies) e quanto a amplitude de distribuição. Existem no mundo, aproximadamente, 14.000 espécies de formigas, das quais apenas 8.000 conhecidas pela ciência, agrupadas em cerca de 250 gêneros, que constituem uma única família da ordem Hymenoptera.

A diversidade de tipos morfológicos entre as formigas é acompanhada pela diversificação de hábitos alimentares, modos de fundação de novas colônias, tipos de ninho utilizado e etc.

Todas as formigas conhecidas são verdadeiramente sociais, isto é, apresentam cuidado cooperativo com a prole, superposição de gerações e divisão de trabalho reprodutivo, onde apenas um pequeno grupo de indivíduos se reproduz, enquanto a maioria da colônia se constitue de operárias estéreis. Este fenômeno universal entre as formigas introduz algumas complicações no estudo da origem e evolução de seu comportamento social. Em abelhas e vespas ocorrem vários níveis de complexidade e desenvolvimento da socialidade, possibilitando, portanto, traçar esquemas filogenéticos que incorporem em dados de morfologia, ecologia e grau de evolução social.

Para estudar a evolução do comportamento social em formigas, tentou-se identificar padrões comportamentais e morfológicos, que representassem possíveis linhas evolutivas na família. As formigas diferem de todos os outros Hymenoptera, entre outros caracteres, pela presença de uma glândula na região posterior do tórax dos adultos, a glândula da metapleura, responsável pela produção de uma secreção ácida que impede o crescimento de microorganismos e possibilita ao grupo nidificar em lugares úmidos e pouco iluminados. Mesmo em formigas conhecidas sòmente a partir de fósseis se observa a presença desta glândula. O conhecimento de fósseis, entretanto, pouco colaborou na elucidação dos caminhos evolutivos seguidos pelas formigas, já que a maioria dos exemplares conhecidos são recentes, pondendo ser associados às formas atuais. No entanto, o descobrimento em 1967 de duas operárias fossibilizadas em âmbar do Cretáceo de Nova Jersey, USA e de 5 ninhos de uma subfamília australiana (Nothomyrmeciinae - previamente conhecida a partir de 2 operárias depositadas em Museu), possibilitou a Taylor (1978) sugerir o esquema filogenético mais certo entre os pesquisadores envolvidos atualmente com o estudo de formigas.

---

* Museu de Zoologia da USP - São Paulo - SP.

Estes dois fósseis foram a base para a descrição de uma nova subfamília, Sphecomyrmicinae, e já apresentam glândula de metapleura e outros caracteres que sugerem que, já no Cretáceo, os Formicidae eram verdadeiramente sociais.

Segundo este esquema de Taylor é possível caracterizar as 11 subfamílias, que constituem os Formicidas atualmente, como entidades morfológicas, comportamentais e ecológicas. Taylor separa as subfamílias em dois complexos, que teriam origem comum a partir de um ancestral semelhante a Sphecomyrmicinae. O complexo Poneroide possue o IV segmento abdominal "tubulado", isto é, os tergitos e escleritos deste segmento são firmemente soldados, não permitindo a expansão do abdomen. As formigas deste complexo possuem hábitos preferencialmente predador, já que a "tubulação" propicia uma área maior para inserção dos músculos ligados ao aparelho de ferrão. No caso das formigas com o IV segmento não "tubulado", complexo Formicoide, a dieta é geralmente líquida e a ingestão do alimento é acompanhada pela distensão do abdomen.

Na região neotropical, que compreende a América do Sul, América Central, parte do México e as Antilhas, ocorrem 6 subfamílias de Formicidae. Trataremos, em primeiro lugar, as do complexo Poneroide.

A subfamília Ponerinae, que reune os gêneros considerados mais generalizados da Neotropica, possue representantes com hábito, em geral, predador. A coleta é, como regra, individual, assim como a fundação de novas colônias por rainhas recém-fecundadas. Não se conhecem casos de regurgirtação de alimento entre os membros das colônias. Algumas espécies tem hábito alimentar bastante especializado, como por exemplo, as da tribo Cerapachyni, só predam outras formigas, enquanto as da tribo Amblyoponini são predadoras de centopéias.

Na subfamília Ecitoninae estão reunidas as formigas legionárias, também conhecidas entre nós por formigas correição. Um caráter que distingue os membros deste grupo é a redução universal do número de facetas oculares dos olhos compostos e o comportamento de nunca fazer ninhos permanentes. O ciclo de vida das colônias é extremamente complexo e sempre marcado por fases nômades e estacionárias. Dos quatro gêneros reunidos em Ecitoninae, apenas algumas espécies de *Eciton* já foram bem estudadas. Neste grupo ocorre sempre uma fauna associada, que acompanha a colônia mesmo nas fases nômades e que apresenta um interessante campo para investigação. A fundação de colônias, neste caso, se dá por "partição" da colônia original e ocorre na fase estacionária, onde os indivíduos se agrupam para formar um agregado denominado "bivac".

Os Myrmicinae tiveram sua origem, muito provavelmente, a partir de ancestrais semelhantes a alguns ponerines generalizados atuais. Esta é a subfamília mais abundante e a que apresenta maior diversidade de hábitos na região neotropical e

no mundo. Membros de duas tribos, Dacetini e Basicerotini, habitam o humus intersticial, onde se alimentam principalmente de insetos da ordem Collembola. Solenopsidini e Crematogastrini podem apresentar associações com plantas ou com homópteros. Pheidolini é especializada na coleta e armazenagem de sementes, sendo muito importantes na dispersão de algumas plantas. A tribo endêmica das Américas, Attini, onde estão reunidas as criadoras de fungos, cortam folhas para servir de substrato ao crescimento de um tipo especial de fungo, que por sua vez será o alimento das formigas em todas as fases de sua vida. Nesta tribo estão classificados os gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, conhecidas popularmente como saúvas e quem-quem respectivamente. Entre os Myrmicinae observa-se vários estágios de desenvolvimento social, mas, em geral, a coleta de alimentos é feita de forma cooperativa entre as operárias e se baseia e forma mais ou menos complexas de recrutamento por vias feromonal. Não há estudos sistematização sobre os modos de fundação de ninhos nesta subfamília.

O gênero *Pseudomyrmex* é o único representante neotropical da subfamília Pseudomyrmicinae. Em regras, as formigas aí reunidas são arborícolas, predadoras e tem visão altamente discriminativa e rápida. Na América Central são conhecidos casos em que estas formigas mantêm associações mutualísticas com plantas do gênero *Acacia*. As formigas destas espécies se alimentam lambendo os produtos açucarado produzidos em nectários da base das folhas. Ao mesmo tempo habitam cavidades nos espinhos das plantas e, para proteger sua fonte alimentar, "patrulham" a copa da árvore, o tronco e até o chão em redor da planta, impedindo que insetos herbívoros ou parasitas ataquem as *Acacia*. Pelo que se sabe hoje a função dos nectários destas plantas não está associada a nenhum de seus processos fisiológicos, sugerindo que tenha ocorrido um processo de coevolução entre estes insetos e as plantas que habitam.

Das subfamílias do complexo Formicoide as Dolichoderinae são as que apresentam situação taxonômica mais confusa. Também a origem desta subfamília ainda é motivo de debates entre os especialistas. Como regra geral, os Dolichoderinae mantêm associações com plantas, como por exemplo espécies do gênero *Azteca* só são encontradas em árvores de embaúba (*Cecropia*). O comportamento da maioria das espécies, a forma de dispersão das populações e o grau e tipo de associações que mantêm são praticamente desconhecidos.

A subfamília Formicinae apresenta alguns problemas particulares. Grande parte dos gêneros tem ampla distribuição no mundo. Alguns reúnem centenas de espécies, na sua maior parte, descritas de forma imperfeita. Generalizando-se, pode-se dizer que os Formicinae tem dieta líquida, mantêm associações com homópteros (membracídeos e afídeos) e não tem ferrão funcional. Suas glândulas de veneno são modificadas para produzir substâncias importantes na comunicação química: marcação de trilhas,

cheiro da colônia, recrutamento entre operárias e alarme. Os poucos trabalhos que tratam da fundação de colônias nesta subfamília dizem que o modo empregado varia entre espécies, sendo conhecidos casos de fêmeas recém-fecundadas fundam colônias em grupo ou isoladamente. Em uma segunda etapa, colônias poligínicas podem ser separar em unidades monogínicas, ou o contrário também pode ocorrer. De forma geral, o estado atual do conhecimento sobre os Formicinas é muito desigual entre os 40 gêneros, aproximadamente, que ocorrem na região neotropical.

Pode-se tentar levantar prioridades no estudo de formigas. Como espero que tenha ficado claro, a pesquisa básica é ainda fundamental. Parte considerável dos gêneros que aqui ocorrem necessita de revisão taxonômica urgentemente. O conhecimento sobre a biologia das espécies é muito fragmentário para permitir generilização confiáveis.

Estima-se que apenas cerca de 70% da fauna de formigas da região Neotropical esteja representada em coleções museológicas. Em muitos casos as técnicas de coleta não permitem o conhecimento total da fauna, como por exemplo, as formigas de humus são extremamente pequenas e só a coleta especial com funil de Berlese permite o acesso a este grupo. Outro segmento pouco estudado é a comunidade de copas de árvores de florestas tropicais e subtropicais. Supõe-se que as formigas sejam parte importante deste ecossistema, mas a coleta e, principalmente, a observação do comportamento destas espécies apresenta dificuldades óbvias.

O estudo da sistemática e evolução do comportamento social em formigas e outros insetos sociais não tem interesse apenas como subsídio para trabalhos de fundo econômico ou com objetivo sanitário, mas oferece possibilidade de se investigar problemas importantes ligados a teoria de Evolução e questões de filosofia das Ciências Naturais. Darwin, no capítulo da "Origem das Espécies" onde comenta as possíveis críticas à sua teoria, discute o fenômeno do aparecimento de operárias em insetos sociais. Como poderia uma classe de organismos estéreis ter acumulado caracteres próprio se não deixam descendentes? A tentativa de oferecer respostas a este e outros problemas concernentes à evolução do comportamento social em animais foi e tem sido a base para as pesquisas mais atuais e inovadoras sobre os níveis em que a seleção natural, como fenômeno universal, age sobre os organismos.

VISITA DAS ABELHAS SOCIAIS ÀS FLORES

Vera Lucia Imperatriz Fonseca*
Astrid Kleinert-Giovannini*

A abelha mais conhecida é a *Apis mellifera*, que produz mel em quantidade apreciável. O mel foi a primeira fonte de açúcar conhecida no Ocidente, e pinturas rupestres na Espanha já mostravam os homens tentanto obtê-lo com auxílio de fumaça.

Foi no século XIX, entretanto, que se desenvolveu o estudo das abelhas para a nossa cultura. Na verdade, a maior parte das espécies de abelhas (aproximadamente 90%) tem hábitos solitários. Somente algumas espécies são eusociais, ou seja, apresentam um cuidado com a prole, sobreposição de geração e uma casta reprodutiva. São verdadeiramente sociais as mamangavas (Bombinae), as abelhas sem ferrão (Meliponinae) e as abelhas do gênero *Apis* (Apinae). Os Bombinae têm grande distribuição geográfica, mas o maior número de espécies ocorre no hemisfério Norte, nas regiões tropicais e sub-tropicais ocorrem as Meliponinae, e as abelhas do gênero *Apis* são nativas da Europa, África e Ásia, apresentando 4 espécies (*mellifera, dorsata, florea* e *corana*). As abelhas são as maiores produtoras de mel, e podemos dizer que a *Apis mellifera* é o inseto mais estudado do mundo.

Há custos econômicos e benefícios associados à sociabilidade. Na agregação de muitos indivíduos em uma localidade, a necessidade de recursos aumenta linearmente com o tamanho do grupo. Entretanto, a disponibilidade de fontes em uma área é finita. Como consequência, numa colônia de insetos, assim como em outras agregações sociais, há limites na taxa de disponibilidade de recursos, no tamanho do grupo ou em ambos. Esses limites têm sido sujeitos à seleção natural através de mecanismos de aquisição de recursos e processamento dos mesmos.

As sociedades de insetos evoluíram especializando-se em uma ampla variedade de fontes alimentares, desenvolvendo várias estratégias de coleta. (O termo estratégia implica em um propósito, mas aqui é usado no sentido de um conjunto de adaptações que age integradamente e auxilia na sobrevivência). Na verdade, se examinarmos com cuidado, uma ampla variedade de comportamento dos insetos sociais parece estar diretamente associada às suas estratégias de coleta, e portanto à sua economia energética (Heinrich, 1978).

O modo pelo qual os animais comem depende da variedade de alimentos disponíveis e das características desses alimentos. Alimentos potenciais diferem com respeito à eficiência

---

* Departamento de Ecologia Geral do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo - São Paulo - SP.

com que podem ser encontrados e consumidos, à intensidade com que outros animais competem por eles, à vulnerabilidade à predação acarretada por seu uso e à maneira com que os fatores climáticos e outros fatores ambientais interferem neste uso. A gama de variabilidade de recursos encontrados durante o tempo de vida irá afetar os repertórios alimentares através de seleção natural e essa variabilidade de recursos pode ser fortemente afetada pelas relações entre os consumidores (Morse, 1980).

Levins (1968) sugeriu que uma alta eficiência na utilização do recurso é somente alcançada se o animal explorou poucos recursos. A pressão seletiva para uma exploração eficiente deve estreitar a gama de recursos usados, enquanto que a competição inter-específica e flutuações ambientais devem refletir a variabilidade ambiental e as interações bióticas experimentadas pelas espécies.

A competição por fontes de alimento e energia resultou em detecção, captura e mecanismos de processamentos eficientes de alimento. Não somente as abelhas competem por néctar e pólen, mas as plantas simultaneamente competem pelos serviços das abelhas. Se existe uma competição por néctar, as abelhas estão sob pressão seletiva para evoluir a eficiência de coleta. Mas um evento imprevisível, como um frio muito intenso, pode matar a maior parte das abelhas e então as plantas devem ser competidores efetivos para os polinizadores remanescentes, para poderem sobreviver (Heinrich, 1979).

As abelhas variam amplamente nas suas necessidades florais; um dos primeiros a reconhecer que os insetos demonstravam graus de preferência por plantas hospedeiras foi Löew (1884).

A vinda de naturalistas para o Brasil, no século XIX, foi reduzida. Em 1839, o Pe. Antonio Carneiro introduziu a *Apis mellifera* no Rio de Janeiro, pois necessitava de cera de abelhas para ofícios religiosos. Não há praticamente trabalhos sobre as abelhas do Brasil antes da introdução da *Apis mellifera*. Conhecemos hoje cerca de 200 espécies nativas de abelhas sem ferrão (Meliponinae) (Kerr & Maule, 1964) e 7 espécies de mamangavas (Bombinae), além de inúmeras espécies de abelhas solitárias.

Os naturalistas que estiveram no Brasil no final do século passado coletaram os primeiros dados sobre relação entre a flora e a fauna de abelhas existentes aqui.

Com a expansão da apicultura racional no Brasil, vários autores publicaram listas de plantas apícolas para *Apis mellifera*. Sobre as abelhas indígenas, além das observações dos naturalistas estrangeiros, alguns outros autores anotaram a visita a flores por essas abelhas ao estudar as relações entre a fauna e a flora.

A introdução da abelha africana (*Apis mellifera adansonii*) no Brasil, em 1956, e o começo de sua dispersão em 1957, marcou o início das pesquisas a respeito do impacto ecológico cau

sado sobre a fauna nativa.

Enquanto isso, nos EUA, o papel da *Apis mellifera* como polinizador vinha sendo alvo de vários estudos e a linha de pesquisas continuou a se desenvolver neste sentido. Em 1933, Pearson realizou um trabalho pioneiro sobre as relações ecológicas entre abelhas e flores, na região de Chicago. Sugeriu que *Apis mellifera* é tão comum e uma coletora tão eficiente de pólen e néctar que influenciava a distribuição das abelhas nativas, diminuindo os suprimentos alimentares, especialmente em anos desfavoráveis. Morse (1960) coletou as abelhas de diversas espécies de plantas visitadas tanto por *Apis* como por abelhas nativas no nordeste dos EUA e verificou que das 17.743 abelhas coletadas, 6.386 (36%) eram *Apis*. Esta é uma representação muito grande para uma espécie. As *Apis* podem, portanto, influenciar profundamente os padrões de coleta de abelhas selvagens, monopolizando recursos favoráveis em alguns locais.

A linha de pesquisas desenvolvida nos EUA e na Europa com relação à divisão de recursos tinha como objetivo principal de estudo as várias espécies de *Bombus* (mamangavas). Esses trabalhos forneceram a base para a melhor compreensão das relações abelha-flor-ambiente e, dentre eles, os estudos realizados por Bernd Heinrich, nos EUA, conseguiram delinear de uma maneira bem precisa os padrões de utilização de recursos apresentados por várias espécies de *Bombus*. Com relação ao impacto que as abelhas *Apis* tenham sobre as demais espécies nativas do hemisfério Norte, Ginsberg (1979) verificou que o efeito competitivo das *Apis* nas abelhas nativas provavelmente variava de ano para ano. Existiam diferenças anuais nos padrões de coleta que podiam ser devidas as mudanças na abundância de certas espécies de flores e disponibilidadede recursos alternativos no campo. Em outro trabalho (1983), o mesmo autor observou que as espécies de abelhas dividiam os recursos florais disponíveis, primariamente coletando em diferentes épocas da estação e visitando espécies de flores diferentes; as abelhas melíferas concentravam-se em espécies de flores diferentes das abelhas nativas.

Uma das maneiras de assegurar fontes limitadas é lutar por elas. Mas lutar por fontes alimentares ainda não obtidas é incomum. A maior parte das abelhas sociais é bem conhecida pela agressividade na defesa de seus ninhos, que contém a cria e alimentos, mas elas geralmente não interferem com outros coletores nas fontes alimentares mais naturais.

O primeiro requisito para o desenvolvimento da agressão é que ela seja bem sucedida. A questão básica parece ser: sob que circunstâncias a agressão pode ser bem sucedida, e quais as características necessárias aos insetos sociais para desenvolvê-la ?

Os trabalhos de Johnson & Hubbell (1974, 1975) foram muito importantes para a compreensão dos fenômenos que permitiam a coexistência de abelhas sociais em uma determinada área.

Eles estudaram, na Costa Rica, 5 espécies de abelhas indígenas que coexistiam. Observaram as interações entre elas em baterias artificiais (soluções açucaradas) e em flores. A maior das 5 espécies de abelhas, *Trigona silvestriana*, era a mais agressiva. Essas abelhas sempre deslocavam as outras espécies das baterias quando estas eram visitadas por 50-60 abelhas. Um par de abelhas agressivas poderia deslocar 50-60 abelhas da bateria, provavelmente como resposta à emissão de um feromônio de alarme.

A agressão era mais intensa entre colônias da mesma espécie. Depois de uma batalha de 2 dias entre 3 colônias de *Trigona corvina*, em uma série de 25 baterias, foram encontradas mortas 1812 abelhas; a maior parte delas foi encontrada junto às baterias de maior concentração de sacarose (2.5 molar). Após 2 dias cada colônia controlava exclusivamente um conjunto de baterias de alta qualidade (mais sacarose) dentre as 25 baterias com açúcares de concentrações variáveis. A agressão ocorreu também em fontes alimentares naturais. A presença de espécies mais agressivas reduziu significativamente o período de alimentação das espécies menos agressivas. O mesmo fato foi confirmado por Roubik (1978) nas suas observações sobre o impacto da introdução da abelha africanizada no tempo de visita às flores por abelhas do gênero *Melipona*. Outros trabalhos importantes sobre a divisão de recursos entre as abelhas indígenas sem ferrão foram os de Hubbell & Johnson (1977, 1978), Johnson (1980, 1981).

Esses estudos enfocavam as relações entre os membros de uma comunidade de abelhas e os diversos mecanismos utilizados por elas para evitar ao máximo a competição.

Há vários mecanismos que permitem a coexistência entre espécies agressivas e não agressivas. Inicialmente, as pequenas espécies não agressivas podem especializar-se em plantas bem espaçadas que dão relativamente pouco pólen e néctar. Tal quantidade de pólen e néctar é inadequada a abelhas grandes (Heinrich & Raven, 1972). A agressão na flor demonstrada por certas espécies de abelhas só tem sentido em fontes de alimento de alta qualidade (floradas compactas e com altas concentrações).

Em vez de utilizar somente fontes alimentares de baixa qualidade, algumas abelhas, como a *Trigona fulviventris*, empregam uma estratégia oportunística. As abelhas *Trigona fulviventris* não são especialistas, utilizando muitas espécies de flores. Elas eram sempre as primeiras abelhas a descobrir baterias e investigavam constantemente os novos objetos dos arredores. Possuíam muitas operárias que coletavam isoladamente, o que facilitava o encontro das fontes e a comunicação dessas fontes às companheiras do ninho, antes da chegada das abelhas mais agressivas à fonte (Johnson, 1980).

Alguns anos após a introdução da *Apis mellifera adansonii* no Brasil, começaram as preocupações sobre o impacto da grande população de *Apis mellifera* sobre a população de outras abelhas nativas. As abelhas sem ferrão se tornavam cada vez

menos frequentes, e as do gênero *Melipona* praticamente desapareceram das plantas herbáceas em São Paulo. Uma atenção especial passou a ser dada para a visita das espécies sociais às nossas flores, e à determinação de hábitos generalistas e especialistas para as várias espécies da comunidade.

As abelhas *Apis* possuem um sistema de comunicação muito eficiente, daí o seu grande sucesso na aquisição de recursos e na competição com as demais abelhas por fontes alimentares.

A dança com que as abelhas *Apis* comunicam a existência de uma fonte de alimentação às outras abelhas da colméia foi descrita por von Frisch (1967). Com esse sistema, a capacidade e a velocidade para recrutar novas campeiras é muito grande. Além disso, essas abelhas marcam as fontes de alimento com feromônios, monopolizando-as e impedindo ou diminuindo a ação de outras abelhas no local. Ao encontrar uma florada atrativa as *Apis mellifera* concentram-se nos locais onde as flores são mais densas.

Outra grande vantagem que elas possuem é sua grande plasticidade, pois elas são capazes de lidar com as condições mais adversas e explorar os mais variados recursos. Quando existe uma florada atrativa, a uma certa distância da colônia, elas dirigem-se para esse local e exploram-no se as condições climáticas forem boas (sol, temperatura alta, etc). Mas quando as condições climáticas mudam (chuva, temperatura baixa, etc), elas se voltam para as floradas menos atrativas que se situam mais perto do ninho. Isto confere a elas uma enorme capacidade de lidar com as mais diversas situações que se apresentam, causando um impacto muito grande na estrutura da comunidade em que vivem (Visscher & Seeley, 1982).

As mamangavas, por outro lado, que não possuem sistema de comunicação, dependem somente da sua capacidade em explorar determinadas fontes da maneira mais econômica possível, minimizando a quantidade de energia utilizada para um maior rendimento.

Com relação aos meliponíneos, algumas abelhas do gênero *Trigona* apresentam um sistema de comunicação tão eficiente quanto *Apis mellifera*. Elas também marcam as flores com feromônios e comunicam a localização de fontes as demais campeiras da colônia por meio de trilhas de odor (Lindauer & Kerr, 1960).

Algumas abelhas do gênero *Melipona* também têm capacidade de comunicar o achado de uma fonte alimentar, mas o fazem por um método que foi observado pelos mesmos autores acima citados. Quando uma campeira retorna com pólen à colônia e quando essa carga representa uma florada atrativa, a abelha emite um som característico que foi denominado "buzz-sound". Este vai informar às demais operárias que, por perto, existe uma fonte atrativa, não transmitindo porém a informação sobre a localização exata.

Diversos fatores influem na atividade de coleta

das abelhas: temperatura, umidade relativa, luminosidade, vento, chuva, disponibilidade floral e fatores internos da colônia (estado da cria, condições da colméia, presença de machos, etc.). Além disso, temos todos os fatores climáticos que influem na produção de pólen e néctar pelas espécies vegetais, morfologia das flores (tipo de antera, localização de nectários, presença de nectários extra-florais, etc.).

Um trabalho que já havíamos iniciado alguns anos antes nos forneceu o primeiro indício de que as abelhas deviam distribuir os recursos existentes, evitando ao máximo a competição. Era um trabalho relativamente simples, mas que fornecia informações valiosíssimas a respeito do funcionamento de uma colônia. Várias vezes ao dia, em diversas épocas, contávamos o número de abelhas que entravam e saíam da colônia num determinado intervalo de tempo, anotando o horário, temperatura, umidade relativa, luminosidade, e vento, para que pudessemos compreender melhor o funcionamento da comunidade. A partir dessas observações, verificamos que as diferentes espécies de abelhas saem para coletar alimento em horários distintos e têm preferências por determinadas temperaturas e umidade relativa. A luminosidade influi mais no término da coleta. Por exemplo, as abelhas pequenas saem só a partir de 17 - 18°C, enquanto que as abelhas maiores, como a *Melipona quadrifasciata*, começam sua atividade a 14°C. Estes trabalhos foram a semente que originou a idéia da divisão de recursos e a necessidade de obter maior informação a respeito da atividade de coleta das abelhas para que pudéssemos compreender melhor o funcionamento da comunidade.

O primeiro passol foi fazer um levantamento de 2 anos das plantas apícolas dos jardins do Instituto de Biociências. Foram observados nas horas mais quentes do dia quais as plantas que as diversas espécies de abelhas sociais visitavam, anotando-se o tipo de coleta (pólen ou néctar). Resultou desse trabalho também um calendário escolar apícola com as diferentes épocas de florescimento e picos de floradas, além do polinário de referência. Como esse foi um trabalho qualitativo, era necessário iniciar um levantamento quantitativo das espécies. Assim, durante um ano, coletamos os insetos que visitavam as flores nos jardins da Biologia, tendo como resultado sua distribuição ao longo do ano, abundância relativa, plantas que visitavam e sob que condições climáticas o faziam (temperatura, umidade relativa, chuva, luminosidade, vento).

Enquanto este trabalho era feito, realizamos coletas quinzenais de pólen e mel dos potes de diversas colméias de abelhas indígenas. Usamos para análise o método de análise polínica, pois nos forneceria justamente as informações que não obtivemos nas observações diretas, principalmente sobre as abelhas raramente vistas, como as abelhas do gênero *Melipona*.

Estas coletavam principalmente em espécies de plantas do estrato arbóreo; as duas espécies existentes no Campus vi-

sitavam quase as mesmas plantas para coleta de pólen e néctar, mas o faziam em horários diferentes.

Estamos analisando agora os diferentes dados obtidos e relacionando-os entre si para podermos talvez, compreender a dinâmica das comunidades abelha-flor.

A *Apis mellifera* realmente monopoliza as fontes de alimento mais ricas. Nas observações feitas na flor por Ceccato em 1968 (inf. pess.) nos nossos jardins ainda poder-se-ia notar um comportamento agonístico, pois as abelhas *Apis* afastavam as *Trigona spinipes* (irapuã) das flores, subindo sobre o seu corpo. Hoje tal comportamento raramente é observado, pois já existe uma divisão de recursos baseada na densidade floral. Tal comportamento agonístico foi observado neste ano ainda por nós em Teresópolis (RJ), em relação a *Apis mellifera* e *Melipona quadrifasciata*.

Os trabalhos sobre as abelhas e flores no Brasil são reduzidíssimos. Esse é um campo de grande relevância, principalmente se considerarmos o impacto das abelhas sociais na polinização de culturas.

Bibliografia

GINSBERG, H., 1979 - Year to year differences in the foraging patterns of honey bees (*Apis mellifera* L.). Proc, IVth Int. Symp. on Pollination. Md. Agric. Sta. Spec. Misc. Publ., 1: 367 - 374.

GINSBERG, H., 1983 - Foraging ecology of bees in an old field. Ecology 64(1): 165 - 175.

HEINRICH, B. & and P.H. Raven, 1972 - Energetics and pollination ecology. Science, 176: 597 - 602.

HEINRICH, B., 1978 - The economics in Insect Sociality in Behavioral Ecology, an evolutionary approach. Krebs, JR & Davies, NB eds. Blackwell Scientific Publications, pp. 97 - 128.

HEINRICH, B., 1979 - Bumblebee economics - Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass. 245 pp.

HUBBELL, S.P. & L.K.JOHNSON, 1977 - Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. Ecology, 58: 949 - 963.

HUBBELL, S.P. & L.K. JOHNSON, 1978 - Comparative foraging behavior of six stingless bee species exploiting a standardized resource. Ecology, 59(6): 1123 - 1136.

JOHNSON, L.K. & S.P. HUBBELL, 1974 - Agression and competition amonh stingless bees: field studies. Ecology, 55: 120 - 127.

JOHNSON, L.K. & S.P. HUBBELL, 1975 - Contrastring foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resour

ce. Ecology, 56: 1398 - 1406.

JOHNSON, L.K., 1980 - Alarm response of foraging *Trigona fulvi ventris* (Hymenoptera: Apidae) to mandibular gland components of competing bee species. Journal of the Kansas Entomological Society, 53(2): 357 - 362.

JOHNSON, L.K., 1981 - Effect of Flower clumping on defense of artificial flowers by agressive stingless bees. Biotropica 13 (2): 151 - 157.

KERR, W.E. & MAULE, 1964 - Geographic distribution of stingless bees and its implications (Hymenoptera, Apidae). J. New York Ent. Soc., 57: 2 - 17.

LEVINS, R., 1968 - Evolution in changing environments. Monographs in Population Biology, 2: 1 - 120.

LINDAUER, M. & W.E. KERR, 1960 - Communication between the workers of stingless bees. Bee World, 41: 29 - 41.

LÖEW, E., 1884 - Beobachtungen uber den Blumenbesuch von Insékten an Frulandpflanzen des Botanischen Gartens Zu Verlen. Jahrb. Bot. Bart., Berlin, 3: 69 - 118.

MORSE, D., 1980 - Behavioral Mechanisms in Ecology - Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass. - 383p.

MORSE, R., 1960 - The abundance of wild beees (apoidea) in the northeastern United States. J. Econ. Ent., 53: 679 - 680.

PEARSON, J.F.W., 1933 - Studies on the ecological relations of bees in the Chicago region. Ecological Monographs, 3: 375 - 441.

ROUBIK, D.W., 1978 - Competitive interactions between neotropical pollinators and Africanized honeybees. Science, 201: 1030 - 1032.

VISSCHER, P.K. & T.D. SEELEY, 1982 - Foraging strategy of honey bee colonies in a temperature deciduous forest. Ecology, 63 (6): 1790 - 1801.

VON FRISCH, 1967 - The dance language and orientation of the bees. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

SIMPÓSIO SOBRE COMPORTAMENTO DE VERTEBRADOS

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM PEIXES DE ÁGUA DOCE

Anna Emília A. de M. Vazzoler*

Reprodução é o processo pelo qual as espécies se perpetuam, e através do qual as mudanças que ocorrem no genoma são transmitidas de geração, dando origem a novas espécies.

Para uma espécie animal sobreviver, cada membro da população deve produzir, em média, um adulto reprodutivamente ativo. O processo evolutivo opera através de vários canais, e os peixes, como um grupo, alcançaram sucesso reprodutivo através de vários caminhos: num dos extremos, óvulos e espermatozóides são produzidos em elevado número, suficiente para balancear a enorme pressão do ambiente e de predadores, enquanto no outro, a fertilização é interna e o desenvolvimento ocorre dentro do corpo da fêmea, até o novo organismo estar apto a sobreviver independentemente. Por outro lado, quanto a diferenças morfológicas entre indivíduos de ambos os sexos, também observa-se dois extremos: de um lado os indivíduos dos dois sexos são indistinguíveis externamente, nadando juntos durante a estação de desova, eliminando seus produtos gonadais na água, sem apresentarem comportamento de acasalamento especializado; de outro, fêmeas e machos apresentam caracteres sexuais externos de desempenham papéis distintos, em comportamentos pré-sexuais elaborados, côrte, acasalamento e cuidados à prole. Nas espécies englobadas no primeiro caso, os caracteres sexuais são primários, ou seja, relacionados diretamente ao processo reprodutivo, sendo identificados apenas por dissecção dos indivíduos (ovários ou testículos); as demais apresentam caracteres sexuais secundários, que podem não apresentar relação com o ato reprodutivo (forma do corpo, tamanho, nadadeiras), ou serem acessórios da desova (papilas genitais, tubérculos nupciais, órgãos sexuais acessórios como gonopódio, priapium, etc., coloração e outros).

Os peixes apresentam quase todos os tipos de mecanismos reprodutivos sexuados no reino animal, além de terem desenvolvidos variações que podem ser únicas.

Na ontogenia gonadal dos peixes encontramos dois padrões de diferenciação que podem explicar a frequência variável de intersexualidade nos diferentes grupos, sendo o conhecimento da embriologia inicial das gônadas e de sua morfologia nos adultos essencial para a compreensão de vários aspectos da fisiologia comparada do aparelho reprodutor em peixes; o conhecimento da anatomia diversificada das gônadas e seus dutos é de importância como base para estudos comparativos sobre desova, fertilização e gestação.

---

* Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/CNPq- Manaus-AM.

As gônadas de todos os vertebrados surgem do folheto dorso-lateral da cavidade peritoneal, uma gônada de cada lado do mesentério dorsal. Seu desenvolvimento é intimamente ligado com o do sistema nefrídico. Na maioria dos vertebrados, cada gônada tem uma origem dupla, desenvolvendo-se de duas proliferações celulares distintas. A porção cortical, localizada mais lateralmente surge como uma dobra alongada da parede peritoneal e está destinada a formar os ovários. A medula ou porção medular, destinada a formar os testículos, surge de uma proliferação celular mais mediana, que também produz o tecido adreno-cortical (interrenal ou blastema mesonéfrico). Comumente, uma das porções cresce rapidamente enquanto a outra estaciona o seu desenvolvimento, e o sexo do indivíduo é assim determinado nos primeiros estágios de desenvolvimento. Esse padrão de diferenciação gonadal, partindo de dois componentes distintos, é característico dos elasmobranquios e de todos os tetrapodas. Em contraste, gônadas dos ciclostomata e dos teleósteos desenvolvem-se à partir de um único primórdio, diretamente do epitélio peritoneal, e corresponde apenas ao cortex dos demais vertebrados; não há contribuição do blastema mesonéfrico. Se a ontogenia da gônada à partir de um primórdio simples ou duplo, células distintas, que estão destinadas a formar os gametas (células germinativas primordiais), aparecem primeiro dentro, ou migram para dentro, da porção cortical da gônada.

Ocorre uma ampla variação no desenvolvimento morfológico das gônodas, ocorrendo desde uma fusão completa de seus primórdios, durante o desenvolvimento, até uma fusão parcial, incluindo somente a parte posterior das gônadas ou dos gonodutos; em outros casos uma das gônadas deixa de se desenvolver. Há uma relação entre gonodutos e dutos mesonéfricos, variando nos diferentes grupos. Os ciclostomata não apresentam gonodutos, sendo que óvulos e espermatozóides são liberados da gônada para a cavidade celomática, de onde passam, através de poros, para o duto urinário; são expelidos através da cloaca ou da papila urogenital, dependendo da anatomia ou sexo do indivíduo. Em todos os outros grupos de gnatostomata os gonodutos estão presentes, apesar de em alguns poderem ser perdidos secundariamente, como nos Salmonidae entre os teleósteos. Ocorre desde a situação primitiva encontrada em *Acipenser* (esturjões) onde alguns túbulos mesonéfricos, por toda a extensão dos mesonefros, são recrutados a serviço dos testículos e formam vasos eferentes que drenam para dentro do duto mesonéfrico ou vaso deferente. Já, em Chondrichthyes, encontramos uma situação mais evoluída, onde apenas um grupo de túbulos mesonéfricos anteriores, que deixam de ter relação com o sistema excretor, liga-se ao testículo. Em *Lepidosiren* começam a aparecer vasos eferentes que se formam de túbulos mesonéfricos posteriores. Em *Polypterus* e nos teleósteos não existe nenhuma conexão entre as gônadas e os mesonefros, no estágio adulto, e o vaso deferente é separado do ureter ou duto

mesonéfrico. Nas fêmeas, na maioria dos casos, os óvulos são eliminados para dentro da cavidade peritoneal. Nos grupos em que os ovários são nús e abertos para funis ovarianos, os dutos são derivados, como nos machos, dos dutos mesonéfricos (*Acipenser* e *Selaceos*). Nos teleósteos os ovidutos são continuações posteriores da túnica ovariana, ocorrendo dois tipos: para-ovarianos e contínuos. Em Salmonidae, Galaxiidae, Osteoglossidae e outros, os ovidutos podem degenerar total ou parcialmente, sendo que os óvulos caem na cavidade peritoneal e daí, através de poros ou funis, dependendo do grau de degeneração, passam para o exterior. Em Anguillidae ocorre perda dos gonodutos nos machos e nas fêmeas.

Dentre os ciclostomata, os mais primitivos dos vertebrados, ocorrem gônadas não especializadas, que eliminam óvulos e espermatozóides no celoma, de onde vão para o meio ambiente, sendo a fertilização e o desenvolvimento externos. Entre os Chondrichthyes a fertilização interna é regra geral, estando associada à produção de um pequeno número de ovos grandes, com cascas córneas ou à viviparidade. Nos Osteichthyes é que se manifesta a maior diversidade de mecanismos reprodutivos, ocorrendo fecundação externa (ovuliparidade) e interna (oviparidade) com desenvolvimento externo, fecundação e desenvolvimento internos, apresentando os ovos diferentes quantidades de vitelo e existindo distintos graus de dependência entre o organismo gerado e a fêmea (ovoviviparidade e viviparidade), hermafroditismo, superfetação e partenogênese (gimnogênese).

Nos ovulíparos, que representam a grande maioria, as fêmeas expelem um número enorme de óvulos no meio aquático e os machos liberam grande quantidade de líquido espermático a fim de fecundá-los de modo a garantir o sucesso do processo reprodutivo; nos vivíparos há produção de poucos ovos, uma vez que a pressão ambiental e de predadores fica minimizada.

A viviparidade representa um grau evolutivo que confere grande vantagem biológica, em termos de redução do gasto de energia para a produção de células reprodutoras, além de permitir seu melhor aproveitamento uma vez que o jovem se desenvolve dentro do corpo materno. O estudo comparativo da viviparidade em mamíferos e peixes revela que há um certo grau de paralelismo na evolução das adaptações, mas também há uma surpreendente quantidade de adaptações nos peixes, incluindo superfetação e, em alguns casos extremos, retenção do jovem até que este ja sexualmente maduro, o que não ocorre em mamíferos. Parece não haver relação entre o desenvolvimento de viviparidade e condições ecológicas. A viviparidade é encontrada tanto em peixes marinhos como de água doce, em peixes que vivem em profundidades frias e sem luz, do mar, em cavernas escuras de água doce, em habitat de praia, em águas quentes de lagoas tropicais, em córregos e lagos. Não há, também qualquer relação com a distribuição geográfica, ocorrendo tanto em famílias amplamente distri-

buídas como em pequenos grupos isolados que apresentavam variações geográficas muito limitadas, como os Goodeidae de águas quentes do platô mexicano. Esta ausência de correlação com habitats específicos ou regiões geográficas sugere que a viviparidade evoluiu independentemente, em mais de uma ocasião.

Ocorrem relações fundamentais entre estrutura e comportamento reprodutivo em peixes, de dois tipos distintos. O primeiro envolve a interdependência óbvia entre tipo de ovo produzido e natureza do cuidado parental associado a ele; o segundo concerne a estruturas e atividades que funcionalmente precedem à disposição dos óvulos ou ovos.

Os ovos de peixes apresentam várias características interessantes ligadas a coloração, transparência (de completamente opacos e perfeitamente cristalinos) e outras. O grau de transparência é discutido em relação à exposição à luz fornecida pelo meio ambiente, em termos de sua significância como proteção contra danos de radiações a nível molecular e contra predação a nível organismal. Os ovos de peixes podem ser classificados em 5 grupos: 1) pelágicos (não adesivos); 2) demersais não adesivos; 3) demersais adesivos; 4) com estruturas especiais para flutuação ou fixação; 5) não corionados, no caso das formas verdadeiramente vivíparas. Com excessão dos pelágicos, que não envolvem quaisquer tipo de cuidado parental, os outros grupos estão associados com algum tipo de cuidado. O número de óvulos ou ovos é inversamente proporcional ao grau de proteção à prole. Nos elasmobranquios, os ovos de algumas espécies são resistentes e possuem prolongamentos, suportando danos e até seca, eclodindo quando entram novamente em contato com a água. Nos teleósteos, alguns são pelágicos, sem capacidade de adesão, tendo gravidade específica semelhante à da água doce; a maioria possui ovos desse tipo. Outros, com gravidade específica maior que a da água, são demersais, variando sua capacidade de adesão, desde inexistente, temporária (devida ao processo de absorção de água), até permanente (depósito mucóide). A forma é variada, podendo ser esférica (maioria), elíptica (Engraulidae) ou apresentar apêndices para fixação ou flutuação de formas as mais distintas.

Para as formas onde a fecundação é interna surge a necessidade de um órgão copulador que, nos peixes, apresenta-se diversificado. Nos elasmobrânquios desenvolveu-se o clásper, que resulta de transformações das nadadeiras pélvicas masculinas; são extensões porteriores dessas nadadeiras, firmes não só pela existência de cartilagens do megapterígio, mas também pela de tecido erétil que atua durante a copulação. Uma parte essencial desse órgão é o sulco do clásper, constituído por dobras da pele, cujas margens se sobrepõem para formar um tubo ao longo do qual o esperma é transportado. Essa estrutura básica do clásper apresenta várias modificações, podendo ser nú e liso ou provido de dentículos, espinhos e garras para romper membranas de fêmeas virgens. Nos teleósteos o órgão copulatório é, geralmen

numerosas que as espécies vivíparas; esta estratégia ocorre, por exemplo, dentre a grande maioria dos tubarões e raias, e em Poeciliidae, Zoarcidae, Blenidae e Scorpenidae.

Na realidade, a distinção entre ovoviviparidade e viviparidade é bastante difícil do ponto de vista fisiológico, uma vez que a contribuição materna para a nutrição do feto apresenta todo um gradiente. Embora o útero sempre possua matéria orgânica, o conteúdo orgânico do ovo pode ser maior (20 a 40%) que o do animal ao nascer; a mãe fornece proteção, mas não nutrientes orgânicos ao feto. No outro extremo; ovos com muito material orgânico dependem quase que exclusivamente de secreções maternas para seu desenvolvimento. O epitélio secretor que reveste o útero apresenta diferentes graus de complexidade. Em alguns casos é produzido o "leite uterino" que, nas situações mais especializadas, se torna mais eficiente que a placentação em termos de material orgânico transferido da mãe para o feto.

A viviparidade verdadeira ocorre em elasmobrânquios e teleósteos. Nos elasmobrânquios ocorrem casos intermediários, em que o novo organismo tem uma existência ovovivípara no período inicial, não estabelecendo-se uma placenta nos primeiros meses. Durante esse tempo, em que os nutrientes são obtidos do vitelo, os embriões desenvolvem uma rede circulatória nas paredes de seus sacos vitelínicos que vão se tornando grandemente dobrados. A placenta é estabelecida através da interdigitação de duas séries de dobras; o epitélio uterino e o do saco vitelínico tornam-se modificados, sendo reduzidos em espessura, aproximando os capilares sanguíneos da mãe e do feto, na membrana do ovo, permitindo o intercâmbio de substâncias entre ambos, principalmente as trocas gasosas. O cordão umbelical, que liga o embrião à placenta, é uma modificação do cordão vitelínico. Nos teleósteos a viviparidade ocorre em Cyprinodontiformes (Poeciliidae, Goodeidae, Anablepidae, Jenynsiidae), Perciformes (Embiotocidae, Zoarcidae, Bleniidae, Scorpenidae, Clinidae) e Hemiramphidae. Os teleósteos diferem dos outros vertebrados por uma série de caracteres que afetam a condição de viviparidade:

a) os teleósteos vivíparos não apresentam oviduto: há um gonoduto que se estende posteriormente, para se abrir no exterior por um poro genital; a fertilização interna ocorre no gonoduto ou no próprio ovário;

b) os teleósteos nunca desenvolveram um alantóide e nenhum sistema circulatório alantóico, que é importante nas relações placentárias nos vertebrados superiores;

c) a circulação vitelínica, incluindo a rede de capilares sobre a membrana esplâncnica, cobrindo o saco vitelínico nos embriões de tubarões e de vertebrados superiores, é substituída por outra

te, uma papila genital aumentada ou uma nadadeira anal especializada. Ao contrário dos elasmobrânquios, a nadadeira pélvica é raramente usada na transferência de esperma; o priapium dos Phallostethideos é uma exceção, com elementos esqueléticos derivados da nadadeira pélvica. Uma papila urogenital aumentada é, as vezes, denominada de "pseudopenis", o qual é encontrado em várias famílias; em Embiotocidae (vivíparos) aparece uma papila sazonal e em Cottidae (ovíparos) a papila aumentada possui tecidos eréteis. As papilas genitais ocorrem em ambos os sexos, aparecendo como caráter sexual secundário acessório da desova, durante a época de acasalamento, e seu desenvolvimento parece ser regulado pelos esteróides gonadais. Várias modificações são encontradas: na fêmea de *Orthonopias triacis* (Cottidae) o oviduto é protraído e se envolve no esperma durante a copulação, sendo retirado para efetuar a fertilização dos óvulos que são eliminados um a um; em *Apogon imberbis* (Apogonidae; cardinais) a papila urogenital da fêmea é desenvolvida e introduzida no macho para recepção do esperma; em *Rhodeus amarus* (Cyprinidae) a papila urogenital da fêmea constitui-se em um longo ovopositor que participa de um comportamento reprodutivo extremamente especializado. O sucesso da reprodução desses pequenos peixes da Europa e Ásia depende de um terceiro indivíduo, um molusco de água doce. A fêmea introduz seu longo ovopositor no sifão do molusco, onde deposita os óvulos; o macho elimina o esperma de modo a ser inalado pelo molusco, ocorrendo a fecundação na câmara branquial onde os ovos desenvolvem, eclodem e os jovens permanecem até estarem aptos a viver livremente. Por modificações da nadadeira anal, com alongamento e especialização de vários de seus raios, ligados por membranas formando uma calha, origina-se o gonopódio (Poeciliidae, Jenynsiidae). O espermatopódio origina-se de modificações menores da nadadeira anal (Goodeidae).

Entre os peixes que representam a situação primitiva (eliminando milhares de gametas desprotegidos) e as formas vivíparas altamente especializadas, existem numerosas espécies que constroem ninhos e cuidam da prole (Salmonidae e Gasterosteidae), apresentam incubação na câmara branquial (Amblyopsidae; peixes de caverna), dispositivo para adesão dos jovens a seus corpos (incubação cutânea na cabeça, em machos de *Kurtus gulliveri*, Nova Guiné; modificação do epitélio ventral, alojando os ovos, em fêmeas de *Aspredo* spp, América do Sul).

Oviparidade designa a condição em que os óvulos não são retidos no corpo da fêmea, após maturidade e fecundação. As espécies da família Cyprinodontidae são ovíparas e desenvolvem caracteres sexuais secundários e "órgãos de contato" durante o período de reprodução, dentre elas, *Oryzias latipes* tem sido amplamente usada em estudos genéticos e experimentos em laboratório.

Nas espécies ovovivíparas, os ovos possuem vitelo suficiente para a nutrição dos indivíduos gerados, sendo mais

rede;

d) não há cavidade amniótica.

Embora as necessidades fisiológicas sejam as mesmas em qualquer vertebrado, as estruturas embrionárias e as relações estruturais do embrião com a mãe, em teleósteos vivíparos, são diferentes das relacionadas com viviparidade em elasmobrânquios e vertebrados superiores. O duto de Muller, que abriga o embrião nos elasmobrânquios, sempre está ausente nos teleósteos. A gestação pode ocorrer na cavidade do ovário ou ser folicular.

Na gestação ovariana o epitélio do ovário é bastante dobrado, hipertrofiado e glandular; estas extensões glandulares, em forma de folha, da parede do ovário, podem penetrar nas cavidades branquiais e na boca do embrião (Jenynsiidae), dando-se transferência do material entre o adulto e o embrião. Nos Goodeidae, extensões digitais da região anal ou urogenital do embrião ficam bem próximas das dobras ovarianas (trofotenia). Nos Embiotocidae, extensões vasculares do fino tecido entre os raios das nadadeiras verticias são responsáveis pelas trocas de materiais. Como prova da eficiência deste conjunto pode-se mencionar que o macho de *Cymatogaster*, às vezes permanecem no ovário até atingir a maturidade sexual.

Na gestação folicular as conexões embrião-mãe variam com a quantidade de vitelo do ovo; uma gestação folicular prolongada é encontrada somente em Poeciliidae e Anablepidae. O suprimento de vitelo é adequado para a nutrição do embrião em várias das famílias de Poeciliidae, e as trocas respiratórias são efetuadas através de um saco vitelínico expandido que se estende por cima da cabeça, como uma coleira; não ocorre transferência de alimento. Ocorrem vários estágios de especialização no contato feto-organismo materno, aplicando-se o termo pseudoplacenta folicular ao complexo da parede folicular (vilosidades semelhantes a dedos), espaço folicular e o sistema porta do saco ventral (expansão ventral da cavidade do celoma).

Em anablepidae não apenas a parede folicular é revestida com um complexo de vilosidades, mas também numerosos bulbos vasculares aparecem na circulação porta do saco ventral. Em *Anableps* há um grande aumento do intestino, e isto está relacionado com a digestão de fluidos foliculares tomados no canal alimentar; uma involução da área especializada do intestino ocorre antes do crescimento. O aumento do intestino e a presença de bulbos vasculares é exclusivo dos Anablepidae.

Outras estratégias ocorrem nos peixes, ampliando a variedade de mecanismos reprodutivos desse grupo. Em alguns Poecilidae várias gerações de jovens podem desenvolver-se simultaneamente no ovário; este mecanismo é denominado superfetação. Ocorre um armazenamento de esperma no ovário; em algumas espécies o epitélio do ovário assume uma função de células armazenadoras e os espermatozóides imóveis, embebidos no epitélio, perma

necem viáveis por vários meses. Esta condição teria surgido através de uma diminuição do período necessário para o desenvolvimento e maturação dos óvulos; uma segunda geração amadurecem e é fertilizada. Antes da primeira geração completar o desenvolvimento e ser eliminada dos seus folículos, os óvulos da segunda geração são fertilizados, cada óvulo dentro do seu folículo. A superfetação parece atingir seu clímax em *Heterandria formosa*, onde espermatozóides vivos são encontrados no ovário até 10 meses depois de um único contato com o macho, e 9 gerações podem desenvolver-se simultaneamente no ovário, com nascimentos a intervalos de, aproximadamente, 10 dias.

Ainda em Poeciliidae verificou-se, pela primeira vez, a ocorrência do fenômeno "só - fêmeas", em *Poecilia formosa*, que parece ser uma forma de origem híbrida. Em ambientes naturais, ela se propaga por "cruzamento" com espécies bissexuais relacionadas e simpátricas, *P. latipinna* ou *P. sphenops*; entretanto, os caracteres paternos não são transmitidos à prole, que é exclusivamente feminina. O macho só provoca o estímulo para ativar o desenvolvimento do ovo, sem singamia. A ginogênese foi relatada em certas populações de uma espécie de carpa - *Carassius auratus gibelio* - que produz uma progênie só de fêmeas; a inseminação artificial revelou que o estímulo ginogênico do ovo pode ser dado por *C. auratus* ou por *Cyprinus carpio*. Este mecanismo reprodutivo vem sendo explorado com fins de melhoramento genético de espécies para cultivo.

Verifica-se também ocorrência de hermafroditismo, existência de indivíduos portadores de tecidos ovariano e testicular reconhecíveis e funcionais (Serranidae, Centrarchidae, Cyprinodontidae). O hermafroditismo pode ser:

a) NORMAL: aquele que existe de uma maneira uniforme durante a ontogenia de todos ou da maioria dos membros de uma espécie. Qualquer outro hermafroditismo é, por definição, anormal;

b) FUNCIONAL: aquele em que o indivíduo é tanto macho como fêmea durante sua vida; nem todo hermafrodita funcional é normal, embora a grande maioria o seja;

c) SINCRÔNICO: aquele em que o indivíduo é capaz de funcionar como macho e fêmea ao mesmo tempo; isto significa que óvulos e espermatozóides maduros desenvolvem-se na gônada ao mesmo tempo;

d) PROTÂNDRICO: aquele no qual o indivíduo funciona primeiro como macho e mais tarde como fêmea;

e) PROTÓGINO: aquele no qual o indivíduo funciona primeiro como fêmea e mais tarde como macho;

f) RUDIMENTAR: é um hermafroditismo normal, mas não funcional, ou seja, exibido por um indivi-

duo que funciona somente como macho ou fêmea; pode ser transitório durante o desenvolvimento, ou persistir no adulto.

O comportamento reprodutivo na maioria dos animais é cíclico, apresentando marcada periodicidade sazonal em peixes. O ato reprodutivo, em algumas espécies, ocorre apenas uma vez em um período de vida muito curto, como é o caso de *Labidesthes sicculus*; em outras ocorre apenas uma vez em um período de vida moderadamente longo, como em *Oncorhynchus* (entre 2 e 5 anos, ou mais). Vários peixes têm um ciclo reprodutivo curto que, uma vez iniciado, segue até a morte. Outras espécies desovam mais de uma vez por ano, mais ou menos continuamente, como *Lebistes*, que reproduz-se a intervalos de cêrca de 4 semanas.

A maioria das espécies apresenta épocas de desova bem definidas. Fatores intrínsecos ao organismo e fatores extrínsecos, ambientais, influem sobre esse evento. Dentre os fatores intrínsecos que influem sobre a maturidade gonadal nos peixes podemos citar tamanho, idade e rítmo fisiológico individual no que concerne às interações pituitário-gonadais. Espécies que atingem pequenos tamanhos máximos ($L\infty$) e possuem curto período de vida, maturam em idades inferiores às que atingem grandes comprimentos máximos. Algumas espécies atingem a maturidade logo após o nascimento, enquanto outras levam períodos bem longos para atingí-la, como *Acipenser* que matura aos 15 anos ou mais e *Anguilla*, aos 10 - 14 anos. Em algumas espécies o macho matura antes que a fêmea; por exemplo, para *Oncorhynchus* os machos podem maturar precocemente, apesar da primeira reprodução ocorrer apenas entre 2 e 3 anos. O macho torna-se potencialmente maduro antes que a fêmea; entretanto, a maturidade funcional não se verifica até que os caracteres sexuais secundários e as condições ambientais ideais ocorram, o que coincide com a produção de óvulos maduros pela fêmea. Dentre os fatores extrínsecos que afetam a reprodução estão as relações entre períodos de luz e escuro (fotoperíodo), temperatura, oxigênio dissolvido, correntes, lua, presença do sexo oposto, alimento disponível, etc. De modo geral, em altas latitudes a maturidade é atingida mais tarde que em latitudes baixas; nessas latitudes altas as estações de desova são bem marcadas, principalmente sob a influência do fotoperíodo e temperatura. Nos trópicos, especialmente próximo ao equador, onde a variação anual do fotoperíodo e temperatura é pequena, a influência desses fatores é mínima ou inexistente. Nesses casos, o período de atividade reprodutiva de muitas espécies de peixes coincide com a cheia; a inundação amplia o ambiente aquático, sendo acompanhada de entrada de nutrientes que estimulam o crescimento de microorganismos, invertebrados e plantas, que fornecem alimento e abrigo às novas gerações. Em altas latitudes a estação de desova é, comumente, mais curta e os óvulos são liberados durante um breve período de tempo, talvez horas, ou durante alguns dias, provavelmente em determinadas horas do

dia ou da noite. Onde as estações são menos marcadas, a desova pode ocorrer durante um período de tempo muito longo ou ser intermitente durante o ano, especialmente quando o intervalo entre gerações é apenas questão de semanas ou meses. O momento de eclosão é um caráter controlado por dois aspectos, o específico e o ambiental, sendo que a temperatura, o suprimento de oxigênio e de alimento para as larvas exercem efeito acentuado. Peixes de águas quentes eclodem e emergem em poucos dias, em um ambiente favorável a seu crescimento e sobrevivência; para outras espécies esse período pode durar mêses. As estações de desova fixas estão altamente relacionadas com os requisitos do peixe durante o período de desenvolvimento, o que determina alguns padrões gerais. Espécies de águas quentes desovam no verão, de águas frias no outono e inverno, e de águas temperadas na primavera.

Quando ocorre uma redução no tamanho da população, em condições naturais, isso resulta num aumento relativo do alimento disponível, o que determina aceleração no processo de maturação. A maturação gonadal envolve a mobilização de quantidade relativamente grande de material nutritivo; além disso, o desenvolvimento de caracteres sexuais secundários pode, em muitos casos, exigir profunda reorganização dos tecidos ou o desenvolvimento de novas estruturas. Curiosamente, essas mudanças ocorrem, frequentemente, durante um período de jejum. O acúmulo e armazenamento de gorduras antes da maturação das gônadas é observado em muitos peixes; em algumas espécies esse acúmulo ocorre nos músculos (dentro das fibras e entre elas), enquanto em outras ocorre no fígado. A alimentação, geralmente, cessa antes da desova e, durante esse período de jejum, a gordura armazenada e, em menor extensão, as proteínas fornecem energia para as migrações prolongadas e atividades da desova; ao mesmo tempo há transferência de proteínas e alguma gordura para as gônadas, principalmente ovários. No período que precede a desova ocorrem mudanças na composição em gorduras, com declínio das mesmas. Em espécies em que ocorre ovoviviparidade foi notada uma redução no tamanho do fígado, enquanto que naquelas realmente vivíparas ocorre um aumento. Assim sendo, há uma variação, durante cada ciclo, na quantidade de material nutritivo acumulado no organismo e nas gônadas, que se reflete na relação entre o peso do peixe e seu comprimento (fator de condição). De modo geral, o valor desse fator é mais elevado durante o período de repouso das gônadas, quando o peixe acumula reservas, o que se reflete num aumento de seu peso total; quando inicia-se o desenvolvimento das gônadas, estas começam a requisitar material nutritivo, o que redunda numa queda gradativa do valor do fator de condição, que atinge seu mínimo quando as gônadas estão maduras, um pouco antes da desova. Este índice, na prática, é útil para se estimar o grau de desenvolvimento das gônadas, à partir de dados obtidos do peixe vivo (comprimento e peso), quando já se estabeleceu suas variações durante um ciclo, para uma determinada espécie. A eliminação de

óvulos e espermatozóides pode ocorrer de uma só vez, na desova total, ou em lotes sucessivos, na desova parcelada. Nas espécies com desova total verifica-se o desenvolvimento sincrônico de todos os ovócitos, resultando na liberação de todos os gametas. que atingem a maturidade ao mesmo tempo, em um período do ano relativamente curto (*Mylossoma duriventris*, *Osteoglossum bicirrhosum*, *Semaprochilodus insignis*, *S. taeniurus*). Na desova parcelada há desenvolvimento assincrônico de lotes de ovócitos, resultando na liberação sucessiva de "pacotes" de gametas maduros durante um ou mais períodos longos (*Rhamdia hilarii*, *Curimata gilberti*, *Pimelodus maculatus*). O número de óvulos produzidos por fêmea (fecundidade individual ou absoluta) está relacionada a fatores específicos, comportamentais e ambientais. Os peixes mais fecundos são os que possuem óvulos pelágicos, seguidos daqueles em que os óvulos são aderentes e, por último, dos que protegem os ovos e/ou cuidam da prole, ou são ovovivíparos ou vivíparos. *Mylossoma duriventris* apresenta desova total e fecundidade entre 25.000 e 100.000 ovócitos; *Pimelodus maculatus* tem desova parcelada e fecundidade entre 34.000 e 180.000 ovócitos; *Rhamdia hilarii*, com desova parcelada, entre 5.000 e 50.000 ovócitos; *Curimata gilberti* apresenta dois períodos de desova total, um no inverno e outro no verão, com fecundidades, respectivamente, entre 2.000 a 8.000, e 4.000 a 12.000 ovócitos, *Ostepglossum bicirrhosum* apresenta desova total e incubação dos ovos na cavidade bucal do macho, produzindo de 100 a 225 ovócitos; em *Gasterosteus*, que constroi ninhos muito elaborados e dispensa cuidados à prole, o número de ovócitos varia de 30 a 100; em *Lebistes*, que é vivíparo, a média é de 24. Em espécies com desova parcelada, de modo geral, a fecundidade é mais elevada que naquelas com desova total. Em uma população a fecundidade pode apresentar considerável flutuação em relação ao suprimento de alimentos; uma população menos numerosa, que tem um maior suprimento de alimento disponível, usualmente tem uma fecundidade maior, ou em anos em que essa disponibilidade é grande, a fecundidade da população aumenta. A fecundidade individual não caracteriza a capacidade reprodutiva de uma espécie; esta é dependente da fecundidade individual, da idade da primeira maturação sexual, do período entre duas desovas sucessivas, do sex-ratio da população e do número de desovas durante o período de vida dos indivíduos. Assim, um índice de fecundidade específica, obtido com base nesses parâmetros, reflete o grau de adaptação das distintas espécies a diferentes taxas de predação. Espécies adaptadas a baixas taxas de predação apresentam fecundidade específica entre 1 e 10; a taxa médias, entre 10 e 15, e ataxas altas de predação entre 50 e 210.

Outro aspecto importantissimo relacionado ao comportamento reprodutivo em peixes são as migrações que algumas espécies realizam em busca dos locais ideais para se reproduzirem, ou de seus "lares de desova". A amplitude dessas migrações é va

riável, bem como suas características. Nos casos mais extremos os peixes mudam drásticamente de ambiente, migrando do mar para os rios (peixes anádromos) ou vice-versa (catádromos), para desovar. Dentre os anádromos temos aqueles que penetram por centenas de quilômetros rio acima, como *Hilsa ilisha* que sobe os rios da Índia e Ásia; migrações de menor extensão também ocorrem como, por exemplo, a realizada por *Dormitator latifrons* que penetra na parte baixa dos rios, onde desovam, como na costa do Equador. Na maioria dos casos, entretanto, mantém-se em seu ambiente característico, deslocando-se ao longo do rio, contra ou a favor da corrente, ou sem sentido lateral quando as margens tornam-se alagadas em certos períodos do ano. No primeiro caso, quando os deslocamentos ocorrem ao longo da calha principal do rio, as migrações são ditas longitudinais. Durante estas, os peixes, em geral formando grandes cardumes, procuram áreas a montante do rio para desovar; esse fenômeno é conhecido, genéricamente, como "piracema". Em bacias como a do rio Paraná, nos rios Mogi-Guaçú/ Pardo/ /Grande, muitas espécies apresentam migrações reprodutivas (genéticas) e tróficas, deslocando-se, em períodos bem marcados do ano, de seus "lares de alimentação e crescimento" para os "lares de reprodução", como é o caso de *Prochilodus scrofa*, *Salminus maxillosus*, *S. hilarii*, *Leporinus elongatus*, *L. copelandii*, *Pimelodus maculatus* e outros. Estes peixes, na época de subida das águas do rio Mogi-Guaçú, formam grandes cardumes que sobem o rio, em direção às cabeceiras, vencendo barreiras como a Cachoeira de Emas, em direção a seus "lares de reprodução", entre esta e o salto de Pinhal, em novembro - janeiro; após a desova retornam pelo Mogi-Guaçú, Pardo até a sua foz e penetram no médio rio Grande, alcançando assim seus "lares de alimentação". Esses deslocamentos são cíclicos, bem marcados, repetindo-se anualmente. Em outras bacias ocorre fenômeno semelhante, como nos rios Madalena e Amazonas, sendo estas migrações características dos caracídeos e alguns siluriformes; no rio Rupununi foram constatadas migrações desse tipo para *Boulengerella cuvieri*, *Hydrolicus scomberoides* e *Myleus pacu*. Nestas regiões a "subida" verifica-se na época seca ou início da chuvosa. Além da "piracema", outras migrações reprodutivas de longa extensão verificam-se no sentido da juzante; na bacia Amazônica, algumas espécies descem os rios de água preta, por centenas de quilômetros, para desovar em áreas de encontro dessas águas com aquelas de rios de água branca, mais produtivas, de modo a garantir a sobrevivência das larvas; após a desova os adultos sobem novamente os rios, enquanto os ovos e larvas são carreados pela corrente, só retornando após um período de alimentação e crescimento. É o que se verifica para as espécies do gênero *Semaprochilodus*, que descem o rio Negro para desovar no encontro de suas águas com as do rio Solimões; os ovos e larvas descem o rio Amazonas, penetram na várzea onde permanecem por um período, alimentando-se, e, só então, sobem este rio e penetram no rio Negro. Esta

migração dos jovens "bem alimentados" e, não a migração genética, é conhecida na região como "piracema do peixe gordo". Outras migrações, de menor extensão, ocorrem no sentido da calha principal do rio para as margens alagadas, sendo conhecidas como migrações laterais. Estes deslocamentos, à procura dos locais preferidos de desova, nas várzeas, podem se dar a favor ou contra a corrente, não implicando na formação de grandes cardumes, e estão mais ligados à fuga a condições ambientais desfavoráveis; foram constatados para *Aleustes Ieuciscus* e *Crassocheilus reba*, na África.

Com esta breve revisão dos processos e fenômenos que determinam os padrões comportamentais reprodutivo em peixes de água doce, fica patente a complexidade da reprodução nesse grupo, não só pela ampla gama de mecanismos presentes como pela grande dependência e interrelação com o meio ambiente circundante, que é, também, extremamente complexo e variável. Assim, para a comprensão da reprodução em peixes, como processo global, é imprescindível o estudo de todas as variantes do comportamento reprodutivo em ambiente natural, estabelecendo-se quais os fatores que determinam o desencadeamento do processo e como este se desenvolve. Só então, de posse desses conhecimentos, o homem poderá utilizá-los em benefício próprio, no cultivo de espécies que lhe servem de alimento, procurando através de técnicas de melhoramento genético, incrementar a produtividade desses recursos.

EFEITOS AMBIENTAIS NO COMPORTAMENTO TERMOREGULADOR DE SUÍNOS

Marcos Macari*

Respostas comportamentais, envolvidas na termoregulação, são desencadeadas por diferentes espécies animais, incluindo invertebrados e vertebrados. A necessidade destas respostas estão diretamente relacionadas com a manutenção da homeostasia orgânica, pois desde CLAUDE BERNARD (1865), com seus estudos sobre a constância do meio interno, muitos foram os trabalhos desenvolvidos no sentido de estudar a manutenção da homeostasia orgânica, no organismo animal. Para a manutenção da homeostasia orgânica, ou seja, constância do meio interno, a manutenção da temperatura corpórea apresenta-se como ponto crítico, tendo em vista que variações da temperatura corpórea determinam efeitos deletérios para o organismo. Assim, quando da exposição de um animal ao seu meio, diferentes tipos de respostas são desencadeadas, no sentido de procurar manter a homeotermia. Respostas comportamentais, autonômicas e endocrino-metabólicas são observadas quando da exposição ao frio e calor. Assim, exposição ao calor determina respostas entre outras, tais como: vasodilatação periférica, diminuição da taxa metabólica, sudorese, relaxamento postural. Contudo, a magnitude destas respostas está associada com o grau de temperatura, na qual o animal é exposto, permitindo, assim, que a homeostasia térmica seja mantida. Para as diferentes espécies de vertebrados superiores existe uma faixa de temperatura na qual a taxa metabólica é mínima, constante e independente da temperatura ambiente, sendo portanto chamada de taxa metabólica basal.

Esta faixa de temperatura é denominada de zona termo-neutra ou zona de neutralidade térmica ou conforto térmico. Dentro desta zona, a temperatura corporal é estável desde que o calor produzido é igual, em magnitude, ao dissipado pelo animal.

Uma das principais fontes de produção de calor, no organismo animal, são os processos metabólicos oxidativos, os quais necessitam de oxigênio e, desta forma, a produção de calor pode ser medida através do consumo de oxigênio que o animal gasta em determinado tempo. Por outro lado, este valor pode ser convertido em calorias ou Joules, tendo em vista que um litro de oxigênio, quando queimado, é equivalente a 4,84 cal. Com relação aos mecanismos de dissipação de calor, encontramos os evaporativos e não evaporativos. Os mecanismos evaporativos dependem da

---

* Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP - Jaboticabal - SP.

diferença de pressão de vapor existente nos meios e os não evaporativos do gradiente térmico. Assim, em altas temperaturas, os mecanismos evaporativos são de relevante importância para a dissipação de calor, enquanto que em baixas temperaturas, a eficácia maior é devido aos mecanismos não evaporativos. Dentre os mecanismos evaporativos, podemos citar a perda de calor através da superfície da pele, respiração e através da sudorese. Com relação aos não evaporativos, temos principalmente: radiação, condução e convecção.

A zona termo-neutra é delimitada pela temperatura crítica inferior, abaixo da qual a produção de calor deve aumentar para que o animal mantenha a homeotermia. O limite superior é denominado de temperatura crítica superior e, acima do qual, o consumo de oxigênio aumenta (efeito Arrhenius van't Hoff) e o animal entra em hipertermia.

Dentre os métodos de estudo das respostas termoreguladoras, podemos citar: 1) etológico - o qual é baseado em observações dos animais em seu ambiente natural ou semi- natural e 2) condicionamento operante - no qual é dada a oportunidade para o animal de modificar o seu ambiente térmico.

Os suínos, durante o seu desenvolvimento, de recém-nascidos a adultos, apresentam 3 fases distintas, quanto às respostas termoreguladoras ao seu meio ambiente. A primeira fase está relacionada com a primeira semana de vida extra-uterina; a segunda inclui desde a desmama até aos 6-7 meses de idade, a qual é caracterizada pelo crescimento rápido e diminuição da sensibilidade dos animais ao frio. A terceira e última fase está associada com a maturidade sexual e atividade reprodutiva, dos suínos, na qual os animais apresentam insensibilidade ao frio, devido ao tamanho e isolamento tecidual bem desenvolvidos, mas por outro lado, tornando os animais altamente susceptíveis ao calor.

Na primeira fase, devido ao mínimo isolamento tecidual e grande superfície corporal, com relação ao peso, a resistência ao frio está na dependência quase exclusiva das respostas comportamentais como agrupamento e na prática produtiva com o fornecimento de micro-clima adequado (aquecimento através de luz infra-vermelho e cama). Na terceira fase, o isolamento tecidual é acentuado e suínos têm sido criados no Ártico com sucesso (IRVING, 1964).

O suíno recém-nascido é particularmente sensível a baixas temperaturas, pois apenas 1-2% do peso corporal é representado por tecido adiposo, e praticamente inexistente a camada de tecido adiposo subcutâneo e pelagem. Após o primeira semana de vida, o conteúdo de gordura aumenta para 10% e a resistência ao frio aumenta consideravelmente (MOUNT, 1968). A capacidade termoreguladora do recém-nascido se manifesta pelo tremor muscular e vasoconstrição periférica e esta capacidade de manter a homeotermia aumenta consideravelmente após o segundo dia de vida

(CURTIS, 1970; CURTIS et al., 1967). A temperatura retal do leitão recém-nascido é cerca de 39°C, caindo rapidamente para 37-38°C e após o segundo dia de vida retorna aos valores iniciais (NEWLAND et al., 1952). Carboidratos é a principal fonte de energia para o leitão e o jejum pode acarretar hipoglicemia e levar o animal à morte. MOUNT (1958) mostrou que a temperatura crítica, para leitões com 2 dias de idade, é da ordem de 34-35°C e a produção de calor de 60 Wm^{-2}, taxa esta que é dobrada quando a temperatura ambiente é reduzida para 20°C. Com o crescimento do animal, a camada de tecido adiposo subcutâneo e isolamento tecidual aumentam e a temperatura crítica diminui e o consumo de oxigênio, por unidade de peso, também diminui. Assim, o suíno com 5 kg de peso apresenta consumo de oxigênio da ordem de 11,1 ml de oxigênio/kg/min., valor este que é reduzido para 5,1 ml de oxigênio/km/min, quando o animal atinge 100 Kg de peso (BRODY, 1945). A temperatura crítica, para suínos com 3 meses de idade, está na região de 20°C, evidenciando que, com o crescimento, os suínos apresentam uma maior tolerância ao frio e aumento da susceptibilidade ao calor. VERSTEGEN et al. (1973) mostraram que grupos de 4 suínos submetidos a 52 g de alimento kg/dia apresentam temperatura crítica de 11°C e, quando a ração era reduzida para 45 g/kg/dia, a temperatura crítica aumentava para 17°C, evidenciando, assim, a estreita relação existente entre temperatura ambiente e estado nutricional.

Suínos expostos cronicamente a diferentes temperaturas ambientais desenvolvem diferentes formas corporais e outras características anatômicas relacionadas com a temperatura de exposição. Leitegadas desenvolvidas em temperaturas de 35 e 5°C e mantidas a um mesmo peso corporal, pelo controle da ingestão de alimento, mostram diferentes conformações anatômicas e, no isolamento externo (pelagem) e interno (tecido adiposo subcutânea e vasos sanguíneos superficiais). Os animais, no frio, apresentam membros curtos e pelagem intensa. As extremidades, como orelhas e cauda, são menores nos animais, no frio. O número de vasos sanguíneos, na pele, é menor nos animais no frio do que no calor e depositam mais gordura insaturada nos seus tecidos. Os animais no calor apresentam camada de tecido adiposo subcutâneo mais desenolvida, enquanto que animais no frio têm maior depósito de gordura perivisceral.

O comportamento alimentar está na dependência direta da temperatura ambiente, na qual o animal está se desenvolvendo. Assim, é sabido que no frio a ingestão de alimento aumenta e no calor diminui. Se os suínos são mantidos em ambiente quente, existe o perigo de que a atividade muscular ou a termogênese, pela dieta, induza hipertermia, considerando-se que a perda evaporativa no calor é insuficiente para manter a homeotermia nos suínos. No calor, o hábito alimentar do animal fica alterado e os suínos comem menos, mas com maior freqüência, evitando, desta forma, o incremento calórico pela alimentação.

O suíno difere de outros animais domésticos, de interesse econômico, devido ao fato de possuir pelagem relativamente esparsa (ou nula, como ocorre em algumas raças de clima tropical) e depender da camada de tecido adiposo subcutâneo para o seu isolamento térmico. Em climas quentes, a ausência de pelagem favorece a alta absorção de radiação solar e, apesar de aparentemente favorecer a perda de calor, através da pele, este fato não ocorre em toda sua magnitude, tendo em vista que os suínos, apesar de possuirem glândulas sudoríparas bem desenvolvidas, estas não respondem quando da exposição dos animais ao calor. Assim, a evaporação, através da pele, depende de respostas comportamentais, como envolver-se em lama ou água, as quais aumentam a perda de calor evaporativo em altas temperaturas. Outra consequência do pobre isolamento externo, apresentado pelos suínos, é que a perda de calor através da pele é influenciada pelas alterações que ocorrem no movimento do ar, principalmente quando da exposição dos animais a baixas temperaturas.

Suínos têm sido mantidos em climas frios e a vasoconstrição periférica auxilia na redução da perda de calor, através da pele, mas respostas termoreguladoras, tais como agrupamento, portura são também de grande importância na prevenção da perda excessiva de calor.

Quando da exposição de suínos, por vários dias ou semanas, a diferentes temperaturas ambientais, ajustes comportamentais podem envolver alterações na ingestão de alimento, de modo que a ingestão de energia de suínos em crescimento e expostos ao frio possa aumentar 2 vezes ou mais do que suínos expostos ao calor. Nestas condições, a curva de crescimento pode ser afetada e as alterações na composição corporal podem influenciar as respostas comportamentais. Em climas quentes, os suínos estão sujeitos a sobrecarga térmica ambiental acentuada e, em muitas ocasiões, podem morrer de hipertermia. A pobre tolerância, ao calor, de suínos, tem sido estudada por diferentes pesquisadores e, curiosamente, a maioria deles em países de clima temperado (INGRAM, 1964; ROLLER & GOLDMAN, 1969; LYHS et al., 1969). Assim, se os suínos devem ser mantidos em altas temperaturas, obrigatoriamente, condições favoráveis à dissipação de calor têm que ser oferecidas aos animais, tais como lama, água, ventilação, pois estas são condições essenciais para a sobrevivência dos mesmos em temperaturas elevadas (HEITMAN et al., 1962). A ausência de grossa pelagem determina que o calor necessário para evaporar a água, por exemplo presente da lama que envolve o animal, é derivado da superfície da pele em maiores proporções do que do ar ambiente, e a eficiência do resfriamento é dessa forma aumentada.

No frio, grupos de suínos, recém-nascidos ou adultos, agrupam-se e este tipo de comportamento é muito eficiente contra a perda de calor. MOUNT (1960) e MOUNT et al (1967), mostraram que a exposição de um grupo de suínos, ao frio, determina

va um leve aumento na produção de calor, enquanto que a exposição de um único animal, à mesma temperatura, provocava acentuada elevação no consumo de oxigênio. Por outro lado, MOUNT (1968) mostrou que a alteração da postura é um importante fator que contribui para a manutenção da homeotermia. Assim, quando no frio, os suínos apresentam postura compacta, com os membros anteriores próximos ao corpo e pequena superfície de contato com o chão, diminui a perda de calor. No calor, postura relaxada, com aumento da superfície de contato e não agrupamento, são algumas das respostas comportamentais, comumente observadas nos suínos, para aumento da dissipação de calor.

Fatores que influenciam o comportamento termoregulador de suínos têm sido estudados, em uma grande série de experimentos (BALDWIN & INGRAM, 1967a, 1967b, 1968a, 1968b). Contudo, muitos experimentos têm sido desenvolvidos através da técnica de comportamento operante (WEISS & LATIES, 1961), nos quais as respostas operantes termoreguladoras são quantificadas, permitindo, assim, uma melhor avaliação do comportamento animal. Suínos jovens, quando expostos ao frio, rapidamente aprendem a pressionar uma alavanca (mais frequentemente com o focinho) a fim de obter radiação infra-vermelho, e no calor, jato de ar através de um ventilador. Quando a temperatura ambiente diminui, os suínos pressionam a alavanca com maior frequência, fazendo com que a temperatura ambiente aumente. BANDWIN & INGRAM (1967a) mostraram que suínos, quando expostos a temperatura de $^{-}10$ a 40^{o}C pressionavam a alavanca até a temperatura ambiente de 25^{o}C, quando a frequência de respostas declinava acentuadamente. A temperatura de 25^{o}C praticamente coincide com a temperatura no limite crítico inferior da curva de produção de calor, ou seja, zona de neutralidade térmica. Os resultados destes autores sugerem que parte da motivação apresentada pelo suíno, em emitir respostas operantes, deve estar associada com a manutenção do metabolismo ao mais baixo nível, isto é, metabolismo basal. Por outro lado, estado nutricional interfere nas respostas operantes, tendo em vista que suínos malnutridos apresentam temperatura crítica inferior maior do que animais bem nutridos. Assim, nas mesmas condições experimentais, animais normais tendem a apresentar menor frequência de respostas do que suínos malnutridos, isto é, atingem temperaturas ambientais mais baixas, mas dentro da zona de neutralidade térmica. Além do estado nutricional, outro fator que interfere na resposta operante termoreguladora, dos animais, é o estágio de aclimatação ou aclimatização dos mesmos, pois animais aclimatados ao frio ou calor apresentam exigências termoreguladoras diferentes dos animais desenvolvidos em temperaturas neutras.

Em condições de campo, estudos do comportamento operante também foram realizados. Suínos foram expostos ao frio e respostas operantes para a obtenção de radiação infra-vermelho somente foram verificadas durante o dia, sendo que a noite os

animais "preferiam" agrupar-se para evitar a perda de calor para o ambiente. Outro achado destes pesquisadores foi que a luminosidade não interferiu nas respostas emitidas pelos animais. INGRAM & LEGGE (1970) estudaram o comportamento termoregulador, em suínos jovens, em condições naturais, e verificaram que os animais não apresentavam tendências de proteger-se ou agrupar-se até que a temperatura ambiente caisse para valores abaixo de 5°C.

Os padrões de defecação e urinário, de suínos, estão diretamente relacionados com a temperatura ambiente. MOUNT (1968) mostrou que suínos confinados à temperaturas de 9 e 20°C, a defecação estava restrita às áreas de drenagem deixando as áreas de alimentação e repouso limpas. Entretanto, quando a temperatura era elevada para 30°C, os animais faziam suas excreções indiscriminadamente por toda a área do confinamento. Estes achados estão de acordo com outras experiências, nas quais os suínos mantidos em chão de concreto e em altas temperaturas tendem a envolve-se em urina ou outras fontes de água, a fim de manter a homeotermia através da dissipação de calor, através dos mecanismos evaporativos da superfície da pele.

HEITMAN e cols. (1962) estudaram o comportamento de suínos através da combinação de diferentes fatores: sombra, lama, movimento do ar e condicionamento do ar. Em condições ambientais, com a temperatura variando entre 15 - 35°C, estes autores verificaram que, quando havia somente sombra para aliviar a sobrecarga térmica, os animais permaneciam 80% do tempo na mesma, mas quando lama era oferecida como outra alternativa, o tempo gasto na sombra era reduzido.

A necessidade, para efeitos práticos de produção de suínos, é determinar a faixa de temperatura ambiente e estado nutricional que permitam uma eficiência máxima de conversão alimentar e ganho de peso nos animais. HOLMES & CLOSE (1977) calcularam quais as faixas de temperaturas ótima para o desenvolvimento dos suínos, em função do peso e energia metabolizável ingerida. Verifica-se (Tabela 1) que a temperatura diminui à medida que o peso e a ingestão de energia aumentam.

TABELA 1 - Zonas de neutralidade térmica (°C) para suínos submetidos a diferentes níveis de energia metabolizável (valores calculados).

Peso (Kg)	Energia Metabolizável		
	M	2M	3M
	ZONA TERMONEUTRA		
2	31-33	29-32	29-31
20	26-33	21-31	17-30
60	24-32	20-30	16-29
100	23-32	19-30	14-28

R E F E R Ê N C I A S

BALDWIN, B.A. & INGRAM, D.L. (1967a). Physiol. Behav. 2:15

BALDWIN, B.A. & INGRAM, D.L. (1967b). J. Physiol. (London) 191: 375.

BALDWIN, B.A. & INGRAM, D.L. (1968a). Physiol. Behav. 3:409

BALDWIN, B.A. & INGRAM, D.L. (1968b). Physiol. Behav. 3:395

BRODY, S. (1945). Bioenergetics and Growth. Reinhold, New York

CURTIS, S.E. (1970). J. Anim. Sci. 31:576

CURTIS, S.E.; HEINDENREICH, C.J. & HARRINGTON, R.B. (1967). Am. J. vet. Res. 28:1887

HEITMAN, H.; HAHN, L.; BOND, T.E. & KELLY, C.F. (1962) Anim. Behav. 10:15

HOLMES, C.W. & CLOSE, W.H. (1977). The influence of climatic variables on energy metabolism and associated aspects of productivity in the pigs. In: Nutrition and the Climatic Environment. Ed., W. Haresign, H.Swan and D. Lewis, Butterworths, pp. 51.

INGRAM, D.L. (1964). Res. Vet. Sci. 5:357

INGRAM, D.L. & LEGGE, K.F. (1970). Physiol. Behav. 5:891

IRVING, L. (1964). Terrestrial animals in cold: birds and mammals. In: Adaptation to environment, ed. D.B.Dill, Am. Physiol. Soc. pp.31.

LYHS, L.; NICHELMAN, M. & STEINHARDT, T. (1969). Mr.Vet.Med. 24: 494

MOUNT, L.E. (1968). The Climatic Physiology of the Pig. Edward Arnold, London

MOUNT, L.E. (1958). Nature (London), 147:333

MOUNT, L.E. (1960). J.Agric. Sci. Camb., 55:101

MOUNT, L.E.; HOLMES, C.W.; START, I.B. & LEGGE, A.J. (1967) J. Agric. Sci. Camb., 68:47

NEWLAND, H.W.; McMILLEN, W.N. & REINECKE, E.P. (1952). J.Anim. Sci. 11:118

ROLLER, W.L. & GOLDMAN, R.F. (1969). Trans. Amer. Soc. Agr. Eng. 12:164

VERSTEGEN, M.A.; CLOSE, W.H.; START, I.B. & MOUNT, L.E. (1973). Br. J. Nutr. 30:21

WEISS, B. & LATIES, V.G. (1961). Science 133:1338

COMPORTAMENTO DE BOVINOS EM PASTAGENS

Roberto Meirelles de Miranda*

INTRODUÇÃO

As relações entre os animais e o pasto são tão complexas que exigem métodos de estudo. A literatura mundial vem, assim, consignando o aperfeiçoamento de técnicas e métodos para extrair, desta complexidade de relações, as práticas de manejo que levem a produtividade maiores ou a delineamentos experimentais para ensaios de maior precisão.

O estudo do comportamento dos animais em pastagens se enquadra nesta linha de pensamento. Admite-se que um conhecimento mais profundos dos hábitos de pastoreio, do horário das várias atividades, da variação entre animais com a qualidade e quantidade de forragem e com outros fatores do meio, possa levar o zootecnista a estabelecer melhores sistemas de produção ou a considerar todas estas variáveis no planejamento de experimentos.

Segundo VILLARES & ROCHA(1.950) os estudos de comportamento de bovinos foram iniciados por COCKAINE, em 1.919, se intensificaram na zona temperada do globo e, depois, passaram a ser feitos na faixa tropical. PAYNE(1.951), ignorando os trabalhos pioneiros de VILLARES & ROCHA(1.950) no Brasil, disse não haver referências sobre os estudos do comportamento nos trópicos e considerou suas pesquisas como as primeiras a serem publicadas.

Os estudos de comportamento de bovinos se intensificaram nos trópicos e o Brasil já tem contribuição ponderável para a literatura sobre o assunto.

A literatura, entretanto, é ainda bastante limitada e isto se deve à dificuldade de realização dos estudos. A observação continuada, durante as 24 horas do dia, limita o estudo de comportamento aos pesquisadores que podem se constituir em equipe e, mesmo assim os plantões noturnos exigem sacrifícios de difícil transposição.

Nossa experiência, no passado, teve êxito e resultou na publicação de alguns trabalhos, graças à colaboração de alunos sob o estímulo de bolsas de iniciação à pesquisa do CNPq. O maior número de observadores disponíveis permitiu a formação de duplas que venciam galhardamente o tédio dos plantões noturnos.

Os estudos de comportamento já definiram a existên

Professor Titular UnB. - Brasília - DF.

cia de diferenças entre os trópicos e a zona temperada, entre dias quentes e dias frios e entre animais diversificados quando à constituição genética; estas definições, permitem sugestões sobre mudanças de manejo. Infelizmente, porém, apesar da lógica baseada nos estudos de comportamento, pouco se tem alterado no manejo, pois o zootecnista e o criador se encontram limitados por outras circunstâncias. Exemplo desta situação é o horário das ordenhas. A rotina de manejo de gado leiteiro estabeleceu uma ordenha matutina e outras vespertina.

Por outro lado, os estudos de comportamento mostram que as horas adotadas para recolhimento do gado são, exatamente, aquelas em que os animais estão, no seu natural, no pastejo mais intenso. Atender à natureza será levar a primeira ordenha para o horário de 3 às 6 da manhã e a segunda para 14 às 16 com visível sacrifício para ordenhadores, gasto de luz elétrica, mudanças de horas de coleta, etc.

Ainda não existem pesquisas sobre um possível aumento de produtividade na hipótese da mudança da hora de ordenha segundo o comportamento natural da vaca; só o registro de maior produtividade, capaz de compensar os gastos mais elevados, poderá levar o criador a modificar seu regime de trabalho. Por outro lado, para qualquer modificação, deveriam ser consultadas as vacas, que segundo VOISIN(1.974), são sindicalizadas e se recusam a fazer horas extras.

As limitações impostas aos criadores e técnicos pela multiplicidade de fatores que intervêm na fixação de sistemas de manejo são, a nosso ver, a razão principal dos estudos de comportamento não terem levado a contribuições ponderáveis para aumento de produtividade dos bovinos.

Metodologia de Pesquisa

Os estudos de comportamento de bovinos em pastagens têm sido feitos pela observação visual dos animais com revesamento dos observadores. DULPHY et al(1.980) citam, também, a possibilidade de emprego de equipamentos pneumáticos, elétricos e eletrônicos nas observações.

Em geral os pesquisadores definem as várias atividades que vão ser observadas - pastejo, ruminação, repouso ou ócio, caminhar, defecar, urinar, beber água, tomar sal, etc.; montam um esquema de anotação da ocorrência destas atividades à medida que são observadas e adotam um sistema para estimar o tempo gasto em cada atividade. O controle de tempo é baseado na duração do intervalo entre observações, admitindo-se que o animal mantenha, em média, a mesma atividade durante todo o intervalo. O intervalo de 5 minutos é, talvez, o mais adotado; neste caso, se o animal foi observado em pastejo, considera-se que ele permaneça, du

rante 5 minutos, pastando. Atividades como urinar, defecar, beber água ou tomar sal são, geralmente, controladas pelo número de vezes que ocorrem.

Além do intervalo de cinco minutos entre observações, a literatura consigna trabalhos em que a repetição se processa com frequências variáveis desde um minuto até uma hora!

Na década de 60 houve maior preocupação com a metodologia a ser adotada nos estudos de comportamento. A FAO estabeleceu um Comitê Permanente para estudos de comportamento. Este Comitê atuou sob a coordenação do Prof. P.N. WILSON, de Trinidad, um dos mais conhecidos estudiosos do assunto nos trópicos. O Comitê se preocupou em levantar os trabalhos em realização na época e ofereceu, para exame dos pesquisadores, sugestões sobre número e preparação dos observadores necessários, modelos de formulários, relação de informações complementares a serem registradas, duração das observações, técnicas para trabalhos à noite, etc.; sugeriu também, uma relação de atividades a serem acompanhadas e sua codificação. Estas informações foram disseminadas por circulares do Prof. WILSON, datadas de 1.962 e, posteriormente publicadas em Zootecnia(Comportamento de animais em pastoreio, 1.965).

Mais recentemente, WINTER et al(1.980) apresentaram um exame crítico da metolodogia e, depois de reverem numerosos trabalhos publicados no passado, mostraram que os resultados apresentam grande variação de autor para autor e levaram, com frequencia a conclusões opostas para situações idênticas; atribuiram estas divergências à reduzida duração dos períodos de observação, à falta de repetições e ao pequeno número de animais submetidos a estudo. Estes autores criticaram a deficiência de detalhes na descrição das condições em que são realizadas as pesquisas - características do clima, das pastagens, das raças, dos métodos de registro e a imprecisão na definição do que se considera como dia ou como noite; e lamentaram que, apesar destas falhas, alguns trabalhos chegaram a conclusões que, na melhor das hipóteses, devem ser consideradas como de pouca confiabilidade.

O trabalho que apresentaram depois destas críticas procura demonstrar como uma boa pesquisa deva ser feita. Os autores se esmeraram em dar os detalhes cuja falha acusaram na literatura; de rebanhos numerosos de gado Holandês, Jersei, Sahiwal e tipo local (de Bangladesh) retiraram cinco animais representativos de cada raça e os submeteram a testes contínuos (24 horas) em 10 dias consecutivos de cada mês, durante todo o ano. É, assim, a nosso ver, o trabalho mais completo publicado na literatura mundial.

DULPHY et al(1.980) reiteraram algumas das críticas de WINTER et al(1.980).

Literatura

A literatura internacional, de trabalhos realizados em

condições temperadas e tropicais tem sido revista exaustivamente no estrangeiro(HANCOCK, 1.953; WILSON, 1.961; WAITE, 1.963; CHURCH, 1.975; SPEDDING, 1.976; HAFEZ, 1.977; DULPHY et al, 1.980; WINTER et al, 1.980).

Os trabalhos brasileiros têm, também, se esmerado em rever o que já foi feito no exterior. O artigo pioneiro de VILLARES & ROCHA(1.950) é, certamente, a primeira revisão em português e, mais recentemente, tivemos as contribuições de FURLAN(1.973) e de CORSI(s/d) cobrindo, em língua portuguesa, quase toda a literatura estrangeira.

O que informa a literatura internacional? Nos quadros 1, 2 e 3 as revisões já existentes são sumarizadas. Este resumo mostra a grande variação nos valores e nas conclusões dos trabalhos.

Esta reunião de técnicos interessados em comportamento animal é uma oportunidade para o exame da situação do assunto no Brasil. As pesquisas tem surgido em várias instituições, feitas por equipes que trabalham por algum tempo e interrompem a atividade. Felizmente porém, os resultados das pesquisas têm sido publicados. Vamos, assim, tentar representar uma revisão da literatura nacional e, na discussão, esperamos obter a contribuição dos presentes para eliminar qualquer omissão que tenha ocorrido. Com esta contribuição de todos sairemos daqui com uma atualização do tema do Brasil. Teremos, assim, uma base segura para dar continuidade à linha de pesquisa a que foi dedicada esta reunião.

Quadro 1 - PASTEJO DE BOVINOS

Tempo médio, h/dia	4-9	HAFEZ, 1962, seg. SPEDDING, 1976
gado de corte europeu, h/dia	5-12	DULPHY et al, 1980; JOHNSTONE-WALLACE, citado por SPEDDING, 1976
gado de corte europeu, h/dia	7,7	Vários autores citados por WAITE, 1963
gado leiteiro europeu, adulto h/dia	6-11	DULPHY et al, 1980
vacas adultas, h/dia	7,8	Vários autores, citados por WAITE, 1963
bezerros leiteiros, h/dia	9,3	Vários autores, citados por WAITE, 1963
Variação do tempo de pastejo:-		
gado de corte europeu, h/dia	6,0-9,4	Vários autores, citados por WAITE, 1963
vacas leiteiras, h/dia	4,3-11,5	Vários autores, citados por WAITE, 1963
bezerros leiteiros, h/dia	5,6-11-6	Vários autores, citados por WAITE, 1963
Tempo de pastejo de taurinos:-		
em clima temperado, h/dia	6,5-8,0	Vários autores, citados por WINTER, 1980
em clima tropical, h/dia	6,3-13,0	Vários autores, citados por WINTER, 1980
Tempo de pastejo nas estações do ano:		
na seca, h/dia	7,4	BREINHOLT et al, 1983
nas águas, h/dia	8,4	BREINHOLT et al, 1983

Quadro 1 - PASTEJO DE BOVINOS

(Continuação)

Há diferenças entre estações e entre raças quanto a pastejo diurno e noturno		WINTER et al, 1980
Não há diferenças significativas em tempo total entre holandês, Jersei, Sahiwal e gado local de Bangladesh		WINTER et al, 1980
Patejo constitui 45% do tempo de gado Holandês, Jersei, Sahiwal e local de Bangladesh		WINTER et al, 1980
Variação do tempo com a idade		
bezerros, h/dia	5,6	WILSON, 1961
novilhos, h/dia	6,5	WILSON, 1961
vacas, h/dia	8,2	WILSON, 1961
Variação com a qualidade do pasto		
bezerros, pasto bom, h/dia	7,5	ROY et al, 1955, seg. SPEDDING, 1976
bezerros, pasto ruim, h/dia	9,27	ROY et al, 1955, seg. SPEDDING, 1976
pasto de baixa qualidade aumenta o tempo		ATKESON et al, seg. CORSI, s/d; DULPHY et al, 1980: CHURCH, 1975; HAFEZ, 1977
Patejo é mais longo de dia mas aumenta, nos dias quentes, à noite		SEATH, 1946, seg. CORSI, s/d; DULPHY et al, 1980; CHURCH, 1975; HAFEZ, 1977; FURLAN, 1973; WAITE, 1963; vários autores citados por WINTER, 1980
Permanência no estábulo reduz tempo de pastejo		WILSON, 1961

Quadro 1 - PASTEJO DE BOVINOS

(Continuação)

Suplementação com concentrado reduz tempo de pastejo		WAITE, 1963
Opiniões divergentes quanto à relação tempo de pastejo e produção de leite		WAITE, 1963
Pastejo é reduzido no escuro		WAITE, 1963
Luar aumenta pastejo noturno		DULPHY et al, 1980; CHURCH, 1975
Chuva pouco reduz tempo de pastejo		DULPHY et al, 1980; WAITE, 1963
Pasto sombreado aumenta tempo de pastejo		WILSON, 1961
Nº médio de períodos de pastejo por dia	4-7	HAFEZ, 1977
Nº de bocadas		
- por dia	24.000	FURLAN, 1973
- por minuto de pastejo	50	Vários autores, citados por CHURCH, 1975
Nº de refeições principais por dia	2-3	DULPHY et al, 1980, HAFEZ, 1977; WINTER, 1980
	2	WAITE, 1963.

Quadro - 2 RUMINAÇÃO EM BOVINOS

Duração média, h/dia	5-9	DULPHY et al, 1980
	4-9	HAFEZ, 1977
Vacas leiteiras, h/dia	6,6	Vários autores, revistos por WAITE, 1963
gado de corte, h/dia	7,3	Vários autores, revistos por WAITE, 1963
bezerros, h/dia	9,2	Vários autores, revistos por WAITE, 1963
Variação - Vacas leiteiras h/dia	3,7-9,8	Vários autores, revistos por WAITE, 1963
gado de corte h/dia	5,9-9,4	Vários autores, revistos por WAITE, 1963
bezerros, h/dia	6,8-8,9	Vários autores, revistos por WAITE, 1963

Quadro - 3 OUTRAS ATIVIDADES DE BOVINOS

Beber água, vezes/dia	1-4	FURLAN, 1973
	3-4	Vários autores, citados por WAITE, 1963
	1-2	WINTER, 1980
	1-7	Vários autores, citados por WINTER, 1980
Maior freqüencia de bebidas de dia		Vários autores, citados por WINTER, 1980
Maior freqüencia no gado europeu que no zebu		WINTER, 1980
Defecações, vezes por dia	11,75	FURLAN, 1973
	10,11	Vários autores, citados por WAITE, 1963
Micções vezes por dia	8,5	FURLAN, 1973
Tempo em pé, h/dia	12,11	FURLAN, 1973
Tempo deitado, h/dia	11,49	FURLAN, 1973
	7,0-11,50	WINTER et al, 1980
Distância percorrida, km/dia	3,2-4,8	HAFEZ, 1977
	2,7-3,2	WAITE, 1963
Distância percorrida de dia, km/dia	3,7	FURLAN, 1973
Distância percorrida de noite, km/dia	0,7	FURLAN, 1973
Aumenta com o tamanho do pasto		HAMMOND, 1955, seg. CORSI, s/d
Independe do tamanho do pasto		HAFEZ, 1965, seg. CORSI, s/d
Zebuínos andam mais que europeus		HAFEZ, 1977

Entre os zootecnistas brasileiros ressaltam os nomes de JOÃO BARRISON VILLARES e GERALDO LEME DA ROCHA; o primeiro estudando os animais e os segundo, as pastagens, foram pioneiros na abertura de várias linhas de pesquisa. Por coincidência, fizeram, juntos,o primeiro trabalho brasileiro de observação de comportamento de animais em pastagens. Justificaram a realização da pesquisa por considerarem que poderia levar "em base científicas aos métodos e sistemas de bem conduzir animais e plantas visando formação de conjunto harmonioso para o mais alto rendimento econômico da exploração pastoril".

O estudo publicado por VILLARES e ROCHA(1958) foi realizado na Fazenda Experimental de Criação em pastagens de Jaraguá(4 piquetes de 8 hectares cada) usando 66 novilhos em lote de 11 cabeças; os animais eram zebu, caracu, caracu x zebu e caracu x europeu de 42 meses de idade e 485,5 kg de peso vivo, em média; alguns lotes eram alimentados exclusivamente a pasto e outros eram suplementados com feno ou cana picada; as observações de comportamente cobriram somente, o período de 6:00 às 19:00hs. e foram realizadas nos períodos set/out/1946 e abril/1947; os tempos gastos comendo cana ou feno foram incluídos no total de tempo de pastejo.

Os dados colhidos foram examinados sobre vários aspectos e o elevado número de animais permitiu o cálculo, tanto de suas médias, como dos desvios-padrão e coeficientes de variação; as médias obtidas são as constantes doquadro 4.

Quadro 4 - Médias de tempos em cada atividade no período 6:00-19:00 h (13 horas)

	Horas/Período	% do Total
Tempo de pastejo	10,08	77,5
Tempo deitado	1,64	12,6
Tempo em pé sem pastar	1,28	9,8

Obtidas estas médias os autores passaram a examinar fatores capazes de influenciar o comportamento e o quadro 5 mostra o contraste relativo à qualidade da pastagem e época do ano.

Quadro 5 - Variação do comportamento com a época do ano e qualidade da pastagem(observações de 6:00 às 19:00 hs)

	Abril (Pastos bons)	Setembro (Pastos ruins)	Diferença
Tempo de pastejo, h	8,56	11,58	3,02*
Tempo de pastejo, % do total	65,85	89,10	24,25
Número de período de pastejo	3	2	1
Início do pastejo, h	6h30min	Antes de 6:00	-

* Diferença significativa a 5%.

O trabalho, apresenta, ainda, as seguintes conclusões:-

a) o contraste pastos bons x pastos ruins mostra tempos de pastejo diferentes, mesmo quando a comparação é feita na mesma época;

b) a presença de orvalho parece ter o mesmo efeito da qualidade de pasto: reduz o tempo de pastejo(com orvalho 644,5 min. e s/orvalho 704,5 min.); animais não devem ser retirados do pasto enquanto houver orvalho;

c) há diferenças individuais em tempo de patejo;

d) não houve diferença significativas entre os tempos de pastejo dos diferentes grupos raciais mas a perda de peso na seca foi menor entre os zebus e zebu x caracus e maior nos caracus e caracu x europeus;

e) a procura de água e sal ocorreu em horas muito variadas e apresentou os quantitativos do quadro 6.

Quadro 6 - Procura de sal e água pelos animais experimentais - vezes por dia.

	Variação	Outono	Primavera
Sal	0-3	1,0	0,6
Água	1-4	1,2	1,9

Apesar do tempo limitado(13 horas/dia) de observação, o trabalho mostra um número maior de horas de pastejo que a média da literatura internacional(HAFEZ, 1962); confirma o aumento do pastejo com a redução da qualidade da pastagem; contraria a afirmativa de BREINHOLT et al(1983) de que o pastejo é mais curto na seca; e mostra o mesmo resultado de WINTER(1980) de que os tem

pos totais de pastejo pouco variam entre grupos raciais diversificados.

O período 1950-63 nada acrescentou, no Brasil, ao estudo de comportamento de bovinos. No último ano, uma equipe, liderada por CUNHA(CUNHA et al, 1963), procurou examinar características do comportamento do charolês, do zebu e de seus hábitos para verificar aspectos genéticos, especialmente face à seleção artificial, feita nos híbridos, para maior produção de carne.

Estes pesquisadores trabalharam em 19 vacas - charolês, zebu, 5/8 charolês x zebu e bi-mestiços 5/8 charolês x zebu em pastagem de 26 hectares de capim gordura; as observações foram feitas, somente, durante 13 h em cada período de 24 horas e os animais eram identificados com números grandes pintados a óleo; o uso de lanterna foi considerado incoveniente e as observações a distância foram feitas com binóculo; em cada dia foi observado um animal de cada grupo racial. De todos os dados colhidos(17 variáveis) só foram significativas as diferenças entre grupo raciais indicadas no quadro 7.

Quadro 7- Diferenças entre grupos raciais - Significativas a 5% - Tempos em minutos.

	Tempo andando e pastando	Tempo Total de pastejo	Tempo Deitado
Charolês	406,20	512,40	42,80
Zebu	348,25	265,20	147,20
5/8 C x Z	333,60	459,80	66,60
Bi - mestiços	325,40	406,60	86,20

O quadro 8 mostra as médias das determinações nos 19 animais experimentais para todas as variáveis estudadas. Estas médias foram calculadas para o conjunto pois a análise estatística só demonstrou diferenças significativas, entre grupos raciais, para aquelas constantes do Quadro 7.

Quadro 8 - Médias das variáveis observadas nos quatro grupos raciais - 19 animais, 5 dias, 13 horas/dia.

Distância caminhada, m		3.972
Andando e pastando, min	332,6	
Andando e ruminando, min	11,3	
Andando, min	33,0	
Total andando, min		376,9
Pastando e andando, min	332,6	
Pastando parado, min	92,2	
Total pastando, min		424,7
Ruminando e andando, min	11,3	
Ruminando deitado, min	107,7	
Ruminando em pé, min	77,8	
Total ruminando, min		196,8
Total parado(pastando, ruminando ou ócio) min		252,4
Total deitado(ruminando ou ócio) min		155,7
Nº de defecações(variação 0-8) média		2,7
Nº de micções(variação 0-5) média		1,9
Nº de bebidas(variação 0-4) média		1,2

Análise estatística mais completa mostrou que zebu e charoleses são distintos quanto a tempo de pastejo, tempo de ruminação, tempo de descanso e distância percorrida; os híbridos são intermediários mas tendem para o zebu; a variável mais discriminante é o tempo de ruminação. Os autores concluem que a seleção artificial para a carne leva os híbridos a se aproximarem do charolês em ganho de peso mas, quanto ao comportamento, acompanham os zebuínos.

Em 1965, a revista Zootecnia(Vol. III, nº 3:25-30, 1965), divulgou, a nível nacional, a correspondência do técnico da FAO, Roald A. Peterson informando sobre o Comitê permanente da FAO para estudos de comportamento, solicitando informações sobre trabalhos em andamento no Brasil e colocando à disposição dos pesquisadores uma sugestão de metodologia para a coleta de dados sobre o comportamento. Estas sugestões foram úteis pois, alguns trabalhos posteriores adotaram os formulários, os códigos e a metodologia indicada.

BISCHOFF et al(1967) fizeram experimento com novilhos de

corte usando vários suplementos concentrados. Chegaram, nestes experimentos, à conlcusão de que a ministração de concentrado reduzia o consumo de pastagem; no inverno, com a pastagem de baixa qualidade, 100 g de NDT sob a forma de concentrado reduzia 76g de NDT de pasto consumido; na pastagem melhor, no verão, a redução de consumo de pasto era, somente, 86g de NDT.

O estudo de comportamento de gado leiteiro nos pastos tomou novo impulso com os trabalhos de SILVA et al(1967) e de ROTA et al(1967), o primeiro publicado e o segundo relatado por MIRANDA(1968).

SILVA et al(1967) trabalharam com novilhos de sobreano, vacas secas e vacas em lactação, mestiças de Guernsei e Holandês, dez cabeças de cada classe, em piquetes de 5 e 8 ha.

A metodologia usada foi, em linhas gerais, a sugerida pelo Comitê Permanente da FAO: observações de 5 em 5 minutos, 2 observadores em cada período e uso de lanterna à noite; os três grupos tiveram várias(2 a 5) observações de 24 horas, repetidas nas águas e na seca. A distribuição média do tempo foi aseguinte:

Pastejo	40,6%(9,74h)
Ruminação	33,4%(8,02h)
Ócio	26,0%(6,24h)

A experiência dos autores permitiu-lhes definir três períodos de pastejo:-
1º) do nascer do sol até 12-14 h
2º) de 15 h ao escurecer
3º) de 20 h às 2 h

O dia foi preferido para o pastejo e a noite, para a ruminação, em geral, com os animais deitados; a ruminação era, comumente, intercalada com os pequenos períodos de ócio e feita, em 3 a 5 períodos menos bem definidos que os de pastejo.

Foram estudadas as correlações entre os tempos de pastejo, ruminação, ócio e entre o tempo de pastejo e produção; somente as correlações pastejo x ócio e ruminação x ócio, ambas negativas, foram estatisticamente significantes; o aumento do tempo de pastejo ou de ruminação é feito à custa do tempo de ócio.

Houve diferenças altamente significativas entre pastejo, ruminação e ócio, nas duas estações do ano, no caso das vacas em lactação; o pastejo foi maior na seca, a ruminação e o ócio maiores nas águas; diferenças entre animais e entre dias também contribuiram para aumentar, significativamente, a variação dos tempos; o luar não afetou visívelmente o comportamento.

O trabalho de SILVA et al mostra tempos comparáveis ao da literatura estrangeira; constrasta com o de BREINHOLT et al (1983) que demonstra maior pastejo nas águas e com as revisões de DULPHY et al(1980) e CHURCH(1975) que indicam maior pastejo nas noites de luar.

ROTA et al(1967) eram alunos da UFRRJ e fizeram o trabalho como bolsistas do CNPq sob a orientação de MIRANDA(1968). O relatório, enviado ao CNPq, não foi publicado mas o orientador divulgou os resultados principais em Seminário realizado na UFV. A metodologia usada foi a mesma de SILVA et al(1967) e o trabalho pode ser considerado como uma continuação da atividade anterior. Os dois trabalhos são resumidos no quadro 9.

Quadro 9 - Tempos de pastejo e ruminação nos trabalhos de SILVA et al(1967) e ROTA et al(1967) - Horas

	PASTEJO		RUMINAÇÃO		Nº	Nº ANI-	AUTOR
	MÉDIA	EXTREMOS	MÉDIA	EXTREMOS	OBS	MAIS	
Novilhas	8,5	7,8s-9,2a	7,8	7,1a-8,5s	4	10	SILVA et al, 1967
Vacas secas	11,1	10,2s-11,9a	8,4	8,2a-8,7s	4	10	SILVA et al, 1967
Vacas lactação	9,7	8,0a-11,4s	7,9	7,1s-8,7a	8	10	SILVA et al, 1967
Vacas lactação	10,0	6,5 -13,1	7,0	4,9 -8,9	15	10	ROTA et al, 1967

a - água; s- seca.

ROTA et al(1967) observaram grande variabilidade do tempo de pastejo e mais estabilidade nos tempos de ruminação; a variação do tempo de pastejo é compensada pelo aumento ou diminuição do tempo de ócio. Os autores verificaram grande alteração no comportamento das vacas amamentando que, ao aproximar a hora da ordenha, interrompem as outras atividades e se encaminham para o estábulo.

MIRANDA (1968), com base nos trabalhos de seus orientados, apresentou, em Seminário na U.F.V., o que chamou de comportamento típico:-

a - pastejo praticamente nulo de 3 às 6 horas;
b - início do pastejo ao alvorecer; intensidade máxima entre 10-11 horas decaindo ate 14-15 horas;
c - reinício do pastejo às 16 horas, atingindo intensidade máxima às 17 e redução drástica no crespúsculo;
d - novo período com início às 21 horas, máximo às 24 horas e queda a zero às 3 horas;
e - o pastejo noturno constitue, somente 7 a 3% do total;
f - há longos períodos de dedicação de todos os animais ao pastejo mas, não, à ruminação e ao ócio;

g - há uma refeição matutina longa e intensa, uma à tarde, de duração e intensidade médias e uma à noite, de duração e intensidade pequenas e variáveis.

Nova fase na pesquisa sobre comportamento de bovinos foi marcada por três trabalhos de LUCCI e seus colaboradores, em São Paulo.

LUCCI et al(1969a) trabalharam com vacas mestiças (1/2 a 3/4 europeu) em lactação, em 8 piquetes(4 de *Bachiaria mutica* e 4 de *Pennisetum purpureum*); as observações eram feitas por períodos ininterruptos de 72 horas e as vacas só saiam dos pastos para as ordenhas de 6 às 8 e de 12 às 15 h, sem ração de concentrados; dois animais ficavam em cada piquete de 1050 m^2 e os técnicos se colocavam em uma torre, com binóculo e faróis para o caso de observações noturnas; os dados eram tomados a cada 5 minutos.

O experimento foi montado em blocos de quatro animais classificados pelo nível de produção leiteira. Não houve diferenças significativas entre tempos de pastejo nas duas forrageiras nem entre os grupos de vacas classificadas por produção. Os resultados são resumidos no quadro 10.

Quadro 10 - Comportamento de vacas em lactação segundo LUCCI et al (1969a)

	DE DIA		DE NOITE		TOTAL
	h,min	%	h,min	%	h,min
Pastando	5 18	72	2 6	28	7 24
Em pé	1 21	52	1 15	48	2 36*
Deitadas	1 56	24	6 12	76	8 8*
Andando	0 3,5	46	0 3	54	0 6,5*
Defecando ou urinando	0 0,5	29	0 0,2	71	0 1,7
Bebendo	0 9,5	76	0 3	24	0 12,5

* provàvelmente ruminando.

Em relação aos trabalhos anteriores o tempo de pastejo é bem menor e apesar das vacas ficarem 5 horas no estábulo, o pastejo diurno ainda constituí 72% do total. Os autores definiram como períodos de maior intensidade de pastejo: 8-10h, 15-19h, 23 e 1-2h e ao alvorecer(interrompido para ordenha).

O trabalho seguinte, da mesma equipe(LUCCI, 1969b), foi realizado nas mesmas bases do anterior com 14 vacas mesti

ças em lactação, com o tempo de permanência no estábulo reduzido a 3 h; os piquetes eram somente, capim elefante (*Pennisetum purpureum*).

Em contraste com o experimento anterior, foram encontradas diferenças significativas em tempo de pastejo entre grupos classificados por nível de produção (quadro 11); as horas de maior intensidade de pastejo foram as mesmas do experimento anterior.

Quadro 11 - Diferenças de tempo de pastejo em função da produção de leite.

Produção de leite a 4%, kg	6,7	12,3
Tempo de pastejo, h	7,9	8,6

Os tempos registrados no experimento são os constantes do quadro 12.

Quadro 12 - Comportamento de vacas em lactação segundo LUCCI et al (1969b) - Tempos de pastejos em horas.

	NOITE (18:30 - 6:00)	DIA E NOITE (24 horas)	% DE DIA (6:00 - 18:30)
Pastando	2,4	8,3	70,8
Em pé*	1,7	4,2	59,0
Deitada*	6,2	8,0	23,3
Andando	0,03	0,11	28,6

* Inclui os tempos em pé e deitada em ruminação.

O último trabalho da equipe liderada por LUCCI foi, também, publicado em 1969 mas feito sobre bovinos gir em confinamento recebendo silagem de sorgo ou feno de pangola à vontade.

É interessante notar que os tempos de ingestão se distribuem nas mesmas horas em que os animais, segundo os outros experimentos, estariam pastando; os tempos, entretanto, são menores enquanto os tempos gastos ruminando são maiores (quadro - 13).

Quadro 13 - Tempos de ingestão e ruminação de alimentos e volume de água bebida (LUCCI et al, 1969c).

	SILAGEM		FENO DE PANGOLA	
Tempo de ingestão, h e min	6	6	5	39
Tempo de ruminação, h e min	9	9	9	1
Água no alimento mais água bebida Kg	19,5		10,7	

Os animais recebendo feno beberam mais água no bebedouro mas, no total, considerada a água contida nas rações, tiveram menor consumo(quadro 13).

Em 1974 VILELA et al(1974) publicaram os resultados de pesquisa feita na UFRRJ no fim da década de 60, sob nossa orientação.O trabalho usou vacas mestiças secas de várias idades. foram observados grupos de 7 a 11 vacas de cada vez em piquetes de 2,5 ha de pangola; quatro observadores se revesaram em equipes de dois a cada quatro horas; dezoito observações de 24 horas foram feitas nas diferentes fases da lua e foram determinados , além dos tempos de pastejo, as quantidades de água bebida, defecações e micções.

Foram caracterizados os seguintes períodos de pastejo:-

1º) de 7 às 12 horas, com máximo de 7 às 8;
2º) de 14 às 18, com máximo de 16 às 17;
3º) de 23 às 2 com máximo de 24 a 1;

a ruminação foi feita em 4 períodos, sendo os dois noturnos; o ócio não teve períodos bem caracterizados.

As diferenças entre águas e seca só foram significativas para ruminação(menor na seca) e ócio e não afetaram os tempos de pastejo; estes tempos e os de ruminação foram comparáveis aos determinados, nas mesmas condições, por SILVA et al(1967).

Pastejo total não foi alterado pelas fases da lua mas o noturno diminuiu uma hora na nova e aumentou uma hora na cheia; a ruminação e o ócio aumentaram nas noites de lua nova.

As correlações pastejo x ruminação(-0,24), pastejo x ócio(-0,60) e ruminação x ócio(-0,64) foram significativas a 1% (as duas últimas foram, também significativas, no trabalho de SILVA et al(1967)).

O consumo de água foi,em média, de 21,6 litros tomados, de preferência, pela manhã e à tarde.

Os números de defecações(4,7 em 24 horas) e de micções em (2,2 em 24 horas) foram considerados subestimados pois, em muitos casos, não coincidem com o momento das observações realizadas de 5 em 5 minutos.

Na IX Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia NASCIMENTO E LOURENÇO(1974) apresentaram um trabalho sobre hábitos de novilhos bubalinos em terra firme na Amazônia. O trabalho

foi realizado com nove animais acompanhados por períodos de 72 horas; duas observações foram feitas na época das chuvas e duas na época menos chuvosa e os tempos médios foram os seguintes:

Pastejo	10 h 38 min
Ruminação	9 h 46 min
Ócio	3 h 36 min

A ruminação foi mais intensa à noite e o pastejo, de dia; o pastejo foi mais demorado na época chuvosa; o ócio mais longo de dia na época menos chuvosa e, de noite, nas chuvas.

Os autores verificaram que a ruminação e o ócio são mais intensos quando os animais estão no pasto que quando estão na água.

O pasto experimental possuia um pequeno lago acessível aos animais mas, infelizmente, não consta do trabalho o tempo de permanência dentro d'água, hábito tão característicos dos búfalos!

LUCCI e seus colaboradores(1974) voltam a apresentar trabalho sobre vacas leiteiras recebendo, no estábulo 2, 4 ou 6 refeições no período entre 6:00 e 18:00 horas. O resumo, publicado nos Anais de reunião da S.B.Z., é pouco detalhado mas especifica que foram usadas 16 vacas mestiças, 72 horas de observação contínua e que as diferenças em tempos de ingestão da ração (mistura de 60% de feno de capim gordura com concentrados) e de ruminação não foram diferentes, estatísticamente, nos três tratamentos.

Os últimos anos tem testemunhado o aparecimento de pesquisas sobre comportamento no que diz respeito à seleção de forrageiras pelos bovinos em pastagem. Neste sentido LIMA et al (1976) apresentam uma série de trabalhos usando fistula esofágica; demonstram, assim, que os animais selecionam certas forrageiras com maiores teores de proteína bruta e maior digestibilidade da matéria seca "in vitro" e que, na seca, os arbustos constituem parte importante do material ingerido.

Comentários Finais

Os trabalhos de pesquisa sobre comportamento precisam ser mais utilizados na fixação de normas de manejo e na definição de detalhes de pesquisa e de novos experimentos. Vejamos algumas possibilidades.

O conhecimento da existência de pastejo reduzido à noite nos permite concluir que, em experimentação, o gado pode ser tirado do pasto na véspera sem ser prejudicado em seu rendimento mas evitando variações de peso com o enchimento do rumen; do mesmo modo, podemos definir que o período noturno é melhor para coleta de estrume para biodigestores ou para fertilizante.

No caso de gado leiteiro, a redução da permanência

no estábulo é uma necessidade, pois ela se faz a custa do tempo de pastejo; o estudo dos efeitos da mudança das horas de ordenha para haver coincidência com os períodos de pastejo pouco intenso(madrugada e tarde) é uma pesquisa indicada para levar os estudos de comportamento às suas últimas consequências.

Por último, ao dar continuidade aos estudos no Brasil, devemos atentar para os conselhos de WINTER et al (1980) no sentido de definir bem nossos materiais e métodos, para obter resultados comparáveis. Estes conselhos são especialmente úteis a nós que trabalhamos num país de dimensões continentais e com gados e sistemas de produção os mais variados.

Bibliografia Citada

BISSCHOFF, W.V.A. et al. Suplementações alimentares protéico-energéticas de novilhos em pastejo. Pesq. Agropec. Bras., Brasília, 2:421-436. 1967.

BREINHOLT, K.A.; GOWEN, F.A. & NWOSU, C.C. Influence of environmental and animal factors on day nigtht grazing activity of imported Holstein-Friesian cows in the humid lowland tropics of Nigeria. Tropical Animal Production, Santo Domingo, 6(4) : 300-307. 1981.

CHURCH, D.C. Digestive physiology and nutrition of ruminants- Volume 1: Digestive physiology. 2a. ed. Editado pelo autor Corvallis, Oregon, USA. 1975.

Comportamento de Animais em Pastoreio. Zootecnia, São Paulo, III (3):25-30. 1965.

CORSI, MOACIR. Hábito de pastejo dos ruminantes . Seminário do Curso de Pós Graduação de Nutrição Animal e Pastagens. ESALQ, Piracicaba, s/d.

CUNHA, R.A. et al. Sobre ocomportamento de exemplares das raças charolêsa, zebu e descendentes de seus híbridos. Anais Acad. Bras. de Ciências, Rio de Janeiro, 35(2):215-239. 1963.

DULPHY, J.P.; REMOND, B.& THERIEZ, M. Ingestive behaviour and related activities in ruminants. In: RUCHEBUSH, Y & THIVEND, P., eds. Digestive physiology in ruminants. Westport, Avi Pub. Co. 1980. 854p.

FURLAN, R.S. Hábitos de pastejo. In: Anais do Simpósio sobre Manejo de Pastagem. ESALQ, Piracicaba: 141-154. 1973.

HAFEZ , E.S.E. Physiology of behaviour. In:- SWENSON, M.S. ed. Dure's physiology of domestic animals. 9ª ed. Ithaca, Cornell Univ. Press 1977. Cap. 47. pág. 652 a 670.

HANCOCK, John. Grazing Behaviour of Cattle. Animal Breeding Abst., Farnhm Royal 21(1): 1-3. 1953.

LIMA, M. de A. et al. Estudos de pastagens nativas em área de cerrado usando novilhos com fístula esofágica. I Fistulação, metodologia, avaliação. Anais XIII Reunião S.B.Z.: 251 - 253. 1976.

_____. Estudos de pastagens nativas em área de cerrado usando novilhos com fístula esofágica. II Disponibilidade e seletividade botânica. Anais XIII Reunião S.B.Z.: 254 - 256. 1976.

_____. Estudos de pastagens nativas em área de cerrado usando novilhos com fsítula esofágica. III Composição e seletividade química. Anais XIII Reunião da S.B.Z.: 257.1976.

_____. Estudos de pastagens nativas em área de cerrado usando novilhos com fístula esofágica. Anais XIII Reunião da S.B.Z.: 259-261. 1976.

LUCCI, C. de S. et al. Observações sobre hábitos de vacas leiteiras em pastos de capim fino(*Brachiaria mutica*) e de capim napier (*Pennisetum purpureum*). Bol. Ind. Animal, Nova Odessa(nova série, nº único), 26:155-164. 1969a.

_____. Observações sobre hábitos de vacas leiteiras em pastos de capim napier(*Pennisetum purpureum*). Bol.Ind. Animal, Nova Odessa, 26:165-172. 1969b.

_____. Observações preliminares sobre o comportamento apresentado por bovinos confinados da raça Gir alimentados com silagem ou feno. Bol. Ind. Animal, Nova Odessa, 26 : 181-188. 1969c.

_____. Tempo de ingestão de alimentos.

MIRANDA, R.M. Comportamento do gado leiteiro. In:- Seminário de Climatologia Animal, Viçosa , UFMG. 1968.

MURPHEY, R.M. et al. Approachability of bovine cattle in pastures: breed comparisons and breed x treatment analysis. Behaviour Genetics, 10(2): 171 - 181. 1980.

_____. Age group differences in bovine investigatory behaviour Development Psychobiology, 14(2): 117-125. 1981.

_____. Responses of cattle to humans in open spaces: breed comparisons and approach-avoidance relationships. Behaviour Genetics, 112(1): 37-48. 1981.

NASCIMENTO, C. N. B & LOURENÇO JUNIOR., J.B. Hábitos de novilhos bubalinos em pastagem de terra firma. Anais XI Reunião da S.B.Z.: 68. 1974.

PAYNE, W.J.A. et al Grazing Behaviour of cattle in the tropics. Nature, Londres, 167:610-611. 1951.

SILVA, R.G. et al. Contribuição ao estudo do comportamento das vacas leiteiras em pastagens nos climas tropicais. Veterinária, Itaguai, 20:11-35. 1967.

SPEDDING, G.R.W. Grassland ecology. Oxford, Clarendon Press, 1976.

VILELA, Edmilson et al. O comportamento de vacas secas. Anais da E.A.U. - U.F.Go., 4(1):68-79. 1974.

VILLARES, J.B. & ROCHA, G.L. Climatologia Zootécnica. X Contribuição para o estudo dos hábitos do bovinos nas pastagens tropicais. Bol. Ind. Animal, São Paulo, 11(1/2): 3-22. 1950.

VOISIN, André. Produtividade do pasto. São Paulo, Mestre Jou. - 1974. 517p.

WAITE, R. Grazing behaviour. In: WORDEN, A.N. et al. Animal health, production and pastures. Londres, Longmans. 1963. 786p.

WILSON, P.N. Observations on the grazing behaviour of crossbred Zebu Holstein cattle managed on Pangola pasture in Trinidad. Turrialba, 11(2): 57-71. 1961.

WINTER, Peter. et al. Studies of the grazing behaviour of taurine and zebuine cattle in Bangladesh. Animal Research and Development, Tubingen, 12:26-77. 1980.

RESUMOS

COMUNICAÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS

REAÇÕES A ALIMENTO DE PLANÁRIAS *Dugesia tigrina* MANTIDAS EM DIFERENTES CONDIÇÕFS AMBIENTAIS

Inês A. Dolci Palma*

O objetivo foi comparar reações a alimento de dois grupos de nove planárias cada. Um dos grupos foi mantido por 35 dias na "condição em isolamento" e outro mantido na "condição em grupo" por igual período de tempo - nove animais em um mesmo frasco, com leve movimentação de água provocada por um pequeno jato de ar, e a presença de presas para caça (caracóis) duas vezes por semana. Uma vez por semana, após 15 minutos de observação do comportamento dos animais, um pedaço de fígado de boi cru era colocado em cada frasco, após o que procedia-se a um novo período de 15 minutos de observação. Na segunda semana, o pedaço de fígado foi maior do que aquele utilizado na primeira e nas três semanas seguintes o pedaço foi igual em tamanho àquele da segunda semana porém, levemente balançado na água dentro de frascos. Registrou-se, a cada intervalo de tempo de um minuto, quantos animais exibiram uma de seis categorias comportamentais, previamente descritas e que diziam respeito quer à atividade motora geral dos animais, quer à atividade motora diretamente voltada ao fígado.

Nos dois grupos, houve diferenças nas reações exibidas quando das três formas de apresentação do fígado: as reações mais rápidas e maiores ocorreram quando o fígado era movimentado na água, embora tenha havido diferenças, nos dois grupos, entre as três semanas em que o fígado foi apresentado com movimento.

Constatou-se, também, nas três últimas semanas, que embora o número de animais ativados pelo alimento tenha sido igual nos dois grupos, a rapidez de reação e o número de animais em estacionamento sobre o fígado foram maior na "condição em grupo" do que na "condição em isolamento", na qual cada animal ficava separado do outro em um frasco com água.

Ainda, a reatividade ao fígado foi maior na "condição em grupo" do que na "condição em isolamento", considerando-se todas as categorias registradas, semana a semana, destacando-se em especial a categoria estacionamento sobre o fígado. Os resultados foram discutidos considerando-se a maior ou menor aproximação dos ambientes em que o estudo foi conduzido às condições características do "habitat" desses animais.

---

* Instituto de Letras, História e Psicologia de Assis - UNESP.

ESTUDO ETOLÓGICO DO COMPORTAMENTO DE OBREIRAS DE SAÚVA (*Atta sexdens rubropilosa* Forel), RELATIVAMENTE A DEPÓSITOS DE REFUGO

Paulo Roberto Galeska Leite*
Walter Hugo de Andrade Cunha*

Os sauveiros em nosso laboratório apresentam um ou mais depósitos de refugos, situados junto às laterais das bandejas metálicas que contém as colônias. Compõem os depósitos detritos oriundos do trabalho com vegetais no cultivo do fungo (de que essas formigas se alimentam), cadáveres de operárias, etc.

Notando que os mencionados depósitos jamais continham folhas cortadas, quer verdes quer secas, decidimos observar a reação das operárias a uma camada de tais materiais a recobrir a superfície exposta desses depósitos. Essa intervenção determinava, nas obreiras que lidavam com o refugo, um movimento de separação completa das folhas e do refugo. As folhas eram afastadas em uma direção longitudinal em relação às laterais ou canto onde se situavam os depósitos, e as partículas de refugo eram reamontoadas em uma direção latitudinal em relação a essas laterais ou canto das bandejas onde se situavam os depósitos.

Este comportamento causava não só a separação espacial entre as folhas e o refugo, como, também, a divisão do depósito de detritos original em dois sub-depósitos adjacentes, separados por uma espécie de fenda. A partir deste momento, as obreiras reiniciavam movimentos de reagrupamento dos depósitos, anulando assim, a fenda oriunda do comportamento de separação e refazendo a antiga arquitetura de um único monte para cada depósito.

Estes resultados sugerem que a atividade com os refugos da colônia nesta espécie, se assenta sobre uma aversão - que não sabemos ainda dizer se é inata ou se adquirida - que suas obreiras revelam quanto à promiscuidade entre vegetais potencialmente úteis para a colônia e o refugo produzido pelo formigueiro. (bolsa do CNPq).

* Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

REARRANJO DAS PARTÍCULAS DO DEPÓSITO DE REFUGO POR OBREIRAS DE SAÚVA (*Atta sexdens rubropilosa* Forel): UM ESTUDO ETOLÓGICO

Paulo Roberto Galeska Leite*
Walter Hugo de Andrade Cunha*

Uma de nossas intervenções mais frequentes nos sauveiros mantidos em nosso laboratório, para o fim de estudar as atividades características das formigas, tem consistido na remoção parcial ou total para outros locais, dos depósitos de refugo da colônia.

Nossas observações revelam que esta remoção geralmente provoca um retransporte de resíduos para o local original, retransporte esse efetuado por parte das operárias que haviam sido removidas juntamente com os detritos. Revelam ainda, que durante a remoção, e mesmo antes que seja completada, um contingente de operárias, em cada um dos sub-depósitos que o retransporte temporariamente enseja, a um rearranjo das partículas de refugo. Esse rearranjo resulta numa compactação dos detritos e consequentemente redução do tamanho dos depósitos.

Em laboratório, o rearranjo constante de partículas de refugo por parte de obreiras de pequeno porte parece destituído de significação. No entanto, a significação adaptativa parece clara se se considera que, em situações naturais os detritos são depositados em panela subterrâneas, e o mau aproveitamento do espaço implicaria em atividades adicionais de escavação por parte das obreiras, o que restringiria o tempo para outras atividades na colônia. (CNPq).

* Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

ORGANIZAÇÃO DA ESCAVAÇÃO EM OBREIRAS DE *Atta sexdens rubropilosa*: A ATRAÇÃO POR TÚNEIS INICIADOS

Maria Margarida P. Rodrigues*
Fernando Leite Ribeiro*

Nossos estudos têm mostrado que a média per capita escavada por saúvas *Atta sexdens rubropilosa* em condição solitária ou em pequenos grupos (de 2 a 8 obreiras) aumenta em função do aumento do tamanho do grupo. O número de túneis por caixa experimental, por outro lado, não aumenta proporcionalmente com o número de obreiras (Ribeiro, Rodrigues & Gil, Ciência e Cultura (Resumos 1978, 30, 655). Essa concentração da atividade de escavar foi interpretada como um indicador de organização social. Um possível fator responsável pela concentração poderia ser a tendência de as obreiras aprofundarem túneis já iniciados. Para testar essa hipótese planejou-se o seguinte experimento: 33 formigas de porte médio (5 a 6 mm), sem experiência prévia com terra, foram solitariamente colocadas em caixas experimentais. Essas caixas continham solo vegetal umedecido e socado além de um recipiente com fungo, que servia como alimento. Em cada uma de 22 caixas experimentais havia um túnel de 20 mm de extensão por 5-6- mm de largura, que foi aberto com o auxílio de uma pinça. Nas outras 11 caixas experimentais não havia túnel no início do experimento. As obreiras permaneceram 5 dias consecutivos nessas caixas, sendo tomadas medidas diárias da extensão dos túneis escavados e/ou aprofundamento do túnel oferecido (TO). Um túnel oferecido só era computado como tunel da caixa se a obreira o aprofundasse; nesse caso, era computado apenas o aprofundamento, excluindo-se os 20 mm iniciais. Algumas das obreiras da condicão TO aprofundaram os túneis oferecidos e esses aprofundamentos representaram 38% do total escavado pelas obreiras dessa condição. A diferença entre o número médio de túneis da condição TO (1,5 túneis) e a condição sem túnel oferecido (2,5 túneis) foi considerada estatísticamente significativa. Esse resultado indicou que a concentração da atividade escavadora pode ser parcialmente determinada pela tendência de as obreiras escavarem em túneis iniciados. Este resultado corrobora a teoria da Estigmergia de Grassè (1959), mas outros fatores devem intervir porque as obreiras da condição TO também iniciaram novos túneis. Além disso, obreiras isoladas, normalmente, abrem mais de um túnel. Além da atração por túneis, outro possível determinante da concentração talvez deva ser buscado na interação entre obreiras durante a escavação.

* Deptº de Psicologia Experimental - USP.

ESTUDO COMPARATIVO DO COMPORTAMENTO DE 4 ESPÉCIES DE *Megalomyrmex* Forel (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: MYRMICINAE)

Carlos Roberto Ferreira Brandão*

Foram estudadas, em condições naturais e de laboratório (técnicas de manutenção em condições artificiais descritas em Brandão, 1978), quatro espécies do gênero de formigas neotropicais *Megalomyrmex* Forel.

Megalomyrmex balzani Emery e *Megalomyrmex leoninus* Forel são espécies relativamente grandes, de vida livre com distribuição amazônica. Nestas espécies operárias ergatóides, que diferem das outras operárias pelo volume relativo do abdomem e presença de ocelos, são responsáveis pela função reprodutiva. Nunca foi observada a presença de rainhas verdadeiras em ninhos naturais. Algumas observações afirmam que nas duas espécies as operárias mantém associações alimentares com ninfas de membracídeos do gênero *Aconophora*.

Megalomyrmex goeldii Forel e *Megalomyrmex iheringi* Forel são espécies pequenas, de distribuição restrita às florestas subtropicais úmidas do sudoeste brasileiro. Estas espécies sempre apresentam rainhas verdadeiras e não são conhecidos casos de associações com homópteros.

As observações de campo dizem respeito a hora de coleta, recrutamento entre operárias para forrageamento, tipo de ninho e alguns testes simples para observação de defesa em situação experimental. No laboratório as observações foram sistematizadas em forma de etogramas, catálogos comportamentais com frequências relativas de todas as categorias comportamentais consideradas. Repetiu-se, nestas condições, os testes simples realizados previamente no campo sobre defesa e possível recrutamento entre operárias.

As comparações entre os etogramas e os resultados das observações e testes sugere a existência de dois grupos de espécies no gênero. Dados de morfologia e distribuição corroboram esta hipótese e os dois grupos são, portanto, definidos morfológica, ecológica e comportamentalmente.

Comparando-se estes resultados com os outros etogramas publicados para formigas, é possível se caracterizar o gênero *Megalomyrmex* como intermediário no esquema de evolução do comportamento social neste grupo de insetos.

---

* Museu de Zoologia da USP.

BIOECOLOGIA DE MOSCAS DE FRUTAS DO GÊNERO *Anastrepha* (DIPTERA-TEPHRITIDAE) EM JABOTICABAL, SP.

O.A. Fernandes[1]
A.C. Busoli[2]
L.C. Donadi[3]
R.A. Zucchi[4]

Durante 1981/82 foram realizados ensaios para estudar aspectos bioecológicos de tefritídeos em laboratório. Os adultos foram obtidos de frutos de cajazeiro-mirim (*Spondias lutea*) da região de Ribeirão Preto, SP, levados para laboratório e mantidos sobre areia umedecida em bandejas. As pupas foram coletadas através de peneiramento sob água corrente e colocadas em placas de Petri em camada de areia esterilizada (para evitar ácaros predadores) e estas sob gaiolas de "voil". O ambiente foi mantido a 25 ± 2 ºC e 75 ± 5% de UR ar. Os adultos foram contados diariamente e transferidos para gaiolas de 50 cm de aresta, e alimentados à base de 25% de Proteína Hidrolizada + 45% de açúcar refinado + 30% de água destilada, dieta esta colocada em pedaços de algodão em placas de Petri. Água destilada foi oferecida na parte superior das gaiolas. A oviposição foi realizada em uma esfera de espuma de nylon (cor alaranjada) revestida por membrana de "parafilm", umedecida constantemente. Os ovos foram transferidos para solução de NaCl a 0,1% em placas de Petri, mantidas em uma câmara a temperatura média de 30ºC.

Observou-se num 1º ensaio (março-abril/81) a emergência predominante de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) com 1714 adultos e alguns exemplares de A. *bistrigata* Bezzi, 1919. A relação e razão sexual da 1a. espécie foi respectivamente 1,07 e 1 o : 1 ♀; e o período de pré-oviposição variou de 9 a 13 dias. A idade máxima para machos e fêmeas foi respectivamente 113 e 108 dias, e longevidade média de 51,74 ± 3,41 e 45,18 ± 2,97 dias. A porcentagem de parasitismo foi 27,86% , com o braconídeo *Doryctobracon areolatus* (Szepligeti) apresentando razão e relação sexual de 0,39 e 1,6 o : 1,0 ♀, respectivamente.

Num ensaio (set/81 a março/82), sob metodologia semelhante emergiram daqueles frutos, somente A. *obliqua*. Os machos e fêmeas apresentaram respectivamente longevidades máximas de 139 e 153 dias, e médias de 69,30 ± 4,14 dias e 57,99 ± 9,00 dias. A relação e razão sexual respectivas, foram 1,14 o : 1,00

1 Estagiário do Deptº de Defesa Fitossanitária da FCAV-UNESP, Jaboticabal.
2 Deptº de Defesa Fitossanitária da FCAV-UNESP, Jaboticabal.
3 Deptº de Fitotecnia - FCAV-UNESP, Jaboticabal.
4 Deptº de Entomologia da ESALQ-USP, Piracicaba, SP.

♀ e 0,47. O período de pré-oviposição foi de 10 dias e a viabilidade de ovos foi 22,58% sob a metodologia descrita. Não houve parasitismo nesta época e para esta espécie.

ASPECTOS ECO-ETOLÓGICOS DA ACEITAÇÃO DE LARVAS TRANSFERIDAS NA CRIAÇÃO ARTIFICIAL DE RAINHAS *Apis mellifera* L.

Eduardo Corbella*

Tratamos de interpretar, pelo indubitável interesse zootécnico que tem, os efeitos que diferentes variáveis climáticas tiveram sobre as porcentagens de aceitação de larvas de operárias de menos de 24 horas de idade das primeiras e segundas transferências. Verificamos que fatores tais como a chuva, o aumento da temperatura média até atingir um valor adequado, permanecendo com pouca variação neste valor, aumentavam a aceitação das larvas da primeira transferência quando favoreciam a floração de plantas que fornecem alimento às abelhas e quando, na sua interação, proporcionavam um ambiente externo apropriado para o desenvolvimento das colônias. Os dados sobre outras variáveis climáticas tais como pressão barométrica e o estado geral do tempo, parecem indicar que elas não afetam diretamente na aceitação de larvas.

A aceitação de larvas na segunda transferência, pelo contrário, dependeria menos diretamente do ambiente externo e sim de componente comportamentais das abelhas e fatores internos das colmeias recrias.

Continuamos atualmente estudando a relação entre a aceitação de larvas e o clima nas abelhas africanizadas, para logo ser comparada com os resultados obtidos no Sul do Uruguai com abelhas européias *A. m. mellifera*.

---

* Departamento de Biologia, Instituto de Biociências - UNESP, Rio Claro, SP.

ESPAÇO E O PROGRAMA DE CONSTRUÇÃO DA TEIA NUMA ARANHA ORBITELA: RESULTADOS PRELIMINARES

Cesar Ades*
José Augusto Rossetto*

Tomando-se como ponto de partida resultados anteriores (Ades, Ciência e Cultura, Resumos, 1974, 1976), iniciou-se um programa de estudo sobre os determinantes externos da geometria da teia na aranha *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae). Aranhas adultas, capturadas no meio ambiente, foram colocadas em caixas quadradas de tamanhos diferentes (Superfície aproveitável para a construção: caixa 1: 156,25 cm^2, caixa 2: 312,5 cm^2, caixa 3: 625 cm^2, caixa 4: 1250 cm^2, caixa 5: 2500 cm^2). suas teias sucessivas eram fotografadas e medidas (diâmetros globais, largura e número de espirais da espiral viscosa, número e comprimento dos raios, etc.) para uma avaliação da influência do espaço sobre o programa de construção. Os dados preliminares confirmam e ampliam os resultados das pesquisas anteriores: (1) a teia se ajusta, em suas dimensões globais, ao espaço oferecido, havendo contudo um limite superior (ao nível da caixa 5) a partir do qual a expansão da teia se torna independente do espaço disponível. (2) O aumento de tamanho da teia é acompanhado de aumento numa série de dimensões (número e tamanho dos raios, largura da espiral viscosa, número de suas espirais, etc.) (3) Outras dimensões da teia, especialmente as relativas à região central, onde costuma permanecer *Argiope argentata* em repouso, mantêm maior constância. (4) Relações estruturais - como o grau de excentricidade do miolo - variam com o espaço disponível. Em sua construção da teia, a aranha orbitela parece obedecer a duas ordens de fatores básicos: de um lado, os fatores que decorrem da estrutura e dimensão dos suportes e dos primeiros fios (delimitadores do restante) da teia; de outro, fatores ligados à estrutura e dimensão de seu próprio corpo. Os primeiros fatores, em que se baseia a flexibilidade da teia, têm influência mais evidente na parte periférica da rede; os segundos, nas dimensões da parte mais central. A manipulação das condições de suportes externos fornece um instrumento precioso para analisar a integração dos atos que compõem a construção da teia.

---

* Departamento de Psicologia Experimental - Instituto de Psicologia, USP.

VARIÁVEIS ECOLÓGICAS NO ARMAZENAMENTO DE PAPEL DO HAMSTER: EFEITOS, A CURTO E LONGO PRAZO, DA DISTÂNCIA

Rogério F. Guerra*
César Ades*

A teoria do "optimal foraging", em ecologia (Pyke, Pulliam & Charnov, 1977) parte do pressuposto de que os animais são dotados de estratégias, parcialmente herdadas, que, levando em conta a disponibilidade e o custo das substancias necessárias , "otimizam" seu aproveitamento das fontes de energia. A fim de testar alguns princípios desse modelo ecológico, aplicando-o ao comportamento de armazenar material de ninho no hamster, foram realizados 2 experimentos. No primeiro, animais privados de papel tinham que percorrer 3 distâncias diferentes (30, 90 e 180 cm). numa pista, entre a caixa-viveiro e uma fonte contendo tiras pequenas (0.5 x 6.0 cm.) ou grandes (3.0 x 9.0 cm.). Foram registrados o número de viagens, a quantidade e a forma de transporte das tiras por viagem, o tempo dispendido no ninho (assim como, o tempo gasto na arrumação dele), o tempo gasto na ida à fonte e retorno ao ninho, além de outras medidas. No segundo experimento, os animais eram colocados dentro do mesmo equipamento por 24 horas, passando, em dias diferentes, pelas mesmas distâncias. Nesse experimento foi registrado somente o total de tiras transportadas ao final das 24 horas de sessão. No primeiro experimento foi verificado que o aumento da distância provocava 1) um decréscimo no número médio de viagens e na quantidade total (assim como a superfície) de tiras transportadas. Por outro lado, essa queda era parcialmente compensada com um aumento de tiras transportadas por viagem; 2) um maior tempo dispendido na fonte; 3) um maior transporte nas bolsas bucais (quando a distância era menor, havia maior transporte "arrastando") 4) surtos de coleta alternando-se com atividades de arrumação do ninho, ocorrendo, assim, uma certa periodicidade nas viagens; 5) o tempo dispendido no ninho foi maior (por outro lado, uma maior distância provocava uma latência menor para arrumação do ninho). Para todas as distâncias, o tempo gasto na ida à fonte foi maior do que o tempo gasto no retorno ao ninho (a velocidade de ida foi menor que a de volta). No segundo experimento, foi verificado que os animais não apresentam "compensação" na coleta de tiras: o aumento da distância provocava uma coleta menor. Esses resultados estão de acordo com dois princípios de regulação do

* Deptº de Psicologia Experimental - Instituto de Psicologia, USP.

comportamento subjacentes à teoria; o "princípio da demanda" (cai o consumo com o aumento do custo) e o princípio da "compensação pelo custo" (maior consumo a cada contacto com a fonte).

EFEITOS DA PRIVAÇÃO SOBRE O CONSUMO E O ARMAZENAMENTO DE ALIMENTO, A CURTO E A LONGO PRAZO, NO HAMSTER *Mesocricetus auratus*

Emma Otta*
César Ades*

Esta pesquisa foi motivada por um artigo de Silverman e Zucker (1976) demonstrando que o hamster ao contrário do rato - tradicionalmente utilizado em pesquisas sobre ingestão com animais - não aumenta seu consumo de alimento a longo prazo (24 h), quando submetido a esquemas alternados de 24 horas sob privação e 24 horas com acesso a alimento, sendo o índice de mortalidade muito elevado. O aumento compensatório do consumo seria impedido pela ação de fatores inibitórios pós-ingestivos. Examinamos os efeitos da privação (0,6 e 24 horas) sobre o armazenamento - um comportamento característico do hamster que tem sido pouco considerado - e o consumo de alimento, a curto (1 hora) e a longo prazo (24 horas). Nossa hipótese era que o armazenamento, como um comportamento que altera o meio externo, estaria livre de possíveis fatores inibitórios pós-ingestivos que afetam o comer, podendo mostrar-se sensível a efeitos de privação. Constatamos aumento do consumo de alimento a curto prazo, mas não a longo prazo, após privação. O armazenamento, no entanto, ao contrário do que esperavamos, não apresentou qualquer intensificação, quer a curto, quer a longo prazo.

* Depto de Psicologia Experimental - Instituto de Psicologia-USP.

COMPORTAMENTO DE VACAS HOLANDESAS EM PASTAGENS

Costa, M.J.R.P.*
Mesquita, J.C.**
Junqueira Filho, A.A.***
Panzani, J.C.**
Stefani, V.M.****

O estudo do comportamento de bovinos se reveste de grande importância quando se pretende aprimorar técnicas de manejo e/ou avaliar os efeitos climáticos sobre estes animais.

Desta forma, foram observadas 10 vacas da raça holandesa P.B., pertencentes ao rebanho da FCAV-UNESP, Campus de Jaboticabal, por períodos de 24 e 48 hs ininterruptas em 10 dias alternados. Tais animais foram identificados conforme suas características de pelagem, além de serem numerados nos flancos.

As atividades comportamentais observadas neste trabalho foram: Pastejo, Ruminação (em pé e deitado) e Ócio (em pé, deitado e andando), seguindo orientações fornecidas pelo "Comite sobre Comportamento de Animais em Pastoreio" (FAO; Maracay, Venezuela, 1960).

Observou-se que as vacas pastaram em média 6 h e 30 min, ruminaram 7h e 30 min e ficaram em ócio 10h e 00 minutos, com predominância de pastejo no período diurno houve três ciclos de pastejo bem caracterizados:o primeiro ao amanhecer, por volta das 06:00 hs se extendendo até aproximadamente as 12:00 hs; o segundo ciclo iniciando-se ao redor de 15:00 hs indo até ao anoitecer, por volta de 18:30 hs e o terceiro e último ciclo foi noturno, iniciando-se por volta de 12:00 hs até 2:00 hs.

Foi observado também que após cada ciclo de pastejo ocorre um ciclo de ruminação.

---

* Zootecnista, aluno Curso Pós-Graduação FCAV-UNESP, Jaboticabal.
** Zootecnistas.
*** Acad. Zootecnia, Faculdade de Zootecnia de Uberaba
**** Acad. Agronomia, FCAV-UNESP, Jaboticabal.

ALGUMAS CONSIDERAÇÕES SOBRE A IDENTIFICAÇÃO DE BOVINOS EM PASTAGENS, PARA FINS DE ESTUDOS ETOLÓGICOS

Costa, M.J.R.P.*
Pedrosa Filho, H.S.**

A identificação de bovinos para fins de estudos etológicos é uma necessidade, pois geralmente há grandes variações individuais, no que se refere ao comportamento destes animais, que devem ser consideradas.

Tal identificação tem sido feita tomando-se a resenha dos animais para posterior identificação. Entretanto este método é limitado a determinadas raças que apresentem pelagem diversificada, com diferenças individuais perceptíveis. Tem-se utilizado ainda marcação com números pintados nos flancos dos animais; tal método possibilita a identificação de animais semelhantes e tem apresentado bons resultados para observações diurnas, à noite entretanto, torna-se difícil localizar determinado animal junto ao rebanho, mesmo usando forte iluminação.

Desta forma, com o interesse de se observar vacas da raça Jersey, em período noturno sem o uso constante de iluminação, visando minimizar o efeito da mesma no comportamento destes animais, desenvolveu-se uma metodologia de identificação dos animais junto ao rebanho.

O método consiste na utilização de placas de alumínio, leve e flexível, nas dimensões de 20 cm x 10 cm, que são fixadas ao dorso dos animais com auxílio de uma fita elástica. Tal placa tem o fundo pintado de preto fosco, onde se destaca o número de controle feito com papel refletivo.

Estas placas vem sendo utilizadas em observações de campo, com uma eficiência comprovada de 80%. E as observações noturnas tem sido feitas com sucesso apenas utilizando-se uma lanterna de mão de longo alcance.

---

* Zootecnista, aluno do Curso de Pós-Graduação em Produção Animal da FCAV-UNESP, Campus de Jaboticabal, Bolsista do CNPq.

** Acadêmico de Zootecnia da FCAV-UNESP, Campus de Jaboticabal.

ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE BUBALINOS EM CONFINAMENTO

C.A. Frè*
F. Baccari Jr.*
A.L.F. Cariola*
V.R.A. Martins*

Neste trabalho foram utilizados 4 búfalos da raça Mediterrâneo, 2 garrotes e 2 novilhas, em condições de confinamento em estábulo. Estudaram-se, das 8 às 17:30 horas, os seguintes parâmetros: Tempo gasto na alimentação (TA), na ruminação (TR), na permanência em pé (TP) e deitado (TD), frequência de ingestão de água (FA), frequência de micção (FM) e defecação (FD) e o número de mastigações por bolo alimentar (MBA). O consumo de ração (CR) e de água (CA) foram medidos em 2 períodos: das 8 às 17:30 horas (P_1) e das 17:30 às 8 horas (P_2). A temperatura, umidade relativa do ar e índice de temperatura e umidade foram: P_1, 20ºC, 77% e 67 e P_2, 19,8ºC, 85% e 67. Num total de 570 minutos referentes ao P_1 obtiveram-se os seguintes resultados: TA = 227,38 min (39,89%), TR = 89,12 min (15,63%), TP = 327,92 min (57,53%), TD = 208,38 min (36,56%), FA = 12 vezes, FM = 6 vezes, FD = 5 vezes e o MBA = 49,63. O consumo de ração para os 2 períodos estudados foi: P_1 = 3,52 kg e P_2 = 4,55 kg. O consumo de água foi: P_1 = 15,57 ℓ P_2 = 19,18 ℓ. Observou-se também que durante 69,34% do tempo em pé foram dedicados a alimentação e 42,77% do tempo de permanência deitado foram dedicados à ruminação. Assim, durante o P_1 os búfalos passaram a maior parte do tempo em pé e tiveram um maior consumo de alimento e água no P_2.

* Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia - UNESP - Campus de Botucatu.

TRANSPORTE DE FILHOTES DE JACARÉ-DE-PAPO-AMARELO, *Caiman latirostris* Daudin, 1802

Francisco Luiz Widholzer*
Maria Tereza Queiroz Melo*

O *Caiman latirostris*, Jacaré-de-papo-amarelo, é um animal da América do Sul, estando incluido na lista do "Red Date Book-International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (UICN) - vol. III - 1975" como um animal em extinção, daí a importância de sua pesquisa para o Brasil, e em especial para o Rio Grande do Sul.

Seu comportamento está sendo estudado sob a forma de Projeto de Pesquisa no Parque Zoológico da Fundação Zoobotanica do Rio Grande do Sul desde 1979, sendo estes estudos financiado pela Financiadora de Estudos e Projetos (FINEP).

O material utilizado para as observações em cativeiro foram 25 jacarés-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*), sendo dois adultos e 23 filhotes e jovens.

Obtiveram-se em seis anos seguidos, quatro gerações de filhotes.

O transporte dos filhotes para a água foi realizado somente pela fêmea e sempre um de cada vez.

Quanto a agressividade e os cuidados para com os filhotes por parte do casal, há uma variação bem notável entre a fêmea e o macho, conforme as variações de situação.

---

* Parque Zoológico da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. São Leopoldo - RS.

gráfica FCAV-UNESP
Jaboticabal