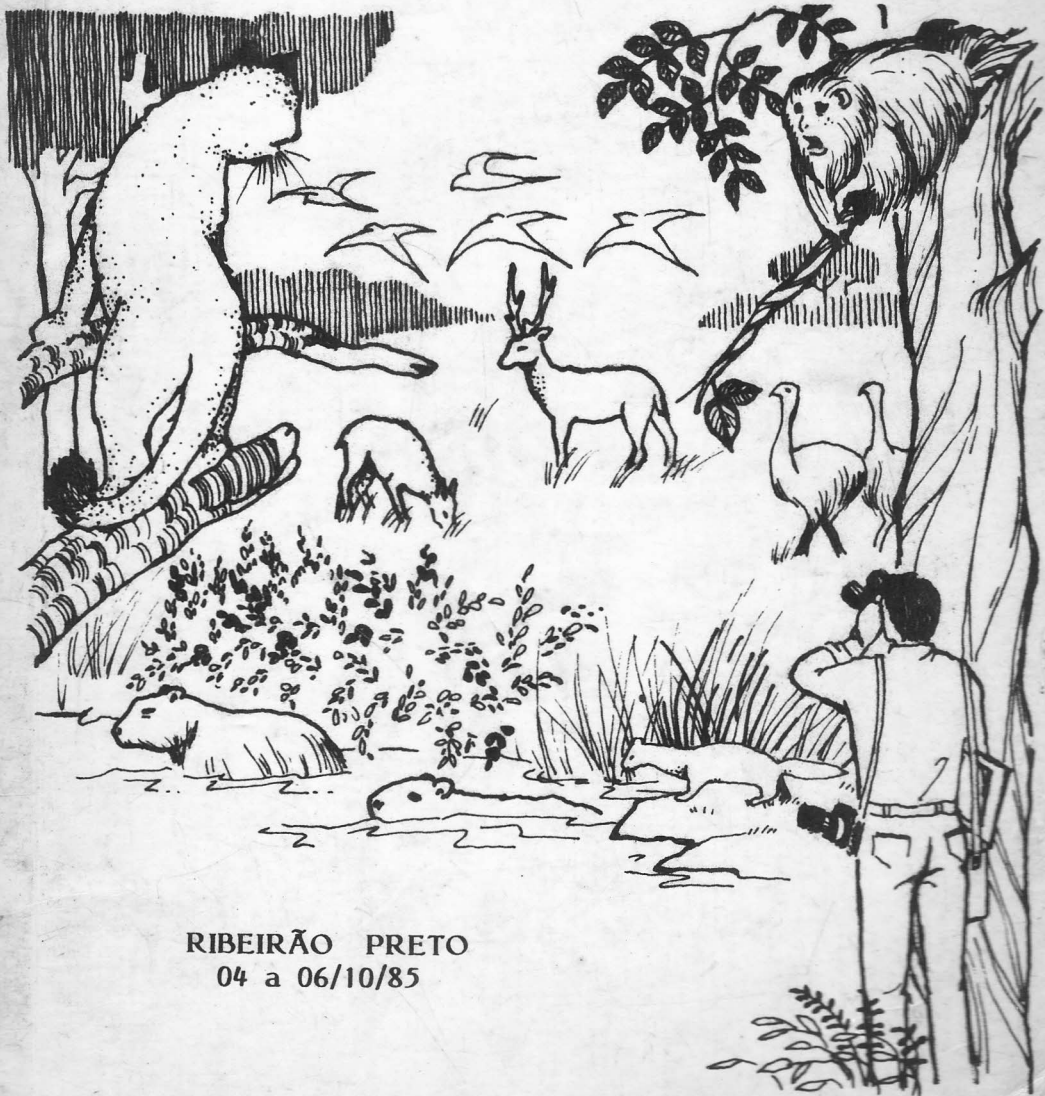


Anais do III Encontro Paulista de ETOLOGIA



RIBEIRÃO PRETO
04 a 06/10/85

III ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA
Ribeirão Preto, 4 a 6 de Outubro de 1985

COMISSÃO ORGANIZADORA

Coordenador Geral

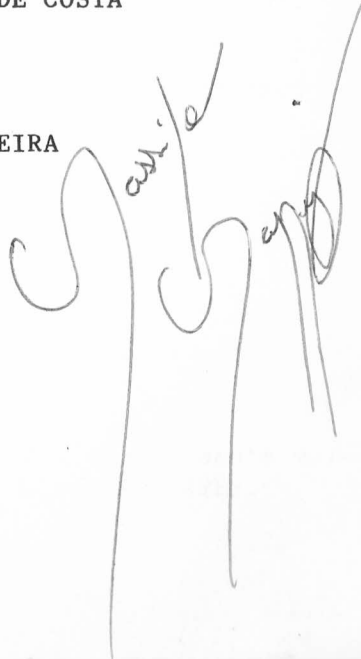
WERNER R. SCHMIDEK

Comissão

ANTONIO F. NASCIMENTO JR.
CRISTINA M. H. PINTO
CRISTINA T. HORIKOSHI
EDSON C. D. BARBARA
MANUELA SCHMIDEK
MATEUS J. R. PARANHOS DE COSTA
SILVIA M. NISHIDA

Serviços Técnicos

EUGENIA REHDER DE OLIVEIRA
HUMBERTO GIUSTI
MARCIA B. SIQUEIRA
MARILZA R. BRENTGANI

Silvia


Promoção

ASSOCIAÇÃO DOS ZOOTECNISTAS DO ESTADO DE SÃO PAULO
SOCIEDADE BRASILEIRA DE PSICOBIOLOGIA

Apoio

FUNDAÇÃO DE AMPARO À PESQUISA DO ESTADO DE SÃO PAULO
FACULDADE DE MEDICINA DE RIBEIRÃO PRETO - USP
BANCO AMÉRICA DO SUL
BANCO ECONÔMICO
COMPANHIA CITROSSUCO

Dedicamos o III ENCONTRO DE ETOLOGIA e o presente volume, em homenagem póstuma, à Profa. Dra. CECILIA TORRES.

PREFÁCIO

Realizou-se, com êxito, o III ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA. Vinte e uma palestras, distribuídas em cinco Simpósios e seis Conferências, foram apresentadas a um público de mais de 160 participantes formalmente inscritos.

Procuramos, na programação do Encontro, focar de modo amplo, o campo do Comportamento Animal, através de Simpósios sobre "Abordagens em Etologia", "Comportamentos de Invertebrados" e "Comportamentos de Vertebrados", o que se refletiu na congregação de participantes com formação profissional em diversas áreas como Ciências Humanas, Biológicas, Médicas Humana e Veterinária e Zootecnia.

Foi com grande satisfação que pudemos constatar que o público presente, apesar de um trabalho de divulgação do Encontro e basicamente artesanal, transcendeu, quanto a seus locais de origem, as fronteiras do Estado de São Paulo, havendo delegações de toda a região centro-sul do país. Documentando este fato, foi aprovada em reunião plenária durante o Encontro, a proposta da delegação da Universidade de Brasília, de mudança de designação dos eventos futuros para "Encontro Anual de Etologia", eliminando-se assim o termo "Paulista" e enfatizando a sua periodicidade.

Foi também com grande prazer que notamos a presença, entre os participantes do Encontro, de elevado número de estudantes, seja de graduação, seja de pós-graduação, o que, a nosso ver, reflete a auspicioso fato do crescente interesse que a Etologia vem despertando em nosso meio.

Procuramos na organização editorial dos Anais, dar plena liberdade aos autores das apresentações, quanto a conteúdo e estilo dos manuscritos, de modo a que o presente volume espelhasse da forma mais fiel possível, o próprio Encontro. Gostaríamos aqui de agradecer aos autores e aos demais participantes do Encontro, bem como aos patrocinadores e entidades de apoio e, em especial, aos membros da Comissão Organizadora, sem cuja atuação o Encontro não teria ocorrido da forma satisfatória como ocorreu.

Gostaríamos, finalmente, de lembrar que o III Encontro de Etologia coincidiu, na sua época de realização, com o Dia Internacional dos Animais, ilustrando e sublinhan-

do o papel deste campo de investigação e a importância de uma atuação decisiva da comunidade universitária na compreensão e preservação do nosso meio ambiente.

Werner R. Schmidek
Coordenador Geral

ANAIIS DO III ENCONTRO PAULISTA DE ETOLOGIA
Ribeirão Preto, 4 a 6 de Outubro de 1985

ÍNDICE	PÁGINA
<u>ABORDAGENS EM ETOLOGIA</u>	
APRENDIZAGEM: UMA ABORDAGEM PSICO-ETOLÓGICA. César Ades	01
ETO-ENSAIO: ELEMENTO FUNDAMENTAL NO ESTUDO DA ECOLOGIA QUÍMICA DAS INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS TÓXICAS, INSETOS APOSEMÁTICOS E SEUS PREDADORES. Keith S. Brown Jr,	21
ECOETOLOGIA DAS AVES. Edwin O. Willis.....	35
ALGUMAS PERSPECTIVAS DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL E DA ETOLOGIA PARA O CONTRÔLE DE DOENÇAS ENDÊMICAS. Pedro Jurberg.....	45
<u>COMPORTAMENTOS DE INVERTEBRADOS</u>	
COMPORTAMENTOS DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE EVOCADOS PELA ELEVAÇÃO TÉRMICA. Constance L. Hoshino, Gilson L. Volpato e Katsumasa Hoshino.....	70
COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE MOSCAS. Neusa M. Cocareli...	82
ASPECTOS COMPORTAMENTAIS DOS BESOUROS COPRÓFAGOS EM PASTAGENS. Luis Roberto A. Rodrigues.....	95
ASPECTOS ETO-EVOLUTIVOS DAS VESPAS PRÉ-SOCIAIS. Murilo S. Drummond.....	106
ABELHAS PARASOCIAIS: UM GRUPO DE TRANSIÇÃO. Evandro Camilo.....	119
ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS NA ADAPTAÇÃO DAS ABELHAS AFRICANIZADAS ÀS REGIÕES NEOTROPICAIS. Antonio F. Nascimento Jr.....	125
<u>COMPORTAMENTOS DE VERTEBRADOS</u>	
ADAPTAÇÕES FISIOLÓGICAS DO COMPORTAMENTO - TRANSIÇÃO ÁGUA-TERRA. Augusto S. Abe.....	141
COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM ANUROS. Jorge Jim.....	157

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DAS SERPENTES. Helena R.Lopes	172
REPRODUÇÃO EM AVES. Luiz O. Marcondes-Machado.....	185
ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE VACAS LEITEIRAS EM PASTA- GENS NEO'TROPICAIS. Mateus J.R. Paranhos da Costa...	199
ONTOGÊNESE DA INDIVIDUALIZAÇÃO COMPORTAMENTAL NO RATO EM DESENVOLVIMENTO. Silvia M. Nishida, Cristina M.H. Pinto, Cristina T. Horikoshi, Humberto Giusti, Manue la Schmidek e Werner R. Schmidek.....	218

APRENDIZAGEM: UMA ANÁLISE PSICOETOLÓGICA

*César Ades

Uma vez por ano, milhares de saúvas aladas deixam seus ninhos e se espalham pelo céu, num vôo de acasalamento. A fêmea fecundada exhibe, ao pousar, um comportamento que le va segundos para ser executado e que apenas ocorrerá nesta oportunidade: passa as patas pelo dorso e arranca as próprias asas. É somente depois que se dedica à feitura da galeria e da câmara onde depositará os primeiros ovos.

Este comportamento rápido faz sentido se tomado no contexto do ciclo de vida da saúva que nunca mais acasalará e que talvez tenha, mutilada, maior eficiência na escavação. Embora possa a experiência passada deixar sua marca, num ou noutro aspecto, parece claro que o padrão motor do arrancamento depende basicamente de uma prontidão genética. Impossível haver um treino explícito, uma repetição do padrão com aperfeiçoamentos progressivos pois qualquer tentativa eliminaria a base anatômica necessária! A primeiríssima execução do arrancamento deve contar com uma informação prévia, por assim dizer embutida no sistema, que garanta sua eficiência.

Muitos dos comportamentos que animais exibem na na tureza têm a espontaneidade, a aparente autonomia em relação ao treino, o caráter adaptativo deste ato único pelo qual a içá se mutila e prepara o retorno à vida subterrânea. O natu ralista os descreve como entidades prontas, preocupa-se mais em captar sua relação com os fatores do ambiente aos quais se adaptam do que em rastrear sua formação, ao longo do desenvolvimento do indivíduo. Entende-os, implicitamente, como típicos da espécie e como funcionais; e nem sempre coloca a questão do quanto dependem, em sua forma, em sua ocasião de surgimento, da experiência passada.

É a aquisição de desempenhos novos que, em contras te, constitui o foco de análise do pesquisador de laborató-

* Instituto de Psicologia (USP).

§ Versão da apresentação feita no simpósio "Perspectivas em Etologia", IIIº Encontro de Etologia, Ribeirão Preto, 1985. A preparação do presente trabalho foi feita durante vigência de uma bolsa do CNPq 30.5618/78.

rio, em especial, do psicólogo. O levantamento das formas típicas de comportamento não o interessa tanto quanto o estabelecimento das condições através das quais uma resposta ou sequência de respostas passam a associar-se a determinada circunstância, em combinação original. O afastamento em relação às condições naturais não é defeito, é ferramenta. A arbitrariedade dos ambientes experimentais constitui justamente a garantia de que uma certa associação não consta do repertório inicial do animal e de que será instalada apenas mediante condicionamento.

Cria-se situações em que a aprendizagem seja, por assim dizer, purificada de seus vieses pré-programados. Um rato albino pode ser levado a desempenhos que nunca seriam observados no animal selvagem, como levar uma bola de gude até um orifício ou, numa estrutura de três pavimentos, subir por uma escada da base até o pavimento intermediário, erguer a escada puxando uma cordinha e novamente subir por ela até o topo e a recompensa em pelotas de alimento.

A aparente gratuidade deste e de outros desempenhos semelhantes pode levar à suposição de que à flexibilização de do comportamento subjazem processos essencialmente distintos dos que organizam o comportamento a nível de reflexo ou padrão fixo.

Os estudiosos do fim do século passado e começo deste tomavam a capacidade de alteração comportamental ou seja, a capacidade de "aprender" - como prova de que os animais tinham um nível "mental" de funcionamento, distinto e emergente. Cunha (1984), mais recentemente, separa o plano do ajustamento individual ("O ajustamento do organismo individual a ambientes alterados", escreve, "constitui a única razão para se falar em psicologia") do plano do padrão fixo de ação ou seja, dos comportamentos que definem, em essência, a espécie.

Defendo aqui uma posição diferente. Sem negar que possa haver critérios para distinguir, num ou noutro aspecto, comportamentos fortemente pré-programados dos que se moldam à experiência, rejeito a idéia de que estes critérios sejam suficientes para definir categorias estanques de comportamento, níveis (psicológico vs. biológico) ou processos sem possibilidade de interação ou de penetrabilidade mútua.

Trata-se de reinterpretar a aprendizagem - e os

efeitos de experiência passada em geral - como fenômenos adaptativos do mesmo modo como o são os processos que subjazem às formas mais estereotipadas de comportamento e, assim, de transcender a cômoda dicotomia entre automático (Típico-da-espécie) e plástico (Típico-do-indivíduo).

Uma vez unificados, do ponto de vista funcional, os processos que gerenciam o comportamento e sua mudança, pode-se ter liberdade para analisar sua influência e interações em cada caso particular. Note-se a mudança de perspectiva: ao invés de estudar, à parte, os aspectos "cognitivos" e os aspectos "instintivos", procura-se descobrir se estão presentes em determinado desempenho e de que maneira se integram na produção da consequência comportamental.

Inserir a aprendizagem num contexto biológico significa supor que esteja sensível às pressões seletivas do meio natural. Haverá aprendizagem sempre que houver vantagem em termos de aptidão, na conservação e utilização posterior de informação. A função básica da aprendizagem é detectar e aproveitar as redundâncias ambientais, transformar o imprevisível em previsível.

Se o cenário no qual deve crescer e se reproduzir um organismo fosse totalmente simples e fixo (bem se vê que é uma ficção), a opção mais adaptativa seria a do desempenho totalmente pré-programado, feito de sequências rígidas, tanto na oportunidade de surgimento quanto na forma e na trajetória. Mas o organismo tem muitas vezes de lidar com um mundo em que o acidental, o variável, o incerto devem ser sobrepujados, um mundo que inclui variações de temperatura, de recursos, de perigos e até contém os delineamentos experimentais que saem da cabeça do cientista, no caso em que o organismo é promovido a animal de laboratório.

Ganha o jogo da sobrevivência quem for capaz de adquirir e conservar informação acerca dos aspectos estáveis e previsíveis do ambiente, filtrando-os dos aspectos em que o grau de aleatoriedade desafia os esquemas de assimilação. "É a natureza imprevisível do jogo", escrevem Harley e Maynard Smith (1983), "que faz com que tenham vantagem seletiva os animais que possuem uma regra de aprendizagem" (p.105). Cabe qualificar a imprevisibilidade, torná-la relativa pois, sem isso, regra alguma seria de uso.

As relações entre a informação genética e o orga-

nismo capaz de aprendizagem foram tomadas, por Pulliam e Dunford (1982), como análogas às de um investidor (o gene) que envia ordens gerais ao corretor (o organismo ou máquina de sobrevivência) encarregado de comprar ações, sem contudo ser capaz de alterar suas próprias instruções, por ser lento seu modo de atuação. Ao corretor cabe, oportunisticamente, modificá-las, por ensaio-e-erro, em função do comportamento complexo e imprevisível do mercado de ações.

Há mais complexidade no assunto do que deixaria prever a analogia. A seleção envolvida no caso de um padrão fixo de ação (o corretor segue ao pé da letra as ordens do investidor, seja qual for a turbulência do mercado) é uma seleção de coordenações estímulo-resposta. No caso da aprendizagem, ao contrário, não há especificação genética de respostas ou seqüências de respostas, mas sim de regras ou prontidões para a aquisição de informação. A especificação é incompleta, os conteúdos aprendidos dependerão de uma informação ambiental basicamente imprevisível.

Duas são as formas de se conceber a prontidão para aprender. Consistiria, de um lado, num conjunto de regras de associação ou de armazenamento de informação que serviriam, sem muita alteração, para todos os sistemas comportamentais. É uma tese semelhante a esta que os psicólogos da aprendizagem sempre defenderam, e que justificaria partir de um fenômeno-modelo (o condicionamento de um rato, pombo, ou cão em laboratório) para alcançar princípios válidos para qualquer organismo e qualquer comportamento. Haveria, de acordo com o outro enfoque, não uma aprendizagem mas aprendizagens, modos especializados de obter e utilizar informação, cada qual selecionado de acordo com sua aficiência em determinado setor da vida de um animal (Forrageamento, fuga, acasalamento, etc.).

Ambas as alternativas possuem sua cota de verdade. Impressiona, por exemplo, a analogia precisa que existe, em fenômenos relativamente complexos de aprendizagem, entre um pombo ou um rato e uma abelha. De outro lado, a aprendizagem do canto, ou da orientação através de constelações de estrelas, em certos pássaros, configura uma alta especialização, quiçá princípios autônomos de aprendizagem e memória.

Mas ambas as alternativas provavelmente pequem por excesso teórico. Atrai a posição intermediária, que concebe

a existência de princípios gerais, talvez decorrentes de aspectos constantes da anatomia e funcionamento do cérebro, e de uma modulação causada pelas condições específicas de cada setor da vida de um animal. O "uso" da aprendizagem por determinado sistema comportamental seria feito de acordo com regras suplementares que especificam as situações em que deve (ou não deve) haver registro, os eventos aptos a entrarem em associação, as respostas modificáveis, as oportunidades para a recuperação de uma informação armazenada, etc. A aprendizagem seria, dentro deste enfoque, ao mesmo tempo geral e especializada.

UMA ABORDAGEM PSICOETOLÓGICA

Presentida pelos etólogos clássicos, principalmente por Tinbergen (1951), a conceituação da aprendizagem como mecanismo adaptativo (e, a esse título, submetida às pressões seletivas) está ganhando cada vez mais difusão e influência, e isso principalmente por servir de ponte entre linguagens, metodologias e modelos teóricos de disciplinas diferentes.

Cada especialista se aproxima das técnicas e dos achados dos outros: nunca a grama esteve tão verde do outro lado da cerca. O psicólogo experimental Staddon (1983) publica um livro sobre "O comportamento adaptativo e a aprendizagem", um número inteiro da revista Learning and Motivation é dedicado aos "contextos ecológicos e ontogenéticos no estudo da aprendizagem" (1984). Biólogos, de seu lado, redescobrem a aprendizagem como fator relevante no equilíbrio organismo/ambiente. Harley e Maynard Smith (1984) defendem a inclusão dos processos de aprendizagem no rol das "estratégias evolucionariamente estáveis", os zoólogos Baker e Cunningham (1985) oferecem uma controversa interpretação biológica da aprendizagem de "dialetos" em pássaros.

É da confluência entre os enfoques da psicologia experimental, da etologia e da mais nova e efervescente disciplina da área, a ecologia comportamental, que se forma a abordagem psicoetológica.

Busca efetuar uma análise da aprendizagem dentro de um contexto mais amplo do que o da tradição de laboratório, um contexto funcional-biológico (Ades, 1985).

Ao invés de pressupor que o animal em estudo seja uma espécie de tabula rasa comportamental, na qual o condicionamento vem estabelecer as coordenações e as estruturas importantes, concebe-o como já dotado de coordenações e estruturas, de sistemas comportamentais ligados aos setores adaptativos básicos (forrageamento, defesa de território, reprodução, cuidados à prole, etc.). A aprendizagem se dá no seio destas estruturas e com elas se integra de forma íntima, sendo a consequência adaptativa o grande fulcro organizador. A aprendizagem não é organização, mas re-organização. Decorre disto a ênfase que a abordagem psicoetológica atribui aos aspectos "incondicionados" do desempenho como base para a compreensão do próprio condicionamento.

Ao estudo de respostas-modelo em situações-modelo, no laboratório, a abordagem psicoetológica acrescenta uma análise feita segundo um trajeto inverso, que começa no comportamento ecologicamente relevante ou seja, num conjunto de atividades, tal como ocorre em ambiente natural, provavelmente centrado em função comum, perguntando-se acerca dos mecanismos de aprendizagem envolvidos. Surpreende-se a plasticidade nas condições mesmas em que se realiza sua missão adaptativa.

Johnston (1981) recomenda que, antes da análise de processos, seja efetuada uma "descrição de tarefa" ou seja, um apanhado dos objetivos do comportamento. Em primeiro lugar, a pergunta: "Quais são os problemas comportamentais que este animal deve resolver em sua adaptação ao ambiente?"; depois: "Como é que o animal faz uso de aprendizagem para resolvê-lo?"

Minha posição é análoga à de Johnston, porém menos exigente no que tange à prévia definição das funções adaptativas. Estas nem sempre são óbvias, exigem uma análise especial que nem sempre pode ser cumprida. Ressalto a importância de se tomar como unidade de análise - além da unidade microscópica que o experimentalista quer isolar e à qual almeja reduzir as outras - segmentos inteiros de desempenho, dotados de sentido ecológico, mesmo que sua função precisa ainda esteja por ser determinada.

Numa abordagem psicoetológica, embora crucial, o estudo no meio natural não é a única estratégia. Cabe aprender acerca de aprendizagem através do uso de situações que

simulem e simplifiquem - conceitualmente, pelo menos - o ambiente natural.

Optar-se-à pelo compromisso entre (1) a necessidade de manter o contexto de observação análogo, nos aspectos relevantes, ao ambiente natural; (2) a necessidade de isolar aspectos dos processos em jogo, por interferência ambiental, para melhor avaliação.

De qualquer modo, a relação entre a situação simplificada e sua contrapartida ecológica deve ser tomada como questão metodológica importante. Que têm a ver os caminhos de um labirinto nos quais ratos brancos têm de correr pelo sustento, com as galerias subterrâneas que ratos selvagens escavam? Ao propor o método do labirinto, Small (1900) o entendia como maneira de simular uma parte relevante do ambiente natural do roedor: cabe recuperar esta intenção.

Um processo de aprendizagem não cede todos os seus segredos quando apenas observado na natureza. Sua compreensão mais profunda exige análise experimental. O caso da seleção de dieta por rato (Galef, 1984) servirá de exemplo. O ecólogo Steiniger (1950) descobriu, em estudos de campo, que iscas envenenadas perdiam rapidamente seu poder de atrair ratos. Os filhotes de animais que sobreviviam ao envenenamento rejeitavam a isca, sem sequer tê-la experimentado. Steiniger supôs que, depois de aprender a esquivar-se da isca, os ratos adultos a marcam com uma espécie de feromônio de aviso que dela afasta os conspecíficos.

Pesquisas feitas no laboratório de Galef revelaram não ser correta a hipótese do feromônio de esquivar. Ratinhos evitam, por neofobia pré-programada, qualquer alimento novo. No entanto, aproveitam sua experiência social de diversas maneiras: (1) sabores que lhes chegam, via leite materno, são posteriormente selecionados; (2) aprendem a alimentar-se nos locais onde adultos comem; (3) procuram por cheiros "positivos" deixando-os pelos adultos em locais de forrageamento e (4) captam, do próprio conspecífico, cheiros do alimento que este acaba de ingerir. A intuição ecológica pode desdobrar-se em múltiplas descobertas, se houver a paciência de submetê-la a análise experimental.

O conhecimento do ambiente em seus aspectos sociais e físicos é elemento essencial no jogo da sobrevivência. Um animal que forrageia "seleciona" manchas, "decide" quanto

tempo permanecer em cada uma, "avalia" distâncias e custos, "calibra" seu comportamento em função da probabilidade de predação e/ou competição, forma imagens de busca, "estima" a probabilidade de encontros com a presa, etc. Em todas estas funções estão mobilizados processos de memória e aprendizagem que o ecólogo comportamental muitas vezes apenas postula, sem lhes desmontar os mecanismos. Entra aí, em papel complementar, a análise psicoetológica, apta a explorar, em sua dinâmica de pormenor, os processos de aquisição e uso da informação que subjazem à adaptação (Shettleworth, 1984, Kamil e Roitblat, 1985).

São várias e ricas as vias da pesquisa psicoetológica. Apresento aqui alguns exemplos, o suficiente para mostrar que ela se fertiliza na confluência entre o causal e o funcional e que tem dois pontos de partida: (1) os processos gerais de memória e aprendizagem, geralmente investigados no laboratório. Trata-se de redescobri-los o sentido ecológico, de enriquecer sua compreensão analisando a influência sobre eles de variáveis relacionadas ao modo de vida natural dos animais.

(2) Os sistemas comportamentais ecologicamente relevantes, a partir dos quais se remonta às formas de plasticidade envolvidas.

No fim, a intenção é a mesma e o ciclo se fecha, proporcionando a abrangência teórica que o assunto exige.

A "PENETRABILIDADE" DO INSTINTO PELA APRENDIZAGEM

"Como é aprendido um instinto" foi o título provocativo que Hailman (1969) usou para um artigo em que punha inato e adquirido como conceitos compatíveis e coincidentes em determinados comportamentos. Verificou Hailman que gaivotas recém-nascidas reagem basicamente às características de forma e de movimento do bico materno, estímulos signo no sentido pré-programado, lorenziano; o resto da cabeça não parecia importante, poderia até ser o de uma gaivota de outra espécie. Alguns dias mais tarde, contudo, a discriminação era muito mais fina e o bico pedinte tendia a ser liberado por estímulos intra-específicos mais pormenorizados. Hailman supõe que a experiência gera, através de um processo associativo, um efeito de "refinamento perceptual".

Características inicialmente neutras superpõem seu poder eliciador adquirido ao dos próprios estímulos incondicionados. Esta fusão de processos desencadeadores mereceria maior investigação, nos sistemas em que se manifesta; sugere uma possível continuidade entre uma codificação mais primitiva, que Lorenz entendia como não-gestáltica, e formas mais flexíveis e oportunistas de uso da informação ambiental.

Uma continuidade desta ordem também se manifesta em rotinas motoras, o aperfeiçoamento nascendo, por assim dizer, de dentro da repetição automatizada. Num experimento feito em meu laboratório acerca da influência do fator "trabalho" ou "custo" sobre a ingestão de sementes de girassol por ratos brancos, um resultado inesperado foi o aumento, ao longo das sessões, da quantidade de sementes com casca ingeridas (Pogetti e Wielenska, 1983, estudo não publicado). Seria este efeito um produto do treino dos ratos em descascar sementes? O manejo de uma semente de girassol ocorre, em perfeita coordenação, na primeira oportunidade de contacto do animal com este alimento, de uma forma tão imediata quanto o bicar, pela gaitotinha, de algo que se pareça com o bico materno. Supor um efeito de treino é supor que um programa inicialmente independente de experiência prévia específica pode diferenciar-se através do feedback nascido de sua própria execução.

Ratos criados com pelotas de ração tiveram, numa fase preparatória ao experimento, experiência ingestiva de uma massa de miolo de girassol, a fim de que fosse reduzida a eventual neofobia por este tipo de alimento. Na fase de treino, recebiam sementes de girassol inteiras, uma por uma, sendo cronometrado o tempo de descascamento/ingestão. Consta-se um decréscimo muito regular, dentro de cada sessão, do tempo de descascamento/ingestão, muito semelhante a decréscimos de tempo em tarefas sensíveis a efeitos de prática. Decréscimos de sessão para sessão também aconteciam, até estabilizar-se o desempenho em níveis mínimos.

A observação das estratégias de descascamento forneceu uma prova suplementar de que os ganhos em desempenho não eram apenas produto de mudanças motivacionais. Se, no início, o descascamento era feito em várias etapas, o rato destacando lâsca após lâsca, com um mordiscar no sentido da fibra e um movimento de afastar a boca, com rotação da cabe-

ça (padrão existente deste a primeira oportunidade de descascamento), após um treino suficiente, podia ser adotada uma estratégia simplificadora: o rato mordia apenas uma vez a semente, aproximadamente em seu centro, quebrando-a em duas metades; rejeitava a metade de cima e tinha o miolo inteiro à disposição.

Este resultado, que constitui um bom exemplo de como a aprendizagem pode contribuir - diminuindo os tempos de manipulação do alimento - para o aumento de eficiência operativa, replica as observações de Eibl-Eibesfeldt (1970) com esquilos comedores de avelãs, e põe em questão o postulado da "impenetrabilidade" do instinto por processos plásticos.

A semente possui inicialmente características de estímulo signo etológico, capaz que é de eliciar um padrão complexo de atos desde o contacto inicial; também se torna, na linguagem do psicólogo experimental, um estímulo discriminativo ou seja, um conjunto de dicas aprendidas, relativas à probabilidade de "sucesso" deste ou daquele segmento de comportamento. A manipulação da semente é uma espécie de seqüência de ensaios-e-erros, durante a qual se fixam as respostas que melhor e mais rapidamente levam à liberação do miolo. Du plo controle por eliciação e por leitura de feed-back.

Nenhuma posição teórica simples pode dar conta da diversidade de controles em jogo em seqüências comportamentais. Em certos casos, a reação pré-programada se manterá en capsulada, resistente aos afluxos ambientais, infensa às oportunidades de captação da informação, como um "loop" a re petir-se, em quase constância. Em outros, o automatismo se deixará penetrar por zonas de incerteza ou plasticidade, e o contacto com o meio, com a própria execução da seqüência, se rá a fonte suplementar de informação. Uma aprendizagem canalizada poderá então ocorrer, em momentos e aspectos especifi cados, em estreita integração com o potencial espontâneo. Fi ca difícil dizer, no comportamento amadurecido de descascar sementes do rato, o quanto do controle ainda é primitivo, "pré-programado", o quanto representa contribuição da plasti cidade. A junção se dá em níveis básicos, não constitui apenas um caso de "mosaico" de componentes instintivos e compo nentes aprendidos. A aprendizagem pode, num outro extremo, apresentar-se solta e versátil, como estrutura capaz de apli car-se a quase qualquer conteúdo. em quase qualquer sistema

comportamental.

Esta maneira de conceber a interação de controles tem semelhança com a divisão que Alcock (1979) estabelece en tre instintos fechados, aprendizagens restritas e aprendizagens flexíveis, e algum contacto com a dimensão conceitual de preparação ("preparedness") proposta há algum tempo por Seligman (1970). Ela é, evidentemente, apenas descritiva; tem por função enfatizar a complexidade dos trajetos ontogenéticos e das integrações entre prontidões e estruturas pré-programadas e o controle imposto pelas condições ambientais variáveis.

AS REGRAS ECOLÓGICAS E A APRENDIZAGEM

As estratégias comportamentais postas em uso no am biente natural incorporam regras ou princípios que a teoria supõe ajustados às pressões existentes. Estas regras também se manifestam nos desempenhos que ocorrem em situações de aprendizagem, no laboratório. Cada animal transporta um pouco da natureza e de seus modos normais de lidar com problemas de adaptação, quando observado nas mini-ecologias inventadas pelo homem. Do conhecimento dos hábitos de vida de um animal, é possível tirar hipóteses sobre seu "estilo" de ap prendizagem, sobre as condições que facilitarão ou perturbarão a aquisição de informação. "Dize me quais são as tuas formas naturais de vida e eu direi como aprendes".

A habituação é um processo de aprendizagem bastante investigado e que consiste no decréscimo mais ou menos du radouro de certas respostas. Toca-se um tom intenso ou mini tra-se um choque elétrico nas patas de um rato. O sobressalto provocado é cada vez menos intenso, se repetida a estimu lação; o desvanecimento da resposta persiste no tempo, como persiste qualquer resposta aprendida.

O fenômeno ganha novo aspecto quando investigado a partir da preocupação pelo ecologicamente relevante. Rovee - Collier, Capatides, Fagen e Negri (1983), estudando a habitu ação da resposta de tanatose, ou imobilidade tônica, que pin tinhos apresentam quando submetidos a uma brusca imobilização, em posição ventral, notaram uma significativa diferença de desempenho entre os animais testados de dia (entre 9 e 11 horas) e os testados à noite (entre 22 e 24 horas).

De dia, a imobilização defensiva durava pouco e os animais logo se habituavam à manipulação pelo experimenter. de noite, ao contrário, demoravam muito mais em catatonia a cada manipulação. Levavam dias para alcançar um nível/critério de habituação.

Como explicar esta notável diferença de plasticidade? Rovee-Collier et al. se baseiam na hipótese de que a seleção natural teria favorecido o sincronismo entre o sistema defensivo da presa e as respostas de ataque dos predadores (Aschoff, 1964). Na claridade diurna, reação de fuga ou "congelamento", aliadas a intensa vigilância visual, são modos eficazes de defesa contra predadores visuais; a tanatose seria de pouco uso, uma vez que estes predadores costumam machucar seriamente ou matar sua presa, no local de captura ou perto dele. Contra os predadores noturnos, na impossibilidade de vigilância visual e de modos preventivos de defesa, a tanatose funciona como "Ultima chance" da presa. Faz sentido adaptativo que demore tanto, à noite, sua habituação.

Outro exemplo. Beija-flores gastam uma razoável energia em seu forrageamento: como a quantidade de néctar contida em cada flor é pequena e leva tempo sua recuperação, os pássaros são forçados a efetuar visitas curtas a muitas flores a fim de alcançar taxas aceitáveis de ganhos. Poder-se-ia supor, a priori, que estes animais têm um viés a favor de uma aprendizagem que implique em deixar um local visitado, mesmo que nele tenha havido reforço por obtenção de néctar (estratégia de ganhar-e-mudar-de-lugar).

Cole, Hainsworth, Kamil, Mercier e Wolf (1982) testaram a hipótese treinando beija-flores (Archilocus alexandri, Euglenes Fulgens e Lampornis clemenciae) em duas situações: (1) "aprender a ficar": o pássaro, tendo se alimentado de uma flor artificial, tinha, na tentativa seguinte, que es colher esta mesma flor; (2) "aprender a mudar-se": o pássaro somente era recompensado com água doce se mudasse a escolha da flor. A aprendizagem foi muito mais rápida no segundo tipo de tarefa, dando apoio à hipótese. Seria interessante, é claro, verificar se animais que se nutrem normalmente de fontes abundantes, não-esgotáveis, têm o viés oposto e aprendem mais facilmente a "ficar".

FORRAGEAMENTO E AS BASES PSICOETOLÓGICAS DA OTIMIZAÇÃO

A aplicação de um ponto de vista funcional ao comportamento ganhou impulso, no caso específico dos sistemas de busca de alimento, com o artigo de Mac Arthur e Pianka (1966) que propunha fossem considerados os animais - durante suas atividades de forrageamento - como resolvendo problemas de otimização, ou seja, como buscando obter a máxima quantidade de alimento por unidade de tempo. Como em assuntos econômicos, a otimização envolve tomadas de decisão relativas aos custos envolvidos numa operação e aos benefícios que delas podem advir. O forrageador é tomado, nos modelos do forrageamento ótimo, como sensível às contingências de seu ambiente de busca, em determinado momento: quantidade de manchas onde a presa se concentra, distância entre as manchas, características de cada uma delas em termos de abundância, recuperação de níveis, etc., custo em trabalho físico envolvido nos diversos trajetos, na procura e no manejo de cada item alimentar, perigos de predação, tempo total gasto, etc. Basicamente, o forrageador deve formar uma "representação" implícita de seu ambiente para, a partir da mesma, tomar os caminhos comportamentais apropriados, através de uma espécie de cálculo cujos parâmetros são em parte ditados pela genética.

Supõe a teoria do forrageamento ótimo que - uma vez aceito que as estratégias de busca de alimento promovem a aptidão do animal e que têm componentes herdáveis - elas representam o estágio de equilíbrio de um processo de seleção, um ponto de máxima eficiência do organismo em confronto com as pressões de seu ambiente. É possível construir modelos teóricos desta eficiência máxima em relação aos quais possam ser avaliados os desempenhos concretos em ambientes concretos.

Parece-me crucial ressaltar que este caminho de investigação - confronto entre o agir efetivo do organismo e os padrões normativos de eficiência - apesar de produtivo (ver revisão crítica de Pyke, 1984), deixa uma lacuna importante: a descrição e análise dos processos ontogenéticos a través dos quais as estratégias de forrageamento se constituem, no indivíduo.

A eficiência não é um molde absoluto, mas sim o limite ao qual tendem, dinâmicos, os desempenhos. Tendem e deixam de alcançar plenamente, por vários motivos e, em particular, por causa de limites na capacidade de aproveitamento da informação ambiental. Uma análise da relação "cognitiva" entre o organismo forrageador e seu ambiente - que a abordagem psicoetológica se encontra aparelhada para efetuar-se impõe como complemento para teorias da ecologia comportamental.

Uma das previsões da teoria do forrageamento ótimo é que um animal otimizador deverá ficar numa dada mancha até o momento em que sua taxa de obtenção de alimento caia abaixo da taxa média para o ambiente (teorema do valor marginal). Segue que aumentará a permanência do animal na mancha, e aumentará também a quantidade caçada e/ou ingerida, à medida que aumentar a distância ninho-mancha. A este princípio, dou o nome de "princípio do super-mercado". Se o super-mercado estiver perto da casa de alguém, as compras serão mais frequentes e de pequena monta; se estiver afastado, convirá visitá-lo poucas vezes, comprando bastante de cada vez.

O princípio do super-mercado foi verificado em abelhas coletoras, vespas que trazem água para o ninho (Kasuya, 1982), pássaros que coletam insetos para a prole (Bryant & Turner, 1982), roedores na natureza ou no laboratório (Kramer & Nowell, 1980; Killeen, 1974).

Em nosso laboratório, Rogério Guerra (1985) também verificou o princípio em hamsters, Mesocricetus auratus, que coletam tiras de papel para seu ninho. Em distâncias menores, 30 cm entre a toca e a fonte, os hamsters tinham viagens frequentes de coleta, apanhando poucas tiras de cada vez. Em distâncias maiores, 180 cm entre a toca e a fonte, eles restringiam o número de viagens mas, em compensação, carregavam mais tiras de cada vez, mudando, inclusive, a técnica de transporte: as tiras eram enfiadas nas bolsas bucais.

Cabia ir além desta confirmação, destrinchar aspectos dos processos de aquisição e utilização de informação que subjazem ao efeito de super-mercado. Uma primeira preocupação era saber se o hamster generaliza os comportamentos eventualmente aprendidos numa determinada distância para outra distância; se existe, pois, uma inércia dos efeitos de experiência passada. Supondo que um hamster, ao correr em 30 cm por papel, aprende uma "estratégia-para-curtas-distâncias"

será que a mantém, pelo menos inicialmente, quando testado em 180 cm? E vice-versa? Uma hipótese alternativa seria a do ajustamento comportamental imediato à distância vigente, sem resíduos devidos à experiência passada.

Hamsters foram submetidos a um treino de 5 sessões de coleta de tiras, seja em 30 cm (Grupo 30-180), seja em 180 cm (Grupo 180-30) e eram testados, na sexta sessão, com a outra distância, ou seja: havia aumento de distância no caso do Grupo 30-180, diminuição no caso do Grupo 180-30.

Não houve a "transferência" prevista pela hipótese de inércia, mas sim um efeito de contraste. Os animais exacerbaram o comportamento típico da distância na qual eram testados, como se, após experiência com pista pequena, a grande se apresentasse como maior ainda. Assim, os animais do Grupo 180-30, para os quais foi mais claro o efeito, tinham uma frequência de viagens maior e conseguiam transportar quantidades maiores de tiras na pista pequena, do que animais sempre testados nesta pista. Os animais do Grupo 30-180 reagiam à pista grande com uma tendência à diminuição do número de viagens, aumento do tempo na fonte, em relação às taxas normais em pista grande.

Os resultados indicam que, durante o forrageamento, os animais não avaliam apenas as condições presentes. Levam em conta a informação obtida anteriormente, que funciona como uma espécie de critério modulador. O benefício (ou reforço) como indicam muitos experimentos psicológicos sobre contraste (Flaherty, 1982) - é avaliado relativamente às condições prévias de reforçamento. Da mesma forma o custo, no experimento de Guerra, foi avaliado pelos hamsters em função das condições de custo anteriormente em vigência.

O raciocínio a posteriori pode até descobrir vantagens adaptativas nas reações "contrastadas": acelerando sua coleta, o hamster do Grupo 180-30 compensaria em 30 cm as restrições de coleta sofridas em 180; no Grupo 30-180, a tendência à queda do número de viagens talvez decorresse de um aumento de exploração, via para a descoberta eventual de novas fontes para coleta. Mas os efeitos de contraste também poderiam ser interpretados como desvios a reduzir temporariamente a "otimalidade" do desempenho.

É bom precaver-se contra uma tendência a ver adaptação em tudo, em fazer da explicação funcional o que auto-

res de língua inglesa às vezes chamam, pejorativamente, de "adaptive storytelling": meras histórias.

CAMPO E LABORATÓRIO: A HEURÍSTICA RECÍPROCA

A integração entre os enfoques da psicologia experimental, de um lado, e os da etologia e ecologia comportamental, de outro, talvez não seja tão pacífica quanto este meu artigo deixa entrever. As linguagens descritivas, os conceitos nucleares, os lances de interpretação ainda se mantêm, parcialmente, em suas tradições respectivas. Falta ainda um bom esforço de pesquisa e um bom esforço teórico, efetuados nas interfaces, para que se concretize a promessa (Ades, 1985).

Contudo, não há dúvida que estamos vivendo um momento de transformação e de intercâmbios acelerados, mais próximos do que nas últimas décadas do objetivo de compreensão da plasticidade comportamental enquanto mecanismo e enquanto função. Não mais parecem válidas as ambições do experimentalista que pretende isolar a essência da Aprendizagem, no microcosmo de uma caixa de laboratório; nem a crença de que uma abordagem naturalista poderá prescindir de uma cuidadosa análise dos processos que, a nível do indivíduo, medeiam a modificação do comportamento.

Parece impor-se a concepção de que o estudo dos efeitos de experiência passada tem de ser efetuado no contexto de sistemas comportamentais integrados, sua "gratuidade" aparente reconciliada com a "necessidade" dos princípios biológicos. Escreve, neste sentido, Timberlake (1984): "Acredito que as diferenças entre os condicionamentos pavloviano e operante, as questões da aprendizagem por exposição vs. reforço e fenômenos anômalos como o reforçamento parcial serão esclarecidos e integrados numa teoria mais abrangente uma vez que se reconheça que estamos estudando um organismo em funcionamento, não um mecanismo geral de aprendizagem, tomado em separado. Respostas, desequilíbrios motivacionais e sensibilidades a estímulos não são condições prévias para a aprendizagem, são partes de um "pacote" integrado que foi seccionado enquanto unidade operativa" (p. 329).

Levamos um tempo para aceitar o que soava claro a estudiosos do começo do século, como Watson (1914): "Parece

óbvio não haver conflito entre a pesquisa de campo e a pesquisa de laboratório. O campo é, ao mesmo tempo, a fonte dos problemas e o local onde são testadas as soluções de laboratório dadas a estes problemas." (p.31). Acrescentaria, corrigindo o otimismo de Watson em relação ao poder das soluções de laboratório, que soluções de campo também devem entrar, como parte da estratégia otimizadora.

Entusiasma especialmente a abertura para fatos novos que a perspectiva psico-etológica proporciona, a possibilidade de um jogo cruzado entre análise ecológica e a análise ontogenética da memória e da aprendizagem.

Nenhum termo se aplica melhor a esta efervescência do que o usado por Galef (1984) quando caracteriza a interação entre os estudos de campo e de laboratório como um caso de heurística recíproca.

BIBLIOGRAFIA

- ADES, C. Uma perspectiva psicoetológica para o estudo do comportamento animal. Boletim de Psicologia, 1985 (no prelo).
- ADES, C., MENASCE, J. & PESSOA, T.C. Aprendizagem de um instinto: o descascamento de uma semente de girassol. Trabalho apresentado na XVa Reunião Anual de Psicologia da Sociedade de Psicologia de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, 1985. resumos, p. 128.
- ALCOCK, J. Animal behavior: an evolutionary approach. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 1979.
- ASCHOFF, J. Survival value of diurnal rhythms. Symposium of the Zoological Society of London, 1964, 13, 79-98.
- BAKER, M.C. & CUNNINGHAM, M.A. The biology of bird-song dialects. Behavior and Brain Sciences, 1985, 8, 85-134.
- BRYANT, D.N. & TURNER, A.K. Central place foraging by swallows (Hirundinidae): the question of load size. ANIMAL BEHAVIOUR, 1982, 30, 845-856.
- COLE, S., HAINSWORTH, F.R., KAMILL, A.C., MERCIER, T. & WOLF, L.L. Spatial Learning as an adaptation in hummingbirds. Science, 1982, 217, 655-657.
- CUNHA, W.H.A. A única razão para se falar em psicologia: o ajustamento do organismo individual a ambientes alterados. Trabalho apresentado no simpósio "O que é Psicologia?", na XXXVI Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência, São Paulo, 1984.
- EIBL-EIBESFELDT, I. Ethology: the biology of behavior. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1970.
- FLAHERTY, C.F. Incentive contrast: a review of behavioral changes following shifts in reward. Animal Learning and Behavior, 1982, 10, 409-440.
- GALEF, B.G. Jr. Reciprocal heuristics: a discussion of the relationship of the study of learned behavior in laboratory and field. Learning and Motivation, 1984, 15, 479-493.
- GUERRA, R.F. Variáveis "ecológicas" no comportamento de armazenar material de ninho do hamster dourado (Mesocricetus auratus). Tese de doutoramento apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, 1985.
- HAILMAN, J.P. How an instinct is learned. Scientific American, 1969, 221, 98-108.
- HARLEY, C.B. & MAYNARD SMITH, J. Learning: an evolutionary approach. Trends in the Neurosciences, 1983, 204-208.
- HOLLAND, P.C. Origins of behavior in pavlovian conditioning. Psychology of Learning and Motivation. 1984, 18, 129-174.
- JOHNSTON, T.D. Contrasting approaches to a theory of learning. Behavioral and Brain Sciences, 1981, 4, 125-173.
- KAMIL, A.L., & ROITBLAT, H.L. The ecology of foraging behavior: implications for animal learning and memory. Annual Review of Psychology, 1985, 36, 141-169.
- KASUYA, E. Central place water collection in a Japanese paper wasp, Polistes chinensis antennalis. Animal Behaviour, 1982, 30, 1010-1014.
- KILLEEN, P. Psychophysical distance functions for hooded rats. Psychological Record, 1974, 24, 229-235.
- KRAMER, D.L. & NOWELL, W. Central place foraging in the eastern chipmunk, Tamias striatus. Animal Behaviour, 1980, 28, 772-778.
- MAC ARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. On optimal use of a patchy environment. American Naturalist, 1966, 100, 603-609.
- PULLIAM, H.R. & DUNFORD, C. Programado para aprender: um ensaio sobre a evolução da cultura. Rio: Zahar, 1982. PYK.
- PYKE, G.H. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15, 523-578.
- ROVEE-COLLIER, C., CAPATIDES, J.B., FAGEN, J.W. & NEGRI, V. Selective habituation of defensive behavior: evidence for predator-prey synchrony. Animal Learning and Behavior, 1983, 11, 127-133.
- SELIGMAN, M.E.P. On the generality of the laws of learning. Psychological Review, 1970, 77, 406-418.

- SHETTLEWORTH, S.J. Learning and behavioral ecology. Em Krebs J.R. & DAVIES, N.B. (Org.) Behavioural Ecology, 2nd Edition. Sunderland, Mass: Sinauer, 1984.
- SMALL, W.S. An experimental study of the mental processes of the rat II. American Journal of Psychology, 1900, 12, 206-239.
- STADDON, J.E.R. Adaptive behavior and learning. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- STEINIGER, von F. Beitrage zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1950, 7, 356-379.
- TIMBERLAKE, W. An ecological approach to learning. Learning and Motivation, 1984, 15, 321-333.
- TINBERGEN, N. The study of instinct. London: Oxford University Press, 1951.
- WATSON, J.B. Behavior: an introduction to comparative Psychology. New York: Holt, 1914.

ETO-ENSAIO: ELEMENTO FUNDAMENTAL NO ESTUDO DA ECOLOGIA QUÍMICA DAS INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS TÓXICAS, INSETOS APOSEMÁTICOS E SEUS PREDADORES

Introdução

Keith S. Brown, Jr.*

Dentro do campo interdisciplinar da Ecologia Química, uma área muito importante consiste no estudo das atividades ecológicas de substâncias tóxicas ou medicinais de origem vegetal. No passado, essas atividades devem ter sido responsáveis pela seleção favorável ou estabilizadora sobre a síntese dessas substâncias, muitas vezes com custo metabólico elevado, em termos de matéria, energia, enzimas e armazenamento. O conhecimento das razões e condições ecológicas favoráveis à produção de princípios biologicamente ativos por plantas, muito serviria na sua utilização mais eficiente pelo homem.

Da mesma maneira que a atividade química de uma substância é verificada por ensaio em reações moleculares padronizadas, e a sua atividade farmacológica, pelo comportamento característico de tecidos e órgãos, a atividade ecológica precisa ser testada com organismos inteiros, em condições próximas às naturais. Habitualmente, tais ensaios aproveitam as sequências comportamentais inatas, desencadeadas por contato com as substâncias adequadas, sejam atraentes ou repelentes, estimulantes ou inibidoras, nutrientes ou tóxicas, sempre representando mensagens específicas com conteúdo semântico determinado, obrigando uma resposta no organismo receptor. O emprego de tais reações nos organismos para avaliar a presença, concentração, e efeito de substâncias com atividade ecológica seria um **eto-ensaio experimental**. Sua utilização, com princípios químicos isolados dos organismos que os produzem, é obrigatória no processo de demonstrar uma mediação química a qualquer interação ecológica, seja entre membros da mesma população (feromônios) ou entre membros de espécies diferentes (alomônios).

Em trabalho clássico de Ecologia Química, Brower et al. (1967) demonstraram que substâncias tóxicas (glicosídeos cardíacos) foram armazenadas por larvas da borboleta mo

*Laboratório de Ecologia Química, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia da UNICAMP, C.P. 6109, Campinas, SP 13.100.

narca (*Danaus plexippus*), alimentando-se de plantas da família Asclepiadaceae, e passadas através da pupa para o adulto aposemático (portanto coloração alaranjada, de advertência). Gralhas azuis ingênuas, que porventura ingeriram um adulto, dentro de muito pouco tempo vomitaram (pelo efeito fisiológico das toxinas) e posteriormente recusaram-se a ingerir mais monarcas, ou mesmo espécies semelhantes a elas. A concentração e a potência emética de cardenolídeos nos adultos, ou em partes dos mesmos ou ainda em larvas, crisálidas ou plantas hospedeiras, veio a ser medida por atividade em eto-ensaios, expressa em "unidades de gralha azul", referindo-se sempre ao comportamento de vômito reflexivo deste pássaro (Figura 1). A gralha representava um predador em potencial, generalizado, que seria importante em selecionar tanto o armazenamento de toxinas, quanto a cor de advertência na borboleta, bem como a cor mimética de outras borboletas, eventualmente palatáveis, mas não atacadas pelo predador após sua experiência de agradável com uma monarca (o modelo).

Os trabalhos pioneiros dos Brower e seus colaboradores demonstram a necessidade e a utilidade de eto-ensaio para detectar os caminhos de toxinas em cadeias alimentares. Tendo um predador adequado, utilizável tanto no campo como no laboratório, com um comportamento previsível perante certos princípios químicos, deve ser possível chegar a conclusões significantes sobre a evolução da síntese e armazenamento de tais substâncias, sua importância nas interações planta/fitófago e fitófago/predador e, assim, seu papel na evolução de características de populações e comunidades que incluem em esses organismos. A Etologia se constitui, dessa maneira, numa ferramenta fundamental para o trabalho de Ecologia Química, permitindo a identificação da mediação química, o caminho dos princípios ativos durante extração e fracionamento químico, a confirmação do eventual isolamento destes princípios e das suas atividades, e as possibilidades de utilização de tais substâncias em manejo e controle ecológico de populações e comunidades de importância econômica.

A BASE QUÍMICA DO APOSEMATISMO

A lógica da química ecológica da interação *Danaus plexippus*/Asclepiadaceae, confirmada pelo eto-ensaio com gra-

lhas, foi convenientemente generalizada para outros casos de insetos impalatáveis, fitófagos em plantas tóxicas e dotados de cores aposemáticas (Rothschild, 1973). Apesar de certos casos ambíguos ou negativos considerados "excepcionais", cresceu a convicção de que, em tais sistemas, a proteção dos animais contra predação geralmente seria devida à incorporação das toxinas da planta. Exceções notáveis incluem, além de não-fitófagos como as cobras corais e as vespas (que fabricam seus próprios venenos peptídicos), as mariposas Zygaenidae, que produzem grandes quantidades de glicosídeos cianogênicos em todos seus estágios e, ainda, alguns besouros (Chrysomelidae, cujos cardenolídeos são produtos de biossíntese animal (Pasteels & Daloze, 1977). Seguindo o caminho dessa generalização, previ (Brown, 1980) que insetos fitófagos aposemáticos seriam excelentes indicadores de plantas medicinais, abrindo novas perspectivas para investigação química de plantas ainda pouco estudadas, que sustentassem insetos de várias ordens portando cores de advertência. Desde 1980, tenho dedicado-me ao estudo de um desses sistemas (Ithomiinae/Solanaceae, Figura 2). Com o uso de um eto-ensaio muito sensível, com a aranha gigante *Nephila clavipes*, foi possível demonstrar que este caso não se conforma ao grupo-irmão Danainae e que, mesmo este grupo, com um todo, não se conforma com os resultados clássicos obtidos com *Danaus plexippus*. De fato, tanto Danainae como Ithomiinae devem boa parte da sua proteção contra *Nephila* (um dos mais efetivos e abundantes predadores de insetos voadores, desde os tempos primordiais) a substâncias procuradas pelos adultos em flores que eles polinizam, numa relação mutualística altamente estabilizada pela seleção. Não parecem incorporar as toxinas das plantas-hospedeiras das larvas, com as quais mantêm uma relação antagonística instável a longo do tempo evolutivo (Brown 1984, 1985).

ETOLOGIA DO APOSEMATISMO

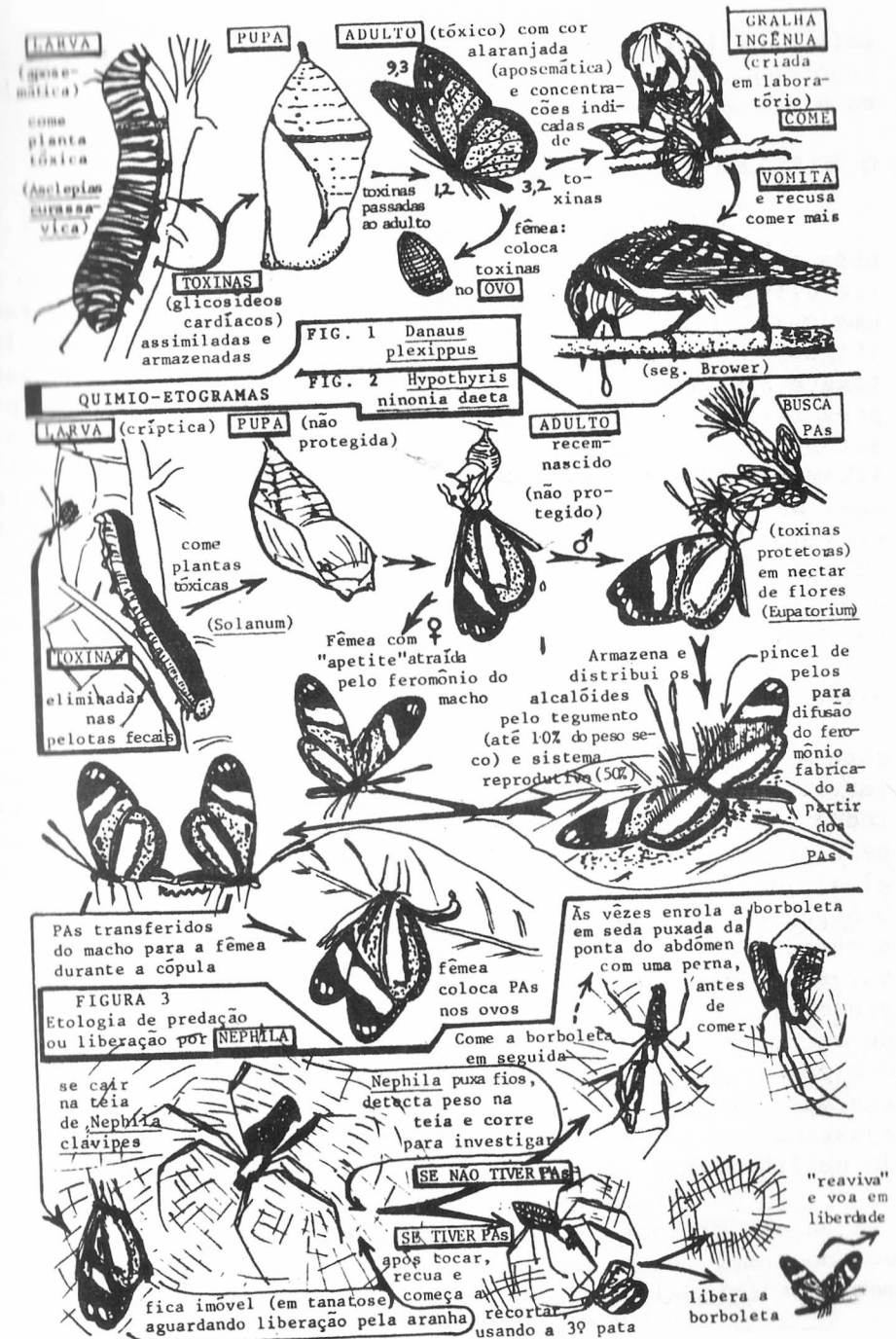
O comportamento de animais palatáveis sugere uma síndrome críptica, de passarem efetivamente despercebidos aos seus predadores: escolhem substratos aos quais se assemelham, permanecem imóveis ou se deslocam muito vagarosamente, fragmentam sua simetria e disfarçam partes mais reconhecí-

veis através de posturas características, e fogem com grande rapidez quando descobertos, revelando subitamente cores ou padrões supostamente ameaçadores.

Animais não palatáveis, ao contrário, demonstram um comportamento que visa ao máximo uma exposição evidente perante os predadores para continuamente reforçar a imagem de repugnância. Não se escondem, não escolhem substratos de cor semelhante a eles, permanecem boa parte do tempo em movimento, e não fogem dos predadores. Com esta liberdade, desenvolvem complexos padrões de comportamento que incluem longas seqüências de cortejamento, de busca, inspeção e utilização de recursos, de gregarismo e de sociabilidade (Gilbert, 1975). Adaptações tão complexas indicam uma longa história evolutiva de "confiança" em que jamais seriam atacados pelos predadores comuns, a não ser um ocasional indivíduo ingênuo ou com má memória. Outras adaptações morfológicas e químicas (resiliência e gosto amargo da cutícula, por exemplo) facilitam a sobrevivência do inseto aposemático nos raros casos de ataque, que geralmente causam mais prejuízo ao predador des-cuidado de que para sua pretensa presa.

ETOLOGIA DA PREDACÃO

Os predadores, apesar de toda a sua imagem de violência e força, podem ser considerados como basicamente covardes. Um predador ferido por uma presa perigosa poderia morrer de fome antes de se recuperar o suficiente para conseguir dominar outra presa. Assim, o predador costuma avaliar cuidadosamente os atributos da sua presa e o seu próprio risco no ataque, antes de desfechar a seqüência de predação, que necessariamente inclui diversas opções de surpresa, defesa, e escape em caso de perigo. Alguns predadores são especialmente dotados para imobilizar suas presas antes de um contato perigoso: muitas vespas e cobras têm veneno paralisante aplicado em bote rápido, e aranhas *Argiope* lançam sua seda de longe, impedindo movimentos das presas. Como regra geral, o predador escolhe presas que estejam doentes, debilitadas, ou inativas, que sejam inócuas ou pequenas, ou que não tenham contra-venenos ou facilidade de contra-ataques. Em muitos casos, o predador representa um "detritívoro antecipado" de organismos já destinados a morrer, ou com baixa aptidão.



Esta cautela é refletida em diversos tipos de comportamento, cujo objetivo é garantir o êxito de uma predação fácil, segura e proveitosa.

O SISTEMA ITHOMIINAE/ *Nephila*

João Vasconcellos-Neto descobriu, em 1976, que aranhas gigantes tropicais, *Nephila clavipes*, discriminavam entre diferentes presas capturadas pelas suas teias, liberando uma parte delas através de uma sequência etológica complexa (Figura 3). A liberação da presa, que ficava imóvel em tãtose e aguardando, dá-se com a destruição de parte da própria teia (Vasconcellos-Neto e Lewinsohn, 1982, 1984). Os insetos mais consistentemente liberados foram da subfamília Ithomiinae, borboletas aposemáticas (ou às vezes transparentes) há muito consideradas como modelos primários impalatáveis nos "anéis de mimetismo" das florestas neo-tropicais (Bates, 1862; Müller, 1879; Brown & Benson, 1974). Outros grupos tradicionais de borboletas aposemáticas, como Acraeinae, Heliconiini e Troidini, foram aceitos por *Nephila*, mas alguns Danainae foram liberados da mesma maneira que os Ithomiinae.

Esta descoberta forneceu um eto-ensaio ideal para estudar a suposta incorporação de substâncias químicas pelas larvas de Ithomiinae das suas plantas-hospedeiras, em quase todos os casos dentro da família vegetal Solanaceae (famosa pela riqueza e diversidade de suas toxinas, principalmente alcalóides, esteróides amargos e saponinas; Figura 4) Assim, a borboleta palatável *Biblis hyperia* (que possui coloração aposemática e se alimenta de Euphorbiaceae tóxicas como larva, e ainda é dotada de glândulas de defesa no abdômen) foi pincelada externamente com uma solução ou suspensão aquosa de extratos, frações e substâncias puras (Figura 5) derivadas de vários estágios de Ithomiinae, das plantas hospedeiras das larvas, e das flores visitadas pelos adultos, sempre ajustando a concentração para corresponder a um pouco mais de um Ithomiinae adulto.

Neste eto-ensaio, *Biblis* tratadas com extrato total ou com frações alcaloidal ou polar de Ithomiinae coletados no campo, ou da maioria das flores visitadas intensivamente pelos adultos (Compositae-Eupatorieae e Boraginaceae-

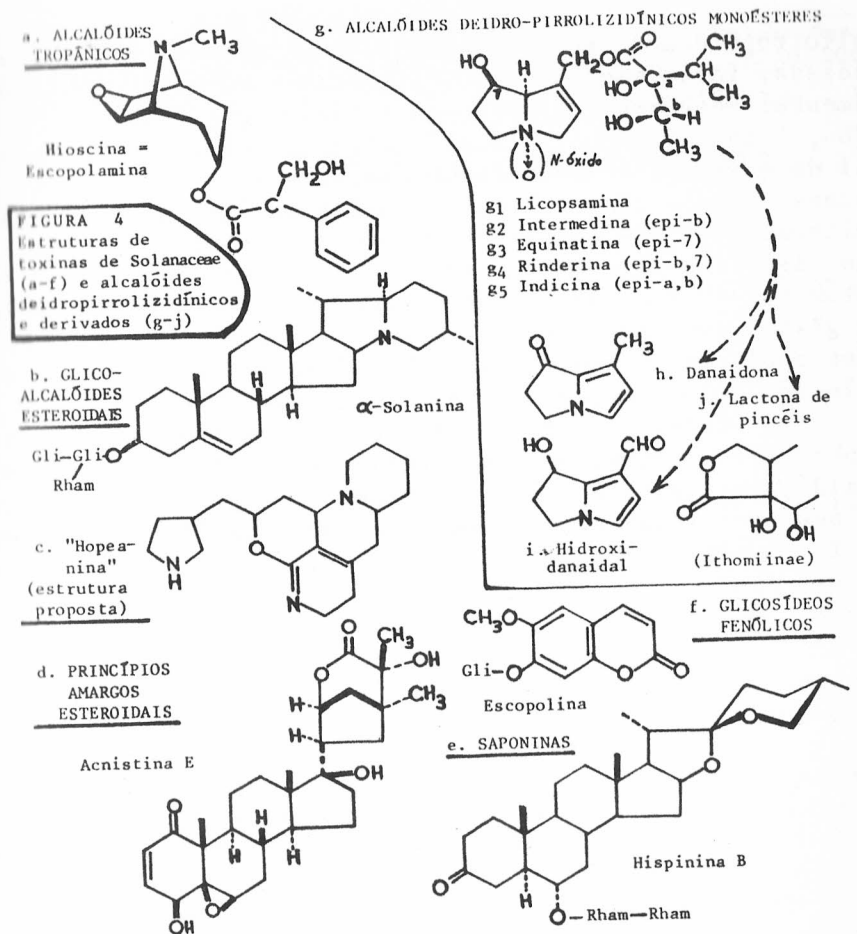
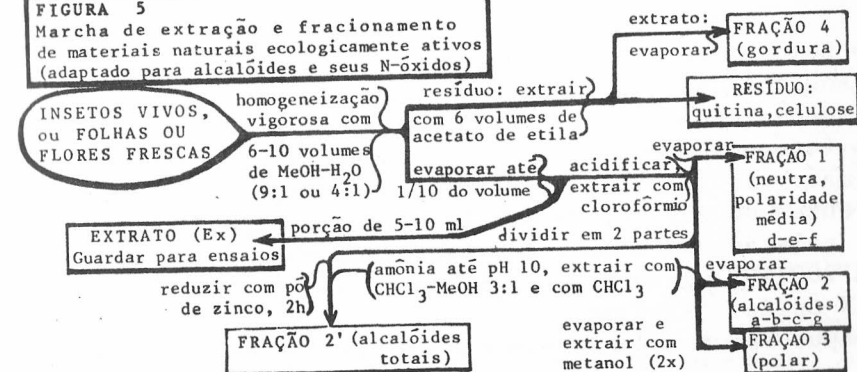


FIGURA 5
Marcha de extração e fracionamento de materiais naturais ecologicamente ativos (adaptado para alcalóides e seus N-óxidos)



Heliotropoideae), ao ser introduzidas na teia de *Nephila* não saciada, foram imediatamente liberadas, em sequência comportamental idêntica à usada para Ithomiinae (Tabela 1; Brown, 1984, 1985). Por outro lado, *Biblis* tratadas com extrato total de qualquer de mais de 40 espécies de 17 gêneros de Solanaceae (sempre plantas comidas pelas larvas das espécies rejeitadas como adultos), ou com quaisquer frações dessas plantas (às vezes com concentrações muito altas de alcalóides e totóxicos ou alucinogênicos, esteróides amargos, saponinas, ou glicosídeos fenólicos; Figura 4, Tabela 1), ou com frações apolares ou neutros de Ithomiinae ou de suas flores prediletas, sempre foram aceitas e predadas por *Nephila*.

Todos os extratos ativos e suas frações ativas continham altos teores de monoésteres de alcalóides deidropirrolizidínicos, estereoisômeros de uma única estrutura (Fig. 4), ou seus N-óxidos (coletivamente abreviados PAs). O eto-ensaio foi igualmente positivo com substâncias puras com esta estrutura. Essas substâncias já haviam sido isoladas das plantas cujas flores são visitadas por Ithomiinae (Culvenor, 1978) e de borboletas adultas Danainae (Edgar, 1982); uma estrutura similar, diéster (Fig. 4), elaborada por *Crotalaria* (Leguminosae) e ingerida pela larva do arctiídeo *Utetheisa ornatrix*, protegia os adultos dessa mariposa contra predação por *Nephila* na Flórida (Conner et al., 1981; Eisner, 1982). É possível que a substância desencadeadora do comportamento de liberação por *Nephila* seja uma molécula derivada dos PAs, mas sempre associada com eles em extratos, frações e organismos inteiros (Pliske, 1975; Pliske, Edgar & Culvenor, 1976), mas em qualquer caso é consequência inevitável de acúmulo de PAs.

Confirmando a falta de contribuição de substâncias das Solanaceae à proteção contra predação por *Nephila* todos os adultos recém-eclodidos da pupa, independente da planta solanácea comida pela larva, de sexo, e de tempo após eclosão (até uma semana), foram predados por *Nephila* (Tabela 1). Na maioria dos casos, a aranha havia rejeitado, imediatamente antes do ensaio, um adulto da mesma espécie e do mesmo sexo, coletado no campo. Adultos recém-nascidos, alimentados com 200-400 µg de PAs (em forma de sal com ácido ascórbico, ou N-óxido, 5% em mel: água 1:5), foram rejeitados por *Nephila* após aproximadamente uma hora. Em intervalo mais curto, a

BORBOLETAS ¹						PLANTAS ¹			
ITHOMIINAE		Atividade ²	Planta	Ativ. ²	Conc.	FAMÍLIA	Espécie	Frações	Composiçã
Tribo	Espécie	do adulto	hospedeira ⁴	do	PA	COMPOSITAE: Senecioneae (flores)		testadas ⁷	química ⁸
		Campo ³	REF ⁴	Extr. ⁵	♀/♂ ⁶	Erechtites valerianaeifolia	Ex	+	t, (g?)
B	<i>Uthopsis harmonia</i>	+ +,-	29,30	+	0.34/0.37	COMPOSITAE: Eupatorieae (flores)			
B	<i>Aspis olena</i>	+	30	+	1.7/1.4	Mikania cordifolia	Ex, 2, 3	+	t, (g?)
B	<i>Bethuna thomato</i>	+	27, 28	+ ⁹	0.024/0.023	Trichogonia gardneri	Ex, 2, 3	+	t, (g?)
F	<i>Platylabus euryanassa</i>	+	20	+ ⁹	0.24/0.20	Adenostemma involucratum	2	+	t, (g?)
B	<i>Olyras orycthis</i>	NT	24	NT	1.2/0.41	Eupatorium macrophyllum	Ex	+	t, (g?)
	<i>Heliconia ludovicæ</i>	NT	23	+	2.7/0.91	Eupatorium odoratum	Ex	+	t, (g?)
B	<i>Phyridia puidii</i>	NT	NT	14	+	Eupatorium maximiliani	Ex	+	t, (g?)
	<i>Isoda rockia</i>	NT	(12)	NT	9.7/3.2	Eupatorium laevigatum	Ex, 2, 3	+	t, (g?)
	<i>Neshaenia polytmia</i>	+	4-9	+ ¹⁰	1.8/2.4	Ageratum conyzoides	Ex	+	t, (g?)
	<i>Neshaenia lytmia</i>	+	10-11, 21	+	3.8/1.8	BORAGINACEAE: Heliotropoideae (folhas)			
I	<i>Hypocada egra</i>	NT	24	NT	0.72/0.24	Heliotropium indicum	Ex, 2	+	85
	<i>Oleria aquata</i>	NT	(3)	NT	0.69/1.3	Heliotropium peruvianum	Ex, 2	+	84
J	<i>Hylyphys eupompe</i>	+	18	+	6.9/3.2	Heliotropium transalpinum	Ex	+	84.5
	<i>Hypocena nylphis</i>	NT	(13)	NT	5.3/2.4	SOLANACEAE (folhas)			
	<i>Hypothyris ninonia</i>	+	4-9	+	1.9/2.1	1 <i>Solanum caavurana</i>	Ex, 2	-	beo
	<i>Hypothyris euclea</i>	+	6	+	2.2/1.5	2 <i>Solanum pseudocapsicum</i>	Ex, 2	-	be
B	<i>Hyalaria cymothoe</i>	NT	18, 20	NT	(-)	3 <i>Solanum muricatum</i>	Ex	-	be
	<i>Thomia agnostia</i>	+	17-18	+	5.4/2.0	4 <i>Solanum megalochiton</i>	Ex	-	beo
L	<i>Gallithomia lenea</i>	NT	(12)	NT	0.5/0.45	5 <i>Solanum coninum</i>	Ex	-	be
	<i>Braconia dero</i>	+	9	+	1.1/0.37	6 <i>Solanum mauritanum</i>	Ex	-	b
	<i>Hyalena pasqua</i>	NT	(4)	NT	1.1/2.0	7 <i>Solanum melongena</i>	Ex	- ⁹	be
B	<i>Coraticada canaria</i>	NT	(1)	NT	12.3/4.1	8 <i>Solanum robustum</i>	Ex, 1, 2, 4	-	be
	<i>Pylithixia hymenaea</i>	+	1, 2, 26	+ ¹⁰	2.8/1.7	9 <i>Solanum variabile</i>	Ex, 2	-	be
	<i>Pteronymia curia</i>	+	1, 2, 26	+	7.8/3.6	10 <i>Solanum brusquense</i>	Ex	-	be
B	<i>Godryps zavaleta</i>	NT	(25)	NT	1.5/1.4	11 <i>Solanum atropurpureum</i>	Ex, 1, 2, 3	-	be
	<i>Pseudocada erruca</i>	+	25, 26	+	3.0/2.2	12 <i>Solanum vernaldii</i>	Ex	-	a?
	<i>Urota antronica</i>	NT	(1, 26)	NT	7.2/5.0	13 <i>Lycianthes</i> sp. (Goiana)	1	-	a7b
	<i>Moolungia salomina</i>	+	26	+	1.7/1.1	14 <i>Cyphomandra batatas</i>	Ex	-	bo
	<i>Hypoleria adasa</i>	NT	(25)	NT	2.2/0.9	15 <i>Lycopersicon esculentum</i>	Ex	-	bo
	<i>Heterobasis edessa</i>	NT	(25)	+	2.7/0.8	16 <i>Physalis peruviana</i>	Ex, 1, 2	- ⁹	sde
Diversos outros gêneros e espécies nestas tribos, e das tribos A e D, também mostraram concentrações semelhantes de PAs nos tecidos.						17 <i>Vassobia breviflora</i>	Ex, 1	- ⁹	ad
DANAINAE						18 <i>Acontias arborecens</i>	Ex, 1, 2, 3	- ⁹	ad
	Planta	Concentração de PAs,				19 <i>Datura stramonium</i>	Ex, 2	-	ado
	hospedeira	♀/♂ ⁶				20 <i>Brugmansia suaveolens</i>	Ex	-	ad
<i>Itana ilione</i>	Moraceae: <i>Ficus</i>	1.1/1.2				21 <i>Nicantra physaloides</i>	Ex, 1, 2, 3	- ⁹	ade
<i>Ipomoea cleobaea</i>	Moraceae & <i>Carica</i>	2.7/1.2				22 <i>Solanandra grandiflora</i>	Ex	-	a
<i>Ianatus erippus</i>	Asclepiad.: <i>Oxyptalum</i>	2.1/1.8				23 <i>Markea viridiflora</i>	2	-	a
<i>Danaus erippus</i>	<i>Asclepias curassavica</i>	0.10/0.07				24 <i>Juanulloa mexicana</i>	Ex	- ⁹	a
						25 <i>Cestrum schlechtendalii</i>	Ex, 1, 2	-	beo
						26 <i>Cestrum laevigatum</i>	Ex	-	beo
						27 <i>Brunfelsia australis</i>	Ex	-	acf
						28 <i>Brunfelsia pauciflora</i>	Ex	-	acf
						APOCYNACEAE: Parsonsieae (folhas)			
						29 <i>Mesechites sanctae-crucis</i>	Ex, 2	+	81
						30 <i>Prestonia ocalita</i>	Ex, 1, 2	+	t
						31 <i>Peltastes peltatus</i>	Ex	- ⁹	t

- Dentro de cada categoria superior, as borboletas e plantas estão em aproximada ordem evolutiva, de primitiva a derivada. Note que os Ithomiinae primitivos usam plantas mais derivadas e vice-versa, enfatizando a falta de diversificação filogenética paralela ("coevolução") no sistema, que mais se conforma a um modelo de colonização sucessiva das plantas já diversificadas, através de progressiva readaptação e tolerância químicas (veja composições químicas, à direita).
- Atividade positiva (+) = borboleta liberada, negativa (-) = borboleta predada, N.T. = não testada.
- Resultado usual com adultos coletados no campo. Inclui dados de Vasconcellos-Neto e Lewinsohn.
- Adulto recém-eclodido da pupa, criado em laboratório na(s) planta(s) cujos números e composições químicas são indicados à direita.
- Suspensão aquosa do extrato total (Figura 5), pincelada externamente em *Biblis hyperia*.
- Porcentagem média de PA total com relação ao peso seco médio de machos e fêmeas (geralmente 6 a 20 indivíduos de cada sexo).
- Veja Figura 5 e nota 2 acima, bem como nota 5.
- Veja Figura 4 para as letras das classes de substâncias; t = terpenos voláteis, o = óleo pungente.
- Ensaio positivo pode tornar-se negativo com baixa concentração de PAs (<200 µg) na *Biblis*; ensaio negativo pode tornar-se positivo com alta concentração da fração aplicada (>10 mg).
- Frações 2 e 3 foram positivas, e frações 1 e 4 negativas, quando pinceladas em *Biblis*.

aranha não foi provocada a rejeitá-los mediante contato externo por palpação, mas meia hora após a ingestão dos PAs, era frequente a liberação (com o comportamento característico) após ingestão do conteúdo interno da borboleta (experiências realizadas em colaboração com José Roberto Trigo).

Assim, os Ithomiinae parecem metabolizar ou eliminar todas as substâncias tóxicas ingeridas das hospedeiras solanáceas das larvas (não foram detectadas em extratos ou frações de adultos), e os imagos nascem desprotegidos, tendo que buscar em seguida um fonte de PAs (Figura 2). Geralmente somente machos visitam essas fontes, onde movimentam suas antenas em plano vertical, para perceber a presença dos alcalóides, e depois ficam longo tempo coletando as substâncias protetoras do néctar. Podem também raspar com a língua e os pés (e extrair com néctar regurgitado) partes externas da flor, botões, e até folhas com altos teores de PAs. Os alcalóides são depois distribuídos por todo o organismo, concentrando-se especialmente no tegumento (onde serão logo percebidos por predadores) e nas partes reprodutivas (Brown, 1984, 1985). Até a metade do total do alcalóide coletado pelo macho é canalizado para o espermatóforo, um pequeno saco contendo espermatozóides e transferido à fêmea durante a cópula, de longa duração, que a fêmea procura repetidamente e controla. A fêmea depois redistribui os PAs para o tegumento e especialmente para seus ovos, também protegidos (Figura 2). Outra parte no macho é degradada e usada em síntese de feromônios (Edgar, Culvenor & Pliske, 1976), difundidos por pincéis de pelos na margem costal da asa posterior e usadas para atrair fêmeas, advertir outros machos e eventualmente, pela sua ação interespecífica, promover coesão em populações e comunidades ("bolsões") locais dessas borboletas (Haber, 1978). O pincel é exposto, para emitir o feromônio, por um ajuste da posição da asa anterior relativa à posterior (Figura 2) com as antenas mantidas próximas entre si em plano vertical.

CONCLUSÃO

O uso de um predador invertebrado como aranha, por exemplo (ao invés de um vertebrado como gralha ou lagarto, veja Ehrlich & Ehrlich, 1982) para eto-ensaios de frações ou

substâncias químicas apresenta duas vantagens: (1) diversos invertebrados orientam-se fundamentalmente por sinais químicos, pouco ambíguos, e assim pode-se eliminar do ensaio uma complexidade de interpretações associadas a sinais visuais e auditivos, que podem modificar ou até sustar a sequência comportamental crítica ao ensaio; e (2) as sequências comportamentais dos predadores invertebrados são de modo geral mais estereotipadas, e menos influenciadas por memória de experiências anteriores ou influência "cultural" dos pais ou outros membros da população. Uma desvantagem do uso de predadores invertebrados é que não dá informações relativas ao desenvolvimento de coloração aposemática (ou mimética) da presa, pois essa cor deverá ser selecionada por predadores com visão e memória apropriadas - quase certamente vertebrados. Uma vez que o universo de um inseto geralmente inclui tanto predadores invertebrados orientados quimicamente, quanto vertebrados orientados visualmente, é importante que o estudo da seleção sobre suas características inclua eto-ensaios com ambos os tipos de predadores. Mas para trabalhos de Ecologia Química, os predadores invertebrados, quimicamente orientados, são muito mais úteis e necessários.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos especialmente a João Vasconcellos-Neto (quem estabeleceu as fundações deste trabalho com suas experiências sobre Ithomiinae e aranhas), Thomas M. Lewinsohn (colaborador nessas experiências), José Roberto Trigo (desenvolvendo tese sobre química de Ithomiinae, participante em muitas experiências incluídas aqui), Silvana Aparecida Henriques (técnica exímia do Laboratório de Ecologia Química, efetivando a maioria dos fracionamentos de plantas e insetos), Renata S.C. Dias (participante em diversos estudos de biologia de Ithomiinae), e Dr. Ivan Sazima que estimulou e orientou meus interesses em Etologia e revisou o texto deste artigo.

BIBLIOGRAFIA

- BATES, H.W. 1862. Contribution to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. London, 23: 495-566.
- BROWER, L.P., BROWER, J.V.Z. & CORVINO, J.M. 1967. Plant poisons in a terrestrial food chain. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 57: 893-898.
- BROWN JR., K.S. 1980. Insetos aposemáticos: indicadores naturais de plantas medicinais. Ciênc. Cult., 32 (suplemento): 189-200.
- BROWN JR., K.S. 1984. Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. Nature, 309: 707-709.
- BROWN JR., K.S. 1985. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Rev. brasil. Biol., 44: 435-460.
- BROWN JR., K.S. & BENSON, W.W. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in Heliconius numata (Lepidoptera: Nymphalidae). Biotropica, 6: 205-228.
- CONNER, W.E., EISNER, T., VANDER MEER, R.K., GUERRERO, A. & MEINWALD, J. 1981. Precopulatory sexual interaction in an Arctiid moth (Utetheisa ornatrix): role of a pheromone de-

- ived from dietary alkaloids. Behav. Ecol. Sociobiol., 9: 227-235.
- CULVENOR, C.C.J. 1978. Pyrrolizidine alkaloids - occurrence and systematic importance in angiosperms. Bot. Notiser, 131: 473-486.
- EHRlich, P.R. & EHRlich, A.H. 1982. Lizard predation on tropical butterflies. J. Lepid. Soc., 36: 148-152.
- EDGAR, J.A. 1982. Pyrrolizidine alkaloids sequestered by Solomon Island Danaine butterflies. The feeding preferences of the Danainae and Ithomiinae. J. Zool. (London), 196: 385-399.
- EDGAR, J.A., CULVENOR, C.C.J. & PLISKE, T.E. 1976. Isolation of a lactone, structurally related to the esterifying acids of pyrrolizidine alkaloids, from the costal fringes of male Ithomiinae. J. Chem. Ecol., 2: 263-270.
- EISNER, T. 1982. For love of nature: exploration and discovery at biological field stations. BioScience, 32: 321-326.
- GILBERT, L.E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H. (eds.), Coevolution of Animals and Plants, Univ. Texas Press, Austin, Texas, pp. 210-240.
- HABER, W.A. 1978. Evolutionary Ecology of Tropical Mimetic Butterflies (Lepidoptera: Ithomiinae). Ph.D. Thesis, University on Minnesota, xii + 227 pp.
- MULLER, F. 1879. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies. Proc. R. ent. Soc. London, xx-xxix (trad. por R. Meldola).
- PASTEELS, J.M. & DALOZE, D. 1977. Cardiac glycosides in the defensive secretion of Chrysomelid beetles: evidence for their production by the insects. Science, 197: 70-72.
- PLISKE, T.E. 1975. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. Environm. Entom., 4: 455-473.
- PLISKE, T.E., EDGAR, J.A. & CULVENOR, C.C.J. 1976. The chemical basis of attraction of ithomiine butterflies to plan-

ts containing pyrrolizidine alkaloids. J. Chem. Ecol., 2: 255-262.

ROTHSCHILD, M. 1973. Secondary plant substances and warning colouration in insects. In VAN EMDEN, H.F. (ed.), Insect/Plant Relationships, Symp. n° 8, Roy. Ent. Soc. London, Blackwells, Oxford, pp. 59-83.

VASCONCELLOS-NETO, J. & LEWINSOHN, T.M. 1982. Comportamento de Nephila clavipes (L.) (Araneidae) em relação a lepidópteros: discriminação e rejeição de presas. Ciênc. Cult., 34 (7), suplemento: 548.

VASCONCELLOS-NETO, J. & LEWINSOHN, T.M. 1984. Discrimination and release of unpalatable butterflies by Nephila clavipes, a neo-tropical orb-weaving spider. Ecol. Entom., 9: 337-344.

ECOETOLOGIA DE AVES

Edwin O. Willis*

Ecoetologia pode ser definida como o estudo de comportamento como adaptação ao ambiente, inclusive o ambiente social. A ecoetologia sempre foi uma parte importante da história natural, mas nos últimos anos o volume de trabalhos em países desenvolvidos aumentou muito. No caso das aves, o fato de que aves são migratórias em lugares de inverno rigoroso foi notado há séculos. Uma parte importante dos trabalhos clássicos em etologia era à ecoetologia. Por exemplo, Tinbergen determinou que o fato de que gaivotas levavam cascas de ovos para longe dos ninhos pode auxiliar em evitar que os predadores localizassem os mesmos. Atualmente, muitos trabalhos etológicos de campo e laboratório, tem bases ecológicas, de descobrir como o comportamento é adaptado ao ambiente.

A etologia, sob o ponto de vista ecológico, pode ser dividida em seis aspectos: reações a pequenos, médios e grandes fatores negativos ou positivos. Reações a pequenos "inimigos" são comportamentos de manutenção; aos médios são comportamentos agonísticos (ou de concorrência); e aos grandes, comportamentos antipredatórios (ou de alarme). Reações positivas a pequenos objetos são geralmente os comportamentos de procura de alimentos, aos médios são comportamentos sociais e de reprodução, e aos grandes são comportamentos espaciais (reações ao habitat).

Entre os seis aspectos de ecoetologia acima citados, dois receberam muito estudo em aves nos últimos anos: a procura de alimentos; e os sistemas sociais e reprodutivos. O estudo de procura de alimentos se tornou mais importante com a teoria de "forrageamento ótimo", que indica que um organismo deve maximizar a energia e materiais alimentares para ter mais gens na geração seguinte. Também, reações sociais devem ocorrer que, num dado ambiente, maximizam os gens do organismo vis-a-vis aos outros da espécie (Wilson, 1975).

Outros aspectos da ecoetologia de aves estão, no

* Professor Colaborador de Zoologia. Universidade Estadual Paulista - CEP 13.500 - Rio Claro, São Paulo

momento, menos "em moda". Entretanto, todos os estudos ecoetológicos estão aumentando em importância, e vários serão considerados aqui, começando com o forrageamento e os sistemas sociais.

FORRAGEAMENTO

Em ecologia, MacArthur (1958) e outros indicaram que animais de duas espécies devem ter nichos diferentes para evitar a superposição de alimentos. Em casos de superposição, é muito improvável que duas espécies seriam igualmente eficientes em conversão de alimentos em filhotes. Aquele que é mais eficiente, deve aumentar em relação ao outro, até tomar conta do recurso.

O recurso alimentar sendo considerado, entretanto, deve ser um recurso limitante, que não está presente em superabundância nem por intervalos curtos de tempo. Estudos de campo indicaram que, em casos de abundância de alimentos, é frequente ter mais que uma espécie de ave utilizando-os (Willis, 1966). MacArthur e Pianka (1966) colocaram estas observações dentro de uma hipótese que é mais abrangente, e que deu origem a muitos estudos recentes: a hipótese de forrageamento ótimo. Esta hipótese é que cada indivíduo deve tentar maximizar a sua alimentação, para ter mais filhotes e mais gens na próxima geração. A maximização pode incluir comer a mesma presa que outra espécie, quando a presa é mais rica em energia que outras no ambiente. Cada indivíduo procura o seu alimento, abandonando um alimento quando uma outra espécie ou indivíduo diminui a abundância daquele alimento. Também, o indivíduo pode abandonar uma "mancha" de habitat quando ele próprio já consumiu tanto os alimentos que se tornaram mais raros naquela mancha que no habitat em geral.

Para um exemplo de um estudo de forrageamento ótimo, podemos usar Davies (1977) sobre o papa-mosca-cinzento (*Muscicapa striata*, Muscicapidae) na Inglaterra. Esta ave fica no poleiro esperando por insetos no ar, e abandona o poleiro para outro quando precisa esperar 30 segundos sem captura. A probabilidade de abandonar o poleiro aumenta dependendo do número de segundos de espera antes da última presa. Esta ave tinha uma preferência significativa por Diptera grandes (> 5 mm), quando a abundância destes ficou acima de 5/ho

ra em armadilhas de Malaise. Em dias frios, a abundância de moscas grandes se tornava baixa, e as aves abandonavam os poleiros baixos e procuravam insetos pequenos em enxames nas pontas superiores das árvores. Levaram alimentos grandes para os filhotes e a fêmea (não sendo adaptados para levar massas de pequenos insetos) mas evitaram insetos grandes com ferrão (pois gastavam muito tempo para tirar o ferrão) ou rápidos (pois gastavam muito tempo em conseguir). Na época da postura, e de crescimento dos ossos dos filhotes, procuravam Isopoda e outros invertebrados com mais cálcio.

Outro exemplo de procura de alimento de maneira eficiente é dado pelas observações de Howe e van de Kerckhove (1980) sobre as aves frugívoras e a fruta de *Virola surinamensis*. As aves não comem muitas frutas das árvores de sementes pesadas (2-2,5g) evitando assim carregar peso inútil; uma árvore, não pode sobrecarregar os seus dispersores, pelo menos em anos com frutos abundantes.

Estudos de custos e benefícios energéticos em procura de alimentos de aves foram feitos para muitas espécies, especialmente relacionados com néctar e frutas. Estudos de aves insetívoras e carnívoras são mais difíceis, devido à dificuldade em identificar as presas e determinar as calorias, especialmente nos trópicos.

SISTEMAS SOCIAIS E REPRODUTIVOS

Depois de Wilson (1975), ficou evidente que o comportamento social não aumenta o sucesso de uma espécie, mas o sucesso de gens e indivíduos dentro da espécie. Os casos de "altruismo", de animais ajudando outros indivíduos, precisam ser casos de erros, casos de comportamento em que o animal que ajuda recebe alguma coisa em troca ("altruismo recíproco" de Trivers, 1971, ou simples seleção individual com ganhos imediatos), ou casos de ajuda aos parentes em proporção ao grau de parentesco ("seleção de parentesco"). Aumentou o interesse em estudar casos de altruismo, especialmente de grupos sociais em que alguns indivíduos deixam de reproduzir para ajudar outros.

As vezes, podia ser verificado que o grau de socialidade depende do recurso. Davies (1976) e Zahavi (1971), agora com lavandiscas (*Motacilla alba*, Motacillidae), desco-

briram que as aves formavam grupos em casos de dispersão moderada dos Diptera nos pastos. Com Diptera muito concentrados, houve brigas e tentativas de formar territórios, sem muito sucesso. Com alimentos dispersos mas regulares, a presença de territórios foi a regra. Estes autores pensavam que a plumagem conspícua desta espécie pode ajudar, todas descobriram fontes de alimento, mas esta explicação depende de se leção de parentesco ou a nível de espécie. Depois de Wilson (1975), parece mais provável que a cor branca auxilia em intimidação de outras aves no caso de territorialidade ou brigas. A formação de grupos, nesta espécie, parece mais concentrado sobre um recurso que uma sociedade verdadeira.

A dispersão de alimentos pode explicar vários tipos de comportamento reprodutivo. Recentemente, estudei informações sobre incubação pelo macho em famílias de aves terrestres da América tropical (Tabela 1). Onde as aves precisavam voar distâncias grandes para conseguir frutas, sementes, insetos ou peixes, o macho sempre auxilia a fêmea a chocar os ovos (Grupo A, Tabela 1). Neste caso, a fêmea não pode aceitar um macho que não a ajuda. No caso de ter alimentos menos dispersos, mas ainda dispersos demais para serem defensíveis em territórios, a fêmea muitas vezes choca os ovos sozinha (Grupo B, Tabela 1). Com menor dispersão de alimentos, os machos ajudam novamente (Grupo C) porque o macho e fêmea dividem as tarefas de chocar os ovos e guardar os territórios. No caso do macho precisar guardar o território com concentrações sazonais de alimentos, a sua tarefa se torna tão exigente que a fêmea choca os ovos sozinha (Grupo D).

Estas observações de incubação correspondem à observações anteriores sobre relacionamento entre ecologia e tipo de acasalamento em aves tropicais. Snow (1963) achou que a razão que os machos de dançadores (Pipridae) e anambés (Cotingidae) são promíscuos, cantando para as fêmeas em determinadas áreas da mata, foi que estas aves exploram frutas em abundância. A idéia foi que, com abundância de alimento, a fêmea pode deixar o macho "emancipado" para procurar fêmeas, mesmo que ele não auxiliasse na alimentação dos filhotes. Para explicar por que estas fêmeas não aumentavam o número de ovos por ninho, até precisar de seus machos, Snow notou que uma ninhada grande precisaria de ninho grande, o que poderia atrair a atenção de predadores.

TABELA I - Deslocamentos, territórios de alimentação e incubação em aves terrestres neotropicais.

	Desloca- mentos	Territórios (Semestres/Ano)	Nº Sexos Territoriais	Nº Sexos Chocando
GRUPO A				
Cathartidae (Urubús)	2	0	0	2
Columbidae (Pombas)	2	0	0	2
Psittacidae (Papagaios)	2	0	0	2
Steatomithidae (Guaxaro)	2	0	0	2
Apodidae (Andorinhões)	2	0	0	2
Estrildidae (Bico-de-lacre)	2	0	0	2
GRUPO B				
Rheidae (Emas)	1	0	0	1
Tinamidae (Inhambus)	1	0	0	1
Galliformes (2 famílias)	1	0	0	1
Trochilidae (Beija-flores)	1	0	0	1
Ploceidae (Pardal)	1	0	0	1
GRUPO C				
Falconiformes (2 famílias) ^a	0	2-	2-	2-
Cariamidae (Seriemas)	0	2	2	2
Cuculidae (Cucos)	0	2	2	2
Strigiformes (2 famílias) ^a	0	2-	2-	2-
Caprimulgiformes (2 famílias) ^a	0	2-	2-	2-
Trogonidae (Surucuás)	0	2	2	2
Momotidae (Juruvas)	0	2	2	2
Piciformes (4 famílias)	0	2	2	2
Dendrocolaptidae (<i>Furnarius</i> , etc.)	0+	2	2-	2-
Formicariidae (Chocas)	0+	2	2-	2
GRUPO D				
Tyrannidae (Bentevis, etc.) ^b	0+	1-	1-	1
Oscines (8 famílias) ^c	0	1+	1+	1+

a - - - resulta em Grupo "D" para algumas espécies

b + - - resulta em Grupo "B" para Cotinginae, Piprinae e algumas outras

c + + + resulta em Grupo "C" para algumas espécies

Snow esqueceu que os Columbidae e Psittacidae, que se alimentam de frutas, não são aves promíscuas. Também Willis et al. (1978) descobriram uma ave promíscua com ninhada relativamente grande e protegida de predadores. Bradbury (1981) fez uma previsão que dispersão de alimentos poderia explicar a promiscuidade: fêmeas que se locomovem muito são difíceis de segurar em territórios e então o macho tem mais sucesso se ficar parado cantando para qualquer fêmea que passe. Agora, pensando nos Columbidae e Psittacidae, em que as fêmeas se locomovem mais ainda, podemos ver que o macho promíscuo deve ter um problema adicional: ele não consegue seguir a fêmea. Dentro da mata seria difícil seguir a fêmea e poderia atrair predadores; o problema de dispersão de alimentos e de fêmeas tem outros aspectos, relacionados a predadores e habitat.

Algumas aves são mais sociais, ocorrendo em grupos familiares ou não-familiares. Muitos estudos foram efetuados para explicar por que os jovens ajudam os adultos. Numa gralha da Florida (*Aphelocoma coerulescens*) Woolfenden e Fitzpatrick (1984), descobriram que jovens ficam com os pais para herdar seus territórios. Uma vez que há pouco habitat disponível, os jovens não conseguem territórios quando tentam sair do território natal. Os pais deixam os jovens ficar, porque estes ajudam na alimentação dos filhotes, defesa do território e proteção contra predadores.

Em outras aves sociais, existem outras razões para ter aves ajudando outras com os filhotes. No pica-pau-dos carvalhos (*Melanerpes formicivorus*) da Califórnia, jovens ajudam a encher os buracos em árvores secas com nozes de carvalhos, necessários no inverno (Stacey e Koenig, 1984). Nesta ave, uma irmã botando ovos no mesmo ninho tenta jogar fora os ovos da própria irmã, mostrando que mesmo com "comunismo" há tendências egoísticas. Jogar fora os ovos é algo contra a sobrevivência da espécie, indicando que os animais não estão interessados na espécie, apenas na sobrevivência do seu genótipo.

COMPORTAMENTO ANTI-PREDATÓRIO

O comportamento anti-predatório pode ser estudado em relação ao ambiente. Sociedades de aves de espécies dife-

rentes existem em muitos ambientes, especialmente em matas tropicais: os "grupos mistos". Às vezes, casais de duas ou mais espécies tem o mesmo território (Willis, 1960; Munn e Terborgh, 1979). Parece que estas aves evitam a predação, sendo que muitos olhos tem maior chance de notar um predador. Algumas aves aproveitam os insetos espantados pelos grupos mas o assunto precisa de mais estudo.

No caso de ninhos de aves amazônicas, Oniki (1979) notou que tipo de ninho e cor de ovos estão relacionados com predação. Ovos azuis ocorrem em ninhos grossos em taça, em zonas de "sombra e sol". Nestes ambientes, os ovos devem parecer folhas no sol, dentro de "folhagens" sombreadas (o ninho escuro e grosso).

COMPORTAMENTO AGONÍSTICO

O comportamento agonístico depende do ambiente, como foi assinalado acima no caso de lavandiscas do velho mundo. Willis (1967) determinou que a mãe-de-taóca-bicolor (*Gymnopithys bicolor*, Formicariidae), ave que segue as formigas nômades de correição, tem territórios mas precisa deixar outras aves entrar; o casal do território, pode, entretanto, dominar os lugares de maior densidade de alimentos sobre uma dada correição.

COMPORTAMENTO DE MANUTENÇÃO

Comportamento de manutenção, incluindo reações a ectoparasitas ou a temperaturas altas ou baixas, é mais estudado em fisiologia. Entretanto, existem muitos estudos no campo. Morton e Pereyra (1985) estudaram ninhos de um tiranídeo pequeno da Sierra Nevada da Califórnia, determinando que as aves ficaram chocando muito ao meio-dia. Provavelmente, a radiação solar intensa nas altitudes seria um perigo ao meio dia. Em chuvas frias de granizo, as fêmeas sentavam sobre os ovos mas não chocavam, provavelmente para não comprometer as suas próprias temperaturas.

SELEÇÃO DE HABITAT

Em ambientes específicos, certos tipos de vocaliza

ções de aves são favorecidos. No sub-bosque da mata, frequências baixas de vocalizações espalham-se melhor entre os troncos grandes. Em ambientes mais abertos, pode utilizar frequências mais altas. Como resultado, ocorre convergência de vocalizações de aves em brejos, matas e outros ambientes em diferentes partes do mundo. Sick (1985:49) chama esta de "voz de paisagem".

DISCUSSÃO

Temos exemplos variados de estudos de ecoetologia nas aves. Sendo que tudo em etologia tem laços mais ou menos fortes com o ambiente, precisamos muitos estudos precisos para determinar o relacionamento entre o ambiente e qualquer tipo de comportamento. O comportamento da ave no laboratório ou cativeiro pode ter explicações ecológicas. Muito útil, atualmente, são os métodos estatísticos de regressão múltipla e não-paramétricos, utilizando computadores ou não. Sempre é importante ter uma hipótese clara, em que resultados de observações podem ser testados estatisticamente com número: por exemplo, o número (proporção) de espécies com ovos azuis em ninhos grossos é significativamente maior que de espécies de ovos azuis em ninhos ralos (Y. Oniki, com. pes.).

Devido a problemas de verbas para instrumentos e para viagens de campo, pouco foi feito com suficiente rigor em ecoetologia nos trópicos. Entretanto, se pudermos preservar algumas áreas de vegetação natural, podemos aumentar os estudos ecoetológicos no futuro.

BIBLIOGRAFIA

- Bradbury, J.W. 1981. Evolution of leks. p. 138-169 in *Natural selection of social behavior* (R.D. Alexander and D. Tinkle, eds.) Chiron, New York.
- Havies, N.B. 1976. Food, flocking, and territorial behaviour of the pied wagtail (*Motacilla alba yarrellii* Gould) in winter. *J. Anim. Ecol.*, 45: 235-253.
- Havies, N.B. 1977. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study of optimal foraging. *Anim. Behav.*, 25: 1016-1033.
- Howe, H.F. & Van de Kerckhove, G.A. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, 210: 925-927.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599-619.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100: 603-609.
- Horton, M.L. & Pereyra, M.E. 1985. The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the Dusky Flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk*, 102: 25-37.
- Hunn, C.A. & Perborgh, J.W. 1979. Multi-species territoriality in neotropical foraging flocks. *Condor*, 81: 338-347.
- Sick, H. 1985. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Univ. Brasília, DF.
- Snow, D.W. 1963. The evolution of manakin displays. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 13: 553-561.
- Stacey, P.B. & Koenig, W.D. 1984. Cooperative breeding in the Acorn Woodpecker. *Sci. Amer.*, 251 (2): 114-121.
- Trivers, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.*, 46: 35-57.
- Willis, E.O. 1960. Red-crowned Ant-Tanagers, Tawny-crowned Greenlets, and forest flocks. *Wilson Bull.*, 72: 105-106.
- Willis, E.O. 1966. Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. *Auk*, 83: 475-476.

- Willis, E.O. 1967. The behavior of Bicolored Antbirds. Univ. Calif. Publ. Zool., 79: 1-132.
- Willis, E.O.; Wechsler, D. & Oniki, Y. 1978. On behavior and nesting of McConnell's Flycatcher (*Pipromorpha macconnelli*): does female rejection lead to male promiscuity? Auk, 94: 1-8.
- Wilson, E.O. 1975. Sociobiology, the new synthesis. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Woolfenden, G.E. & Fitzpatrick, J.W. 1984. The Florida Scrub Jay. Princeton Univ. Press, New Jersey, 432 pp.
- Zahavi, A. 1971. The social behaviour of the White Wagtail *Motacilla alba alba*, wintering in Israel. Ibis, 113: 203-211.

ALGUMAS PERSPECTIVAS DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO
ANIMAL E DA ETOLOGIA PARA O CONTROLE DE DOENÇAS EN
DÊMICAS

ALGUMAS PERSPECTIVAS DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL E DA ETOLOGIA PARA O CONTROLE DE DOENÇAS ENDEMICAS

*Pedro Jurberg

De longa data o homem tem-se utilizado do conhecimento do comportamento animal para o seu proveito ou evitando o ataque de predadores ou como caçador primitivo, segundo as evidências fornecidas em achados arqueológicos e nas pinturas das cavernas que serviam de abrigos, na França e Espanha (Drickamer & Jessey, 1982). Posteriormente, na domesticação dos animais, a manipulação e a seleção de variáveis comportamentais, tal como a agressividade, foram de grande proveito (Hale, 1969).

Recentemente os estudos comportamentais mostraram-se úteis no controle de pragas agrícolas ou de doenças de animais domésticos, como mostram Weatherston & Percy (1977) através dos seguintes exemplos: a) uso de feromônios para atração de insetos que são pragas de florestas e b) afugentamento de pássaros daninhos aos cultivos por simulação de sons de alarme da espécie. Um exemplo interessante é o chamado controle por métodos autocidas (Richardson, Ellison & Averhoff, 1982), como no caso da mosca do berne, *Dermatobia hominis* parasita do homem e do gado: utiliza-se machos previamente esterilizados que, ao copularem com as fêmeas, impedem novos acasalamentos, já que estas só aceitam uma cópula no seu ciclo (Knippling, 1955; Moya, Borja & Borkovek, 1981).

Com relação às espécies vetoras ou que funcionam como reservatórios naturais dos agentes causadores de doenças endêmicas, estudos comportamentais não têm merecido a importância que lhes é devida, haja visto que só temos conhecimento de um livro (Canning & Wright, 1972), constituído em grande parte de revisões de diferentes autores sobre padrões comportamentais de alguns parasitas em relação a seus hospedeiros e tendo um capítulo sobre o papel do homem como hospedeiro.

* Departamento de Biologia do Instituto Oswaldo Cruz, FIOCRUZ Caixa Postal 926, CEP 21040, Rio de Janeiro-Brasil e Laboratório de Comportamento Humano e Animal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ. Apoio: CNPq/ PIDE VI.

deiro. Ao levantarmos a bibliografia sobre o comportamento de vetores ou hospedeiros intermediários notamos poucos trabalhos, e ainda assim, de autores que não se dedicaram por longo período a esta linha de pesquisa.

ESTUDO DE HÁBITOS DOS ANIMAIS

Ao consultar os artigos sobre os vetores da doença de Chagas, esquistossomose, malária, febre amarela e outras doenças endêmicas, verificamos que a palavra comportamento foi usada para descrição de hábitos. Embora muitos destes artigos forneçam dados importantes no controle destas endemias, não mostram uma preocupação dos autores em realizar uma análise mais detalhada do comportamento, como propõe a Etologia. Podemos exemplificar isso pelos trabalhos de Rachou (1958) que verificou que após a aplicação de inseticidas, as espécies de mosquitos que transmitem a febre amarela, filariose e malária apresentavam modificações comportamentais, as quais denominou "resistência de comportamento". Ao aplicar inseticida nos locais da casa preferidos por esses insetos (paredes, tetos), os mosquitos tornaram-se mais frequentes em locais onde não eram encontrados antes do uso daquele tóxico. Algumas espécies passaram, inclusive, ao entrar na casa, a picar o homem e sair, sem mais se abrigarem nos locais que apresentassem ainda algum efeito residual, invalidando campanhas com este tipo de produto. A estes achados de importante contribuição epidemiológica, faltou uma análise mais detalhada para avaliar se o comportamento foi selecionado ou se existe uma repelência dos animais em relação aos inseticidas utilizados.

Aragão (1975), em uma revisão rica em exemplos sobre o comportamento de alguns insetos hematófagos transmissores da febre amarela, malária e doença de Chagas, vem corroborar nossa afirmação. Nessa revisão o autor discutiu hábitos de grande utilidade para o controle dos insetos, sem entrar, contudo, em uma análise etológica. Com a mesma abordagem Bermant & Alcock (1973) enfocaram a importância do conhecimento do comportamento para as tentativas de controle da peste e das doenças citadas anteriormente.

Um estudo interessante foi realizado por Gillert (1985). Segundo este autor, a transmissão de muitas doenças

endêmicas pode ser explicada pela falta de orientação dos hábitos humanos. Um exemplo claro é o da transmissão da esquistossomose, que está ligada ao hábito humano de defecar perto das coleções d'água.

ABORDAGEM ETOLÓGICA

A Etologia originou-se da descrição dos hábitos dos animais, como pode ser verificado pelos trabalhos de Klopffer & Hailman (1967), Thorpe (1982) e Cunha (1983). Apesar de ser uma ciência relativamente recente, proporcionou na década passada (1973) o prêmio Nobel de Medicina e Fisiologia a K. Lorenz e N. Tinbergen, juntamente com K. von Frisch, por seus estudos sobre o comportamento, alicerçados em uma metodologia apropriada e perguntas objetivas.

Mais que uma nova maneira de pensar dentro das ciências biológicas, a abordagem etológica tem contribuído para a revisão de antigos conceitos e suas consequências teóricas e práticas, estimulando estudos mais sistemáticos sobre o comportamento, inclusive do homem (Haas, 1968; Eibl-Eibesfeldt, 1972). A análise etológica baseia-se em métodos observacionais, experimentais e comparativos e busca responder perguntas objetivas: O que causa o comportamento (estímulos deflagadores)? Qual o valor de sobrevivência de determinado comportamento? Qual a ontogenia do comportamento? Qual a filogenia do comportamento? (Baerends, 1975a,b; Cunha, 1975).

A sistematização dos estudos etológicos é relativamente recente - década de 1930 (Baerends, 1975b). Acresce-se a isso a falta desta matéria curricular nos cursos de graduação e o escasso número de grupos que se dedicam a essa área e compõe-se um quadro das razões pelas quais os estudos comportamentais não tem sido realizados dentro de uma abordagem mais ampla (Jurberg, 1984).

Tendo em vista tais aspectos, pretendemos discutir alternativas de como o estudo do comportamento animal em bases etológicas pode contribuir de alguma maneira para elucidar aspectos da doença de Chagas e da esquistossomose, doenças que se encontram em expansão no Brasil. Para este mister, utilizamos, principalmente, trabalhos realizados no Departamento de Biologia do Instituto Oswaldo Cruz. Estes trabalhos fazem parte de uma série cujo objetivo é o conhecimento do

comportamento de vetores sob uma abordagem etológica, visando, de alguma forma, a contribuir para o seu controle. Como uma linha de pesquisas a ser trilhada, nem sempre os resultados estão diretamente relacionados aos objetivos finais, mas nem por isso deixam de ser elucidativos.

DOENÇA DE CHAGAS

É uma doença endêmica causada pelo Trypanosoma cruzi, tendo como vetores insetos triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae). Cerca de 65 milhões de pessoas estão expostas a esta doença no continente americano, particularmente nos países da América Latina e sub-tropical, sendo que 15 a 20 milhões encontram-se atualmente infectadas (TDR, 1985). Os triatomíneos, pela sua importância, tem sido bastante estudados, principalmente no que concerne aos aspectos ecológicos, distribuição geográfica, domiciliação e sistemática (Lent & Wigodszinsky, 1979).

Os aspectos comportamentais dos insetos vetores, principalmente em bases etológicas não têm sido objeto de muitos estudos, embora alguns autores (Zeledon et al, 1970a, b) tenham empregado esta palavra ao estudar o ciclo de vida, sangue ingerido, resistência ao jejum, fecundidade e fertilidade de fêmeas de Triatoma dimidiata. Wiesinger (1965) e Espínola (1973) estudaram o vôo, a atividade dejetora e ovipositora de Triatoma infestans. Uma boa revisão do comportamento - encontro do hospedeiro, defesa contra predadores, seleção de habitat, padrões de atividade, preferência de substrato, acasalamento e comportamento de oviposição das espécies Rhodnius prolixus, Triatoma infestans e Panstrongylus megistus foi realizada por Schofield (1979).

A atração sexual foi estudada em Triatoma dimidiata (Antich, 1965), Rhodnius prolixus (Antich, 1968; Baldwin, Knight & Lynn (1971), Triatoma infestans (Schofield & Moreman, 1976; Neves & Paulini, 1981) e em Panstrongylus megistus (Neves & Paulini, 1981).

A maneira pela qual um indivíduo é atraído por outro da mesma espécie ou por sua fonte de alimento constitui campo de grande interesse, por permitir que se tente estabelecer formas de controle comportamental dos insetos nocivos. Como esses estímulos são próprios de cada espécie, assim co-

mo os caracteres morfológicos (Baerends, 1975b), podemos tentar determiná-los com precisão e utilizá-los de maneira a criar armadilhas com iscas naturais ou artificiais de grande especificidade. Com este objetivo realizamos os seguintes estudos:

01. Em relação a Panstrongylus megistus

a) Descrição da cópula. Constatamos uma sequência de padrões comportamentais que, nos casos observados, deu-se por iniciativa do macho. A cópula ocorreu após várias tentativas do macho, sendo mais comum na primeira - 75% dos casos (Lima, Jurberg & Almeida, 1986).

b) Influência da alimentação e do acasalamento na produção e fertilidade de ovos. Desses estudos concluímos que casais permanentes, periodicamente alimentados podem copular várias vezes e que o número de cópulas parece importante para manter a fertilidade da fêmea. Este resultado desaconselha a tentativa de controle dos insetos por métodos autocidas, como no caso da mosca do berne, citado anteriormente. Fêmeas que tiveram um único acasalamento apresentaram baixa taxa de fertilidade. O aumento da idade da fêmea parece não interferir no acasalamento (Lima, Jurberg & Almeida, 1986b,c).

c) Estímulos de atração (feromônios). Não foi observado nenhum tipo de atração de machos para fêmeas ou vice-versa e de fêmeas ou machos para casais (Lima, 1985).

d) Determinação da influência da alimentação, luminosidade e horário sobre a cópula de casais virgens. Observou-se que Panstrongylus megistus foi capaz de copular durante o dia e à noite, no claro e no escuro, alimentado ou privado de alimento. O aumento da privação alimentar foi inversamente proporcional à indiferença dos casais à cópula (Lima, Jurberg & Almeida, 1986b).

02. Quanto a Triatoma infestans

a) Identificação dos triatomíneos. Estabelecemos uma técnica de marcação e individualização com o objetivo de estudar o comportamento e a ecologia dos insetos adultos (Mac Cord, Jurberg & Lima, 1983).

b) Técnica de registro de comportamento em condições semi-naturais. Desenvolveu-se uma técnica para observação do comportamento de triatomíneos em uma miniatura de ca-

sa de pau-a-pique e sapê, com proteção externa de acrílico transparente. Para o registro das atividades empregamos a cinematografia com lapso de tempo, através de uma filmadora super-8 e com registro ininterrupto por seis dias consecutivos. Verificamos que com a presença do estímulo alimentar a atividade locomotora ocorreu durante as 24 horas do dia, embora em proporção significativamente maior no período de obscuridade. Na ausência de estímulo alimentar não foi registrada atividade locomotora de dia ou à noite, mesmo que os animais estivessem privados de alimento. Estes dados são contrários aos encontrados na literatura biológica, em que é atribuído aos triatomíneos uma atividade noturna generalizada e mostram uma vantagem adaptativa desses insetos de só abandonarem seus abrigos nos casos em que havia possibilidade de se alimentar.

ESTUDOS SOBRE RESERVATÓRIO NATURAL DA DOENÇA DE CHAGAS

Uma outra linha iniciada no nosso Departamento e, posteriormente desenvolvida em outros Departamentos da FIOCRUZ, e que tem fornecido resultados importantes, foi a criação em cativeiro de gambás Didelphis marsupialis, que é um reservatório da doença de Chagas na natureza. Iniciamos com um trabalho de observação dos hábitos (Dezzone et al, 1982), resultando, pela primeira vez, em procriação em cativeiro (Motta, Carreira & Franco, 1983), tendo permitido constatar que a infecção pode se dar por hábitos predatórios do gambá ao alimentar-se de insetos e camundongos infectados (Carrera et al, 1983). Através de estudos posteriores, foi descoberto que o ciclo completo da doença poderia se dar na glândula anal dos gambás, independentemente da presença dos insetos vetores (Deane, Lenzi & Jansen, 1984).

ESQUISTOSSOMOSE

Segundo a OMS existem cerca de 600 milhões de pessoas expostas a esta doença em 74 países, onde são estimados mais de 200 milhões de pessoas infectadas (TDR, 1985). No Brasil ela é causada pelo Schistosoma mansoni, tendo como veto-

res os moluscos de água doce Biomphalaria glabrata, Biomphalaria tenagophila e Biomphalaria straminea. Esses caramujos são pulmonados e vivem preferencialmente próximo às superfícies das coleções d'água, onde efetuam suas trocas gasosas. Podem, no entanto, apresentar comportamentos que lhes permitem viver em condições adversas ou escapar à ação dos moluscicidas, por estarem fora de sua área de alcance.

COMPORTAMENTOS DE PROTEÇÃO

A ocorrência de comportamentos relacionados à proteção dos moluscos vetores tem importância epidemiológica (W.H.O., 1965), já que a sobrevivência de poucos indivíduos pode comprometer toda uma campanha de erradicação por serem tais espécies muito prolíficas, hermafroditas e capazes de auto-fecundar-se (Brumpt & Brumpt, 1941; Paraense, 1972). A importância de aspectos comportamentais desses caramujos em locais tratados com moluscicidas foi salientada por Pieri & Jurberg (1981a), que levantaram os seguintes padrões comportamentais presumivelmente relacionados à proteção: retração da massa cefalopodal na concha, afastamento de locais dessecados, saída d'água, afastamento de agentes tóxicos e enteramento. Verificamos, então, que na grande maioria das vezes pouco foi escrito sobre os mecanismos deflagadores e os valores adaptativos de tais comportamentos, da mesma forma que poucos trabalhos se detém na descrição dos hábitos dos caramujos.

TÉCNICA DE ESTUDO DO COMPORTAMENTO DOS CARAMUJOS

A metodologia empregada nestes estudos consiste, essencialmente na observação e registro dos padrões comportamentais através de técnicas de fotografia e filmagens com lapso de tempo (time lapse), em que os fotogramas são batidos quadro a quadro, a intervalos de tempo pré-estabelecidos. Para estudos das bionfalárias, em especial, a baixa frequência e a longa duração dos padrões comportamentais torna inoperante a presença de um observador que possa registrar continuamente os eventos. Por isso, o uso de filmagem quadro a quadro constitui-se no meio mais adequado para o esclarecimento das questões levantadas. Com o emprego destas técnicas

obtivemos o levantamento completo do repertório comportamental de um espécime com custo operacional mínimo (um cartucho super-8 a cada 48 horas). Procede-se, então, à análise quantitativa das categorias comportamentais identificadas, visando estabelecer suas condições de ocorrência e os mecanismos subjacentes responsáveis pela sua deflagração (Pieri, Jurberg & Raymundo, 1980).

EFEITO DA LUZ SOBRE OS CARAMUJOS

A luz é um dos estímulos preponderantes na natureza, que pode influir na distribuição dos caramujos. Por outro lado, sabe-se de longa data que a eliminação de cercárias de Schistosoma mansoni pelo caramujo segue um padrão tipicamente diurno, com um pico máximo entre 11:00 e 15:00 horas (Faust & Hoffman, 1934; Giovannola, 1936; Barbosa, Coelho & Dobbin, 1954; Luttermoser, 1955). A importância do comportamento da cercária em relação à luz é tão evidente que nos testes para se verificar se os caramujos estão ou não infectados, estes são colocados em frascos bem próximos a uma fonte de luz incandescente ou solar; após pouco tempo os caramujos infectados começam a eliminar cercárias, influenciadas pela luz e também pela temperatura (Valle, Pelegrino & Alvarenga, 1973; Nosima, Atsuo & Natsunaga, 1981). Considerando o exposto, realizamos uma série de trabalhos para verificar a ação da luz sobre o comportamento dos caramujos (Schall, Jurberg & Vasconcellos, 1985a,b; Schall, Jurberg & Rozemberg, 1985). Utilizando as três espécies (B. glabrata, B. straminea e B. tenagophila) separadamente e juntas em uma série de experimentos realizados em ambiente de escolha em forma de Y com intensidades luminosas de 0,17 a 350 lux em um dos eixos do Y, constatamos:

a) As três espécies são capazes de perceber o estímulo, sendo significativa a diferença entre o número de indivíduos que se deslocou para a luz, em relação à área escura, embora 1º) B. straminea apresente menor média de chegada à área iluminada (1,06h), B. tenagophila o tempo mais longo (3,50h) e B. glabrata um tempo intermediário (1,29h) entre as duas; 2º) B. straminea não permaneça na área iluminada, retornando para explorar áreas obscuras do ambiente, enquanto B. tenagophila e B. glabrata permaneceram maior tempo fi-

x adas na região mais iluminada (350 lux), próxima à fonte de iluminação.

b) Considerando exemplares adultos, nas condições experimentais utilizadas, a velocidade média de locomoção é menor para B. tenagophila (43,6 cm/h), intermediária para B. glabrata (70,0 cm/h) e maior para B. straminea (127,5 cm/h).

c) Quando as três espécies são estudadas em conjunto, em um mesmo ambiente experimental, a locomoção de todas é deprimida em mais de 50% em relação ao estudo de cada espécie em separado, embora se mantenha a relação quantitativa entre as três, sendo menor em B. tenagophila (14 cm/h), intermediária em B. glabrata (25 cm/h) e maior em B. straminea (49 cm/h). Também diminui respectivamente a resposta positiva à luz.

A maior velocidade média e locomoção de B. straminea pode ser uma vantagem adaptativa desta sobre as outras duas espécies, o que pode ampliar sua capacidade migratória e permitir a colonização de novos habitats. A diferença de velocidade (item c) e a depressão da velocidade encontrada quando foram colocadas as três espécies juntas no Y (item d) poderia ter uma relação com o que ocorreu na natureza quando uma população de B. glabrata foi introduzida em biótopo de B. tenagophila, em Manguinhos. Com o passar dos anos só foi encontrada a mais rápida (B. glabrata). Um outro fato que pode ter relação com a velocidade é que uma linhagem de B. straminea imune ao Schistosoma mansoni foi capaz de deslocar B. glabrata, sendo aconselhada este tipo de competição como um método de controle biológico (Barbosa, Pereira da Costa & Arruda, 1981, 1984).

Estudos com a luz em outros tipos de experimento permitiram verificar que ocorre uma maior atividade de B. glabrata na passagem do claro para o escuro e vice-versa (Pimentel-Souza et al, 1984)

Constatamos, em outro trabalho (Rotenberg, Jurberg & Pieri, a sair) que uma proporção significativamente maior de animais encontram-se em atividade durante as fases escuras em relação às claras e que a proporção de animais ativos aumenta significativamente após as transições de claro para escuro, o mesmo não ocorrendo nas passagens de escuro para claro.

Investigações no campo a respeito de variações na

atividade do caramujo em função da fase do dia poderiam fornecer informações relativas a um período "ótimo" para aplicação de moluscidas.

ENTERRAMENTO DOS CARAMUJOS

O encontro de planorbídeos vivos, enterrados (Paranense, Pereira & Pinto, 1955) foi contestado por Perlowagora-Szumlewicz & Dias (1955), que enterraram B. glabrata em argila úmida, no laboratório, tendo verificado que eles morriam 24 horas após. Para elucidar este paradoxo, realizamos dois trabalhos.

No primeiro trabalho determinamos que B. glabrata foi capaz de se cobrir com areia dentro d'água e, no caso do esgotamento da água, os caramujos que permaneceram cobertos se recuperaram em maior número quando colocamos água, o que evidencia uma vantagem adaptativa deste padrão de comportamento (Pieri, Raymundo & Jurberg, 1980).

No segundo trabalho realizamos uma série de experimentos, registrados através de cinematografia com lapso de tempo e verificamos que (1) a penetração ativa em buracos faz parte do repertório comportamental da espécie, após o esgotamento d'água; (2) a sobrevivência de indivíduos em estivação, enterrados no solo é possível por longos períodos e que (3) os indivíduos são capazes de se desenterrarem, com o retorno da água, após vários meses sob o solo. Tais aspectos permitem tentar elaborar uma explicação para o paradoxo apresentado: os caramujos na natureza, ao terem seus criadouros invadidos por água da chuva que escorre subiriam por reotaxia (comportamento já constatado). Após o término das chuvas procurariam orifícios ou fendas onde penetrariam, mantendo-se estivados por longo período. (Jurberg, Pieri & Raymundo 1980).

Considerando que o enterramento seja um dos mecanismos de proteção desse molusco, seria de especial importância a sua determinação no campo e no laboratório. O conhecimento desse comportamento poderia mudar a abordagem do combate às bionfalárias, passando-se do uso de moluscidas solúveis para o de moluscidas insolúveis, de preferência que se ligassem ao substrato e posteriormente atuassem quando os caramujos saíssem dos buracos.

SOBREVIVÊNCIA DE CARAMUJOS EM LOCAIS PROFUNDOS

Além dos comportamentos relacionados à sobrevivência fora d'água, a possibilidade de deslocar-se para locais profundos e a sobrevivência nestes locais poderia favorecer a sobrevivência dos caramujos quando do uso de moluscidas, que são geralmente aplicados na superfície. Para estudar estes aspectos utilizamos colunas de água de diversas alturas (1m, 8m e 10,40m), onde foram estudados os comportamentos de descida e subida, além das atividades biológicas - cópula, ovi-postura, alimentação e defecação. Verificou-se que B. glabrata realizou tais atividades inclusive no fundo da coluna maior (Jurberg et al, 1986a). Verificamos também, em uma câmara transparente que possibilita a variação de pressão e a troca de água, que os animais sobreviveram a pressões correspondentes à profundidade de 50 m. Esta câmara permitiu, além disso, a observação do comportamento sob tais condições (Jurberg et al, 1986b). Considerando-se que a descida a 10,40 m e a sobrevivência a 50 m seria de pouca utilidade caso os caramujos não pudessem permanecer por longo tempo sem vir à superfície, constatou-se, em aquários construídos de forma a impedir a vinda dos animais à superfície, que eles são capazes de sobreviver por 90 dias sem efetuar trocas gasosas na superfície (Jurberg et al, 1982).

COMPORTAMENTO DE BIONFALÁRIAS EM RELAÇÃO AOS MOLUSCICIDAS

Em um estudo detalhado do comportamento de B. glabrata em relação a concentrações sub-letais de um moluscida (no caso sulfato de cobre) Pieri & Jurberg (1981b) observaram que a frequência de uma série de parâmetros comportamentais variava em função da dose do produto. Através deste estudo, mostramos que o uso de parâmetros comportamentais como indicadores da ação tóxica de produtos é plenamente exequível e que tal procedimento permite a detecção do efeito tóxico da substância a concentrações muito inferiores às obtidas nos testes convencionais de letalidade.

Testes específicos para investigar padrões comportamentais das bionfalárias que favoreçam sua sobrevivência ou a tornem mais vulneráveis aos moluscidas são recomenda-

dos pela Organização Mundial da Saúde, em complementação aos ensaios de letalidade. No entanto, nos testes que a própria OMS propõe para verificar a toxicidade de um produto (cálculo da DL50 ou DL90), os caramujos são colocados em contato com doses crescentes do produto em frascos nos quais são impedidos por um anteparo (tela, por exemplo) de vir à superfície. Determina-se geralmente uma relação linear dose/mortalidade sem, no entanto, se considerar a possibilidade do animal de exibir comportamentos relacionados à saída da solução seja como parte de seu repertório comportamental, seja em função do efeito repelente da substância testada.

Propusemos, então que os ensaios biológicos fossem realizados de forma a permitir a determinação do índice de saída, que corresponde ao percentual de animais encontrados fora da solução no momento que se completa o período de exposição às diferentes concentrações do moluscida. Este índice fornece um nível de resposta importante na avaliação do moluscida, e é de fácil execução, utilizando-se o mesmo paradigma da OMS porém sem o anteparo que impede a saída dos caramujos da solução (Jurberg, Cabral-Neto & Schall, 1985).

Posteriormente, com base nos trabalhos descritos, padronizamos uma técnica para avaliar se o comportamento contribui efetivamente para a sobrevivência de exemplares de B. glabrata expostos a moluscidas. Para isso utilizamos Phytolacca dodecandra, que é um dos mais promissores moluscidas de origem vegetal (Kloos & McCullough, 1982; W.H.O., 1983; Hostettmann, 1984). Realizamos testes em aquários com compartimentos individuais interligados, dotados de abas laterais que simulavam as margens de um corpo d'água, de forma a permitir que um animal ao sair da solução pudesse permanecer fora dela ou retornar ao meio líquido. Através da técnica de cinematografia com lapso de tempo registramos o comportamento de cada animal durante o período de exposição ao moluscida, sendo identificados, ao fim do teste, os exemplares sobreviventes e os mortos. Analisando o comportamento de cada animal e a sua condição de sobrevivente ou não, concluímos que a saída do meio líquido e o tempo de permanência fora da solução contribuíram significativamente para a sobrevivência dos caramujos ao moluscida. O alto índice de saída observado no conjunto dos grupos experimentais - 40%, permitiu-nos concluir que este índice é um bom indicador da ocorrên-

cia de um padrão comportamental altamente relacionado à proteção dos caramujos (Jurberg, Barbosa & Rotenberg, a sair).

O PAPEL DO COMPORTAMENTO NA SOBREVIVÊNCIA DE B. GLABRATA EM LOCAIS TRATADOS COM MOLUSCICIDAS (BAYLUSCIDE)

Este trabalho originou-se de observações em uma vala de escoamento de águas pluviais e de uma fonte natural (Manguinhos, RJ), de que exemplares de B. glabrata eram capazes de deslocar-se verticalmente contra a corrente d'água, na parede da vala. A migração de B. glabrata contra a corrente já havia sido assinalada por diferentes autores (Luttermer & Castellanos, 1945; Pimentel, White & Idelfonso, 1957; Scorza, 1961; Paulini, 1963; Etges & Frick, 1966; Bousfield, 1978, 1979). No entanto, nenhum trabalho citava a migração em paredes verticais ou se referia à ação da corrente como estímulo causal ou a possível importância deste padrão comportamental no repovoamento de locais tratados com moluscicidas.

Iniciamos investigações em laboratório com caramujos provenientes desta vala, em um aquário com duas placas verticais de amianto, em uma das quais escorria água, formando corrente, enquanto a outra permanecia apenas molhada. Verificamos que a corrente foi o estímulo causal responsável pelo deslocamento de 62% dos animais para cima (reotaxia). O deslocamento de subida deve ser considerado nas campanhas de erradicação do caramujo, já que pode contribuir para sua proteção, pois tratamento recente, realizado com Bayluscide nesta vala eliminou os caramujos sem, no entanto, afetar os que haviam subido pela parede e canos de escoamento e que repovoaram em três meses os locais tratados.

CONCLUSÃO

Pelos exemplos acima descritos tentamos, sem ter a pretensão de esgotar o assunto, demonstrar como os trabalhos de comportamento animal, com descrição dos hábitos dos vetores foram importantes em termos de um maior entendimento da transmissão de doenças endêmicas.

A outra intenção é demonstrar que a abordagem eto-

lógica destes problemas é recente, mas possível de ser aplicada. Por ser mais rigorosa é mais trabalhosa. No entanto fornece explicações causais de comportamentos relevantes, ligados à sobrevivência das espécies. O conhecimento desses comportamentos e de seus estímulos deflagradores é uma perspectiva que pode resultar em novas estratégias de controle eficientes, específicas e não poluidoras.

No entanto, muito ainda tem que ser feito, principalmente em um país como o nosso, grande, pobre e com a população doente. No estágio atual muitos dos trabalhos ainda estão tão longe de uma aplicabilidade imediata, mas a abordagem etológica não requer equipamento caro, nem sofisticado e o objetivo a ser alcançado merece a atenção daqueles que se preocupam com os problemas de saúde pública e procuram soluções adequadas às condições do país e menos danosas para a natureza.

AGRADECIMENTOS

Quero externar o meu agradecimento aos meus colegas do Departamento de Biologia (IOC) FIOCRUZ, Lucia Rotenberg, Marisa da Silveira Soares, Virgínia T. Schall, pela colaboração e sugestões.

Ao Dr. Otávio S. Pieri e Marly Maria Lima, também como colegas e colaboradores, dedico este trabalho cumprindo-os pela obtenção do título de doutor e mestre, respectivamente, em estudos do comportamento animal.

BIBLIOGRAFIA

- ARAGÃO, M.B., 1975. Sobre o comportamento de alguns insetos hematofagos. Arg. Biol. Tecnol. 18: 3-23.
- ANTICH, A.V., 1965. Introducción ao estudio de la atracción por el olor en reduvidos hematofagos transmissores de la enfermedad de Chagas. Investigaciones de laboratorio con el Triatoma phyllosoma pallidipennis (Stal). Archos. Venez. Med. Parasit. Med., 5 (1): 329-344.
- ANTICH, A.V., 1968. Atracción por olor en ninfas y adultos de Rhodnius prolixus (Stal). Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo 10 (4): 242-246.
- BAERENDS, G.P., 1975a. Causation phylogeny and ontogeny of communication behaviour. Ci. e Cult. 27 (6): 602-606.
- BAERENDS, G.P., 1975b. The methods of Ethology. Ci. e Cult., 27 (9): 938-942.
- BALDWIN, W.F.; KNIGHT, A.G. & LYNN, K.R., 1971. A sex pheromone in the insect Rhodnius prolixus (Hemiptera: Reduviidae). Can. Ent., 103: 18-22.
- BARBOSA, F.S.; COELHO, M.V. & DOBBIN, J.E., 1954. Qualidades de Vetor dos hospedeiros intermediários de S. mansoni no Nordeste do Brasil. II. Duração da infestação e eliminação de cercárias em A. glabratus. Pubs. Av. Inst. Aggeu Magalhães, 3: 350-355.
- BARBOSA, F.S. PEREIRA DA COSTA, D.P. & ARRUDA, F., 1981. New field observations on the competitive displacement between two species of planorbid snails inhabiting north eastern Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 78: 335-341.
- BARBOSA, F.S.; PEREIRA DA COSTA, D.P. & ARRUDA, F., 1984. Competitive interactions between species of freshwater snails. I. laboratory studies, Ib. Comparative studies of dispersal and vagility capacities of Biomphalaria glabrata and Biomphalaria straminea. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 79 (2): 163-167.
- BERMANT, G. & ALCOOLK, J., 1973. Perspective in Animal behaviour 1-47 In: Perspective in Animal Behaviour Bermant

- G. (ed.), 1-386pp.
- BOUSFIELD, J.A., 1978. Rheotaxis and chemoreception in the freshwater snail Biomphalaria glabrata (Say) estimation of the molecular weights of active factors. Biol. Bull., 154: 361-373.
- BOUSFIELD, J.A., 1979. Plant extracts and chemically triggered positive rheotaxis in Biomphalaria glabrata (Say) snail intermediate host of Schistosoma mansoni (Sambom). J. Appl. Ecol., 16: 681-690.
- BRUMPT, E. & BRUMPT, L. Ch, 1941. Observations biologiques diverses concernant Planorbis (Australorbis) glabratus hôte intermédiaire de Schistosoma mansoni. Ann. Parasit. 18 9-45.
- CARNING, U.E. & WRIGHT, C.A., 1972. Behavioural aspect of parasite transmission: XI + 217 pp. The Linnean Society of London. Academic Press. Inc. New York.
- CARREIRA, J.C.A.; MANGIA, R.H.R.; JANSEN, A.M. & DEANE, M.P. 1983. Predatory habits as a source of transmission of Trypanosoma cruzi Xth Annual Meeting of Basic Research on Chagas Diseases. Caxambú, Brasil, Abstracts B I-20.
- CUNHA, W.H. de A., 1975. O estudo etológico do comportamento animal. Ci. e Cult. 27 (3): 262-268.
- CUNHA, W.H. de A., 1983. Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da Etologia. 1-33. Anais do I Encontro Paulista de Etologia, Jaboticabal, SP.
- DEANE, M.P.; LENZI, M.L. & JANSEN, A.M., 1984. Trypanosoma cruzi, vertebrate and invertebrate cycles in the same mammal host, the opossum Didelphis marsupialis. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 79: 513-515.
- DEZONNE, M.F.M.; SESTELO, M.R.F.; JURBERG, P. & DEANE, M.P., 1982. Observações preliminares do comportamento do gambá Didelphis marsupialis em cativeiro. IX Congresso Brasileiro de Zoologia, 252-253.
- DRICKAMER, L.C. & JESSEY, S.H., 1982. Animal behavior concepts Processes and methods. XVI + 510 pp. Willard Grant ed. Press Boston.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1972. Love and Hate. The natural history of Behavior patterns: 272 pp. Holt. Rinehart and Winston Inc. ed. N.Y.
- ESPÍNOLA, H.N., 1973. Aspectos do comportamento do Triatoma infestans (Klug, 1834) em condições de laboratório (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Tese de doutoramento, Universidade Federal de Minas Gerais, 68 páginas.
- ETGES, F.J. & FRICK, L.P., 1966. An experimental field study of chemoreception and response in Australorbis glabratus (Say) under reotactic conditions. Am. J. of Trop. Med. & Hyg., 15, 434-438.
- FAUST, E.C. & HOFFMAN, W.A., 1934. Studies on schistosomiasis mansoni in Puerto Rico. III. Biological studies: 1. The extra-mammalian phases of the life cycle. Puerto Rico J. Publ. Hlth. Trop. Med., 10: 1-40.
- GILLERT, J.D., 1985. The behaviour of Homo sapiens, the forgotten factor in the transmission of Tropical diseases. Trans. Royal Soc. Med. Hyg., 79: 12-20.
- GIOVANNOLA, S., 1936. Some observations on the emission of cercariae of Schistosoma mansoni (Trematoda-schistosomidae) from Australorbis glabratus. Proc. helminth. Soc. Wash., 3: 60-61.
- HAAS, H., 1968. The human animal. The mystery of man's behavior. 246pp Hodder and Stoughton ed. London.
- HALE, E.B., 1969. Domestication and the evolution of behaviour: 22-43, In The Behaviour of domestic Animals. Hafez E.S.E. ed. XII + 647pp. Bailliere Tindal & Cassel ed. London.
- HOSTETTMAN, K., 1984. On the use of plants and plant-derived compounds for the control of schistosomiasis. Naturwissenschaften 71: 247-251.
- JURBERG, P.; PIERI, O.S. & RAYMUNDO, J.S., 1980. Comportamento de penetração em buracos e sobrevivência sob o solo como meio de proteção de Biomphalaria glabrata (Say, 1818). Suplemento de Ci. e Cult. 31(7): 799.

- JURBERG, P.; GATTI, M.J.; SOARES, M.S. & BARBOSA, J.V., 1982. Comportamento e condições de sobrevivência de Biomphalaria glabrata submetidos a imersão prolongada. Ci. e Cult. Resumos 34(7): 802.
- JURBERG, P. 1985. A importância do estudo do comportamento animal no Brasil. Ci. e Cult., 37(1): 988-990.
- JURBERG, P.; BARBOSA, J.V. & ROTENBERG, L., 1986. Role of Behavior in the survival of the snail Biomphalaria glabrata (Say), the intermediate host of schistosomiasis in bioassays using Phytolacca dodecandra. Standardization of a technique. Enviado a Transactions R. Soc. Trop. Med. Hyg.
- JURBERG, P.; CABRAL-NETO, J.B. & SCHALL, V.T., 1985. Molluscicide activity of Avelós Plant Euphorbia tirucalli on Biomphalaria glabrata the mollusc vector of schistosomiasis. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 80(4): 441-450.
- JURBERG, P.; SCHALL, V.T.; BARBOSA, J.V.; GATTIO, M.J. & SOARES, M.S. 1986a. A study of the behavior of Biomphalaria glabrata the host snail of schistosomiasis. Enviado a Mem. Inst. Oswaldo Cruz.
- JURBERG, P.; SOARES, M.S.; MASCITELLI, A.C. & BARBOSA, J.V., 1986b. Study of the survival, biological activities and behavior of Biomphalaria glabrata the host snail of schistosomiasis submitted to increased hydrostatic pressure: a technique. Enviado a Mem. Oswaldo Cruz.
- KLOOS, H. & McCULLOUGH, F.S., 1982. Plant molluscicides. Plan ta Médica, 46: 195-209.
- KLOPFER, P.K. & HAILMAN, J.P., 1967. An introduction to Animal behavior Ethology's first century. XII + 296pp. Prentice Hall Inc. ed: New Jersey.
- KNIPLING, E.F., 1955. Possibilities of insect control or eradication through of sexual sterile males. J. Econ. Entomol. 48: 459-462.
- LENT, H. & WIGODZISKY, P., 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, reduviidae, Triatominae) and their significance as vector of Chagas diseases. Bull. Am Mus. Nat. Hist. N.Y., 163(3): 123-520.

- LIMA, M.M., 1985. Comportamento reprodutivo de Panstrongylus megistus (Burm, 1835) (Hemiptera Reduviidae) sob condições de laboratório. Tese de Mestrado em Biologia Parasitária. Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil, 106pp.
- LIMA, M.M.; JURBERG, P. & ALMEIDA, J.R., 1986a. Behavior of triatomines of Chagas' disease. I. Courtship and mating behavior of Panstrongylus megistus (Burm., 1835) in the laboratory. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 80(1): (in press)
- LIMA, M.M.; JURBERG, P. & ALMEIDA, J.R., 1986b. Comportamento de triatomíneos vetores da doença de Chagas. II. Influência da alimentação, luminosidade e horário sobre a cópula de casais virgens de Panstrongylus megistus (Burm., 1835) (Hemiptera; Reduviidae), sob condições de laboratório. Enviado a Mem. Inst. Oswaldo Cruz.
- LIMA, M.M.; JURBERG, P. & ALMEIDA, J.R., 1986c. Comportamento de triatomíneos vetores da doença de Chagas. III. Taxa de ovipostura e duração do período imaginal de casais e de fêmeas virgens de Panstrongylus megistus (Burm., 1835) que não se alimentaram após a última ecdise. Enviado a Mem. Inst. Oswaldo Cruz.
- LIMA, M.M.; JURBERG, P. & ALMEIDA, J.R., 1986d. Comportamento de triatomíneos vetores da doença de Chagas. IV. Influência do acasalamento na fecundidade e fertilidade dos ovos de Panstrongylus megistus (Burm., 1835), sob condições de laboratório. Enviado a Mem. Instituto Oswaldo Cruz.
- LUTTERMOSER, G.W., 1955. Studies on the chemotherapy of experimental schistosomiasis. III. Harvest of Schistosoma mansoni cercarias by forced nocturnal emergence from Australorbis glabratus. J. Parasitol., 41: 201-208.
- LUTTERMOSER, G.W. & CASTELLANOS, J.V., 1945. Observaciones sobre la propagación y destrucción del caracol Australorbis glabratus (Say, 1818) vector de Schistosoma mansoni (Bilharzia) en el valle D.F. Rev. San. Y Asis. Soc. 10: / 109-148.
- MAC CORD, J.R.; JURBERG, P. & RAYMUNDO, J.S., 1983. Técnica para observação do comportamento de Triatoma infestans

- (Klug, 1834) em uma casa de pau-a-pique. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 78 (2): 153-163.
- MAC CORD, J.R.; JURBERG, P. & LIMA, M.M., 1983. Marcação individual de triatomíneos para estudos comportamentais e ecológicos. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 78(4): 473-476.
- MOYA BORJA, G.E. & BORKOVEK, A.B., 1981. Sexual sterility of Dermatobia hominis (Linnaeus) induced by chemosterilants. Rev. Bras. Biol., 41(1): 51-56.
- MOTTA, M.F.D.; CARREIRA, J.C.A. & FRANCO, A.M., 1983. A note on reproduction of Didelphis marsupialis in captivity. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 78(4): 502-509.
- NEVES, D.P. & PAULINI, E., 1981. Atração sexual em Panstrongylus megistus e Triatoma infestans (Hemiptera Reduviidae) por feromônio. Revta. Bras. Entomol. 25(4): 301-306.
- NOJIMA, H.; ATSUO, J. & MATSUNGA, K., 1981. The emergence of schistosome cercariae from the snails 3 Combined effect of light and temperature on the emergence of Schistosoma mansoni and S. hamaetobium cercariae. Japan J. Parasitol. 30(5): 405-415.
- PARAENSE, W.L., 1957. Apertural lamellae in Australorbis glabratus Proc. Malacol. Soc. London, 32(4): 175-179.
- PARAENSE, W.L., 1972. Fauna planorbídica do Brasil. In LACAZ, C.S. et al., ed. Introdução à Geografia Médica do Brasil. Eds. Blucher e Universidade de São Paulo, pp. 213-239.
- PARAENSE, W.L.; PEREIRA, O. & PINTO, D.B., 1955. Um aspecto da ecologia do Australorbis glabratus que favorece a rein-festação dos criadouros. Rev. Ser. Esp. Saúde Publ. 7(2): 573-581.
- PAULINI, E., 1963. Field observations on the upstream migration of Australorbis glabratus. Bull. Wld. Hlth. Org., 29: 838-841.
- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. & DIAS, G., 1955. Experiências de laboratório sobre a possibilidade de os planorbídeos viverem dentro da lama ou nela se enterrarem na ocasião do tratamento com planorbicidas. Rev. Bras. Malariol. D. Trop., 7(3): 375-383.
- PIERI, O.S.; JURBERG, P. & RAYMUNDO, J.S., 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos: I. Uma técnica de observação e registro comportamental por cinematografia. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 75(1-2): 57-63.
- PIERI, O.S.; RAYMUNDO, J.S. & JURBERG, P., 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos. II. Enterramento de Biomphalaria glabrata (Say, 1818) como meio de proteção contra dessecação. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 75(1-2): 83-88.
- PIERI, O.S. & JURBERG, P., 1981a Aspectos etológicos na sobrevivência dos caramujos vetores da schistosomose ao tratamento com moluscicida. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 76(1): 47-55.
- PIERI, O.S. & JURBERG, P., 1981b. Comportamento de Biomphalaria glabrata (Say, 1818) como critério de toxicidade em ensaios biológicos com moluscicidas. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 76(2): 147-160.
- PIMENTEL D.; WHITE, P.C. & IDELFONSO, V., 1957. Vagility of Australorbis glabratus intermediate host of Schistosoma mansoni In Puerto Rico. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 6: 576-586.
- PIMENTEL-SOUZA, F.; SCHALL, V.T.; LAUTNER, R.; BARBOSA, N.D. C.; SCHETTINO, M. & FERNANDES, N., 1984. Behavior of Biomphalaria glabrata (Gastropoda: Pulmonata) under different lighting conditions. Canadian Journal of Zoology, 62: 2328-2334.
- RACHOU, R., 1958. Algumas manifestações de resistência de comportamento de insetos aos inseticidas no Brasil. Rev. Brasil. de Malariol. D. Trop., 10(3): 277-290.
- RICHARDSON, R.M.; ELLISON, J.R. & AVERHOFF, W.W., 1982. Anticidal control of screwworms in North America. Science, 215: 361-370.
- ROTENBERG, L.; JURBERG, P. & PIERI, O.S. 1986. Relationship between lighting conditions and behavior of the freshwater snail Biomphalaria glabrata (Say), intermediate host of schistosomiasis. Enviado à Hydrobiologia.

- SCHALL, V.T.; JURBERG, P. & VASCONCELLOS, M.C., 1985a. Orientation to light of juvenile and adult forms of melanic and albino populations of Biomphalaria glabrata (Say, 1818). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 80(1): 101-111.
- SCHALL, V.T.; JURBERG, P. & VASCONCELLOS, M.C., 1985. Behavioral responses to light by the snail Biomphalaria tenagophila (Orbigny, 1835). Enviado à Rev. Bras. de Biologia.
- SCHALL, V.T.; JURBERG, P. & ROZEMBERG, B., 1985. Orientation of the snail Biomphalaria straminea (Dunker, 1848) in response to light in a situation of selection. Enviado à Mem Inst. Oswaldo Cruz.
- SCORZA, J.V.; SILVA, J.; GONZALEZ, L. & MACHADO, R., 1961. Stream velocity as a gradient in Australorbis glabratus (Say, 1818). Ztschr. Tropenmed. & Parasit., 12: 191-196.
- SCHOFIELD, E.J., 1979. The behaviour of Triatominae (Hemiptera: Reuviidae): a review, Bull. Ent. Res., 69: 363-379.
- SCHOFIELD, D.C.J. & MOREMAN, K., 1976. Apparent absence of a sex attractant in adult Triatoma infestans (Klug), vector of Chagas diseases. Trans. R. Soc. Trop., Med. Hyg., 70 (2): 165-166.
- VALLE, C.M.; PELEGRINO, J. & ALVARENGA, N., 1973. Rhythmic emergence of Schistosoma mansoni cercariae from Biomphalaria glabrata influence of the temperature. Rev. Inst. Med Trop. São Paulo, 15: 195-201.
- WEATHERSTON, J. & PERCY, J., 1977. Sex pheromones of moths. Endeavour New Series 1(2): 83-87.
- WIESINGER, D., 1956. Die Bedeutung der Umweltfaktoren für den Saugakt von Triatoma infestans. Acta Trop. 13(2): 98.
- T.D.R., 1985. Tropical disease research. Seventh Programme Research UNP/WORLD/BANK/WHO ed. Geneva.
- THORPE, W.H., 1982. Breve Historia de la Etologia. 213 pp. Alianza Editorial S.A. Madrid.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1965. Molluscicide screening and evaluation. Bull. W.H.O., 33(4): 567-581.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1983a. The role molluscicides in schistosomiasis control. W.H.O.3vbc383.879. W.H.O./Schisto/83.73.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1983b. Report of the scientific working group on plant molluscicides. TOR/SCH-SWG (4) /83.3.
- ZELEDÓN, R.; GUARDIA, V.M.; ZUNIGA, A. & SWARTZWELDER, J.C., 1970a. Biology and ethology of Triatoma dimidiata (Latreille, 1811). I Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation and size of adults. J. Med. Entomol., 7(3): 313-319.
- ZELEDÓN, R.; GUARDIA, V.M.; ZUNIGA, A. & SWARTZWELDER, J.E., 1970b. Biology and ethology of Triatoma dimidiata (Latreille, 1811). II. Life span of adult and the fecundity and fertility of females. J. Med. entomol., 7(4): 462-469.

COMPORTAMENTOS DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE EVOCADOS PE LA ELEVAÇÃO TÉRMICA

Constance Lenneberg Hoshino, Gilson Luiz Volpato &
Katsumasa Hoshino *

A variação térmica é um dos problemas enfrentados pelos poiquilotermos aquáticos apesar do alto coeficiente calorífico da água impedir flutuações térmicas de grande magnitude como no ambiente terrestre. Kinne (1971) afirma que a temperatura, juntamente com a salinidade, são geralmente considerados como sendo os fatores ambientais que mais limitam a distribuição dos invertebrados em ecossistemas aquáticos. O fenômeno da aclimação térmica, a existência de termocetores e diferentes comportamentos de termorregulação mostram que as variações de temperatura ambiental sempre estiveram presentes e contribuíram também para condicionar a evolução filogenética das espécies aquáticas.

Embora a investigação dos efeitos das variações térmicas sobre alguns parâmetros fisiológicos de crustáceos tenha sido encetada, são raros os estudos que versam a respeito dos comportamentos de natureza termorreguladora. A importância de estudos dessa natureza fica patente frente ao recente interesse pela criação de decápodes para fins comerciais. O controle térmico em ambientes de criação é inviável pelo seu alto custo e o conhecimento dos limites térmicos, bem como, dos mecanismos de adaptação das espécies de interesse econômico, frente à variação térmica, se tornam fundamentais. Em vista desse fato, o presente projeto investigou os diferentes aspectos relacionados aos comportamentos induzidos pela elevação térmica no camarão de água doce Macrobrachium iheringi (Ortmann, 1897).

As primeiras evidências a respeito da temperatura como variável ambiental de importância no camarão de água doce foram obtidas a partir das observações que mostraram a ocorrência de torpor, por ocasião do inverno, facilitando a sua captura. Por outro lado, as coletas de verão indicaram que os locais de maior densidade de animais, nos diferentes pontos do rio, variavam em função da temperatura, indicando

haver uma seleção comportamental da temperatura ótima.

Avaliando-se inicialmente a temperatura do habitat dos camarões da espécie estudada, verificou-se que nos dias mais frios de inverno (1981) a temperatura do rio atingia um mínimo de 11°C quando a atmosférica se encontrava a 2,5°C negativos. O pico máximo observado nesse habitat foi de 24,5°C, no período da tarde (15-17 horas) dos dias quentes de verão (temperatura atmosférica de 29-31°C à sombra). A avaliação da temperatura mínima tolerada, em condições de laboratório, quando se reduz a temperatura de um grau centígrado a cada sete dias mostrou que a 9,8 e 7°C ocorrem, respectivamente, 30, 60 e 100% de mortes. Estas temperaturas letais, frente à mínima observada no habitat, indica que esta espécie raramente experimenta temperaturas letais baixas por longos períodos. Avaliando-se a temperatura máxima tolerada pela espécie, observou-se que o limite está ao redor de 22°C e que o tempo de sobrevivência em ambientes com temperaturas mais elevadas decresce proporcionalmente, até 34°C, quando morrem em menos de 15 minutos. A figura 1 ilustra os dados obtidos.

A existência de respostas comportamentais adaptativas à elevação térmica no camarão foi determinada aquecendo-se os aquários à razão de 1°C a cada cinco minutos. Observou-se que o aquecimento induz invariavelmente um aumento da atividade locomotora ambulatória, com exploração tátil bastante frequente. Este aumento se inicia por volta de 25°C e se intensifica progressivamente. Dois animais, dentre os dez estudados, apresentaram o comportamento de sair parcialmente fora da água quando a temperatura atingiu 28-30°C. Este comportamento se manteve por cerca de 15 minutos e se caracterizou por exposição do cefalo-torax fora da água e imobilidade relativa. O incremento subsequente da temperatura induz inco ordenação motora que leva à perda da postura normal da espécie. A perda da postura pode ser precedida por um surto de propulsão retrógrada (flippers). Por essa ocasião, os animais emitem uma movimentação bilateral alternada dos quelípedes, agitando a água próxima da região bucal com as quelas. Por volta dos 34°C os animais cessam praticamente toda movimentação e morrem cruzando os quelípedes em semi-extensão.

* Departamento de Fisiologia IBBMA - UNESP - Botucatu - SP

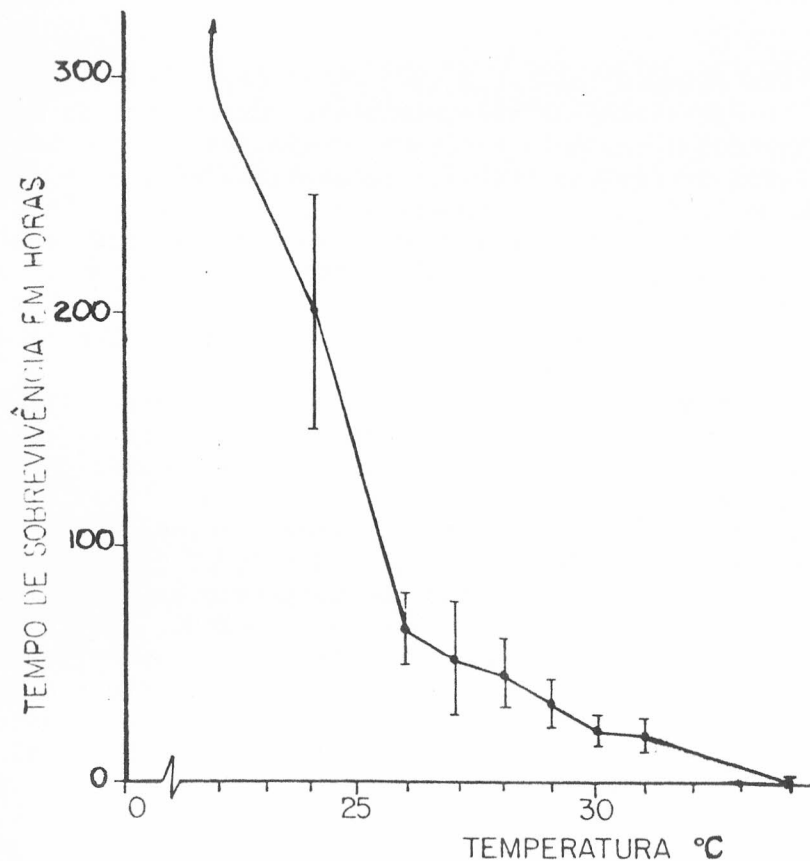


Figura 1 - TEMPO DE SOBREVIVÊNCIA DOS CAMARÕES DE ÁGUA DOCE Macrobrachium iheringi A TEMPERATURAS SUPERIORES A 22°C. Média e erro padrão da média obtido em quatro animais por ponto.

A demonstração de que o aumento da atividade locomotora representa uma procura de ambiente térmico favorável foi feita em um aquário de cimento-amianto, medindo 205 x 32 x 11 cm de altura, dividido ao meio por uma placa de isopor com abertura de 2,5 x 2,5 cm para comunicação entre os dois compartimentos. Um grupo de nove camarões mantidos por 24 horas em um dos compartimentos, a 22°C, foi submetido à elevação térmica de 29°C. A passagem para o segundo compartimento, mantido a 22°C, foi aberta e o tempo de deslocamento para esse lado do aquário e o número de retornos ao compartimento original foram computados num período de 10 minutos. Basea-

dos na observação prévia de que os camarões exploram um novo ambiente, os mesmos parâmetros foram computados em 10 camarões colocados no mesmo aquário, com os dois compartimentos mantidos à temperatura de 22°C. Os resultados são mostrados na figura 2.

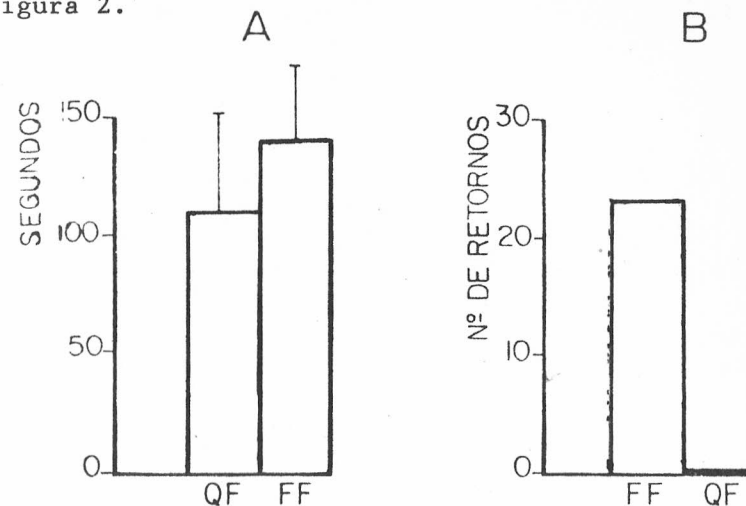


Figura 2 - TEMPO DE TRANSPOSIÇÃO (A) E FREQUÊNCIA DE TRANSPOSIÇÃO (B) DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE M. iheringi A UM SEGUNDO COMPARTIMENTO. QF: grupo de nove animais habituados por 24 horas (22°C) no compartimento de origem e submetido ao aquecimento (29°C) FF: grupo de 10 animais recém colocados em um dos compartimentos (22°). O segundo compartimento foi mantido sempre a 22°C. Dados médios e erros padrão.

A equivalência entre as latências para entrada no segundo compartimento indica que a atividade locomotora induzida pela elevação térmica é de natureza exploratória, portanto, não errática, devido a um aumento generalizado do metabolismo. Por outro lado, a ausência de retornos ao compartimento aquecido indica claramente que o comportamento exploratório induzido está relacionado à procura de ambiente térmico mais favorável.

O comportamento sair parcialmente fora da água sugere, à primeira vista, ter função de esfriar o corpo, uma vez que a temperatura atmosférica é mais baixa que a do aquá-

rio; entretanto, é necessário considerar que a elevação térmica acarreta redução do oxigênio dissolvido na água. Para se testar a falta de oxigênio como fator responsável por esse comportamento 10 camarões foram mantidos em aquário com 5 litros de água e pedras de basalto parcialmente submersas, sem aeração e a temperatura constante (22°C). Observou-se que a atividade locomotora dos animais se intensifica após a segunda hora de observação e, nas horas subsequentes, viu-se que ocorre um aumento do número de animais que emite comportamento de sair parcialmente fora da água, demonstrando que o fator indutor é a carência de oxigênio.

A saída parcial dos animais fora da água em condições de carência de oxigênio indica que este comportamento é mais adaptativo do que permanecer dentro do ambiente aquático. De fato, isto é confirmado pela observação de que o tempo de sobrevivência dos animais mantidos dentro de ambiente aquático, porém, sem possibilidade de aeração, é de aproximadamente 58 minutos (dados para um volume inicial de água de 20 mililitros e animais de 18 a 22 mm de céfalo-torax), enquanto, camarões de tamanho equivalente mantidos fora da água, à mesma temperatura, sobrevivem de 180 a 300 minutos quando mantidos sobre areia úmida e 120 a 150 minutos quando em substrato completamente seco.

O maior tempo de sobrevivência fora da água traz à tona a questão do mecanismo de captação de oxigênio nesta condição. O estudo de animais com eletrodos implantados para o registro eletrográfico dos movimentos dos escafognatitos mostra que os animais aumentam significativamente a frequência e amplitude dos batimentos desse apêndice, levando a um turbilhonamento da água retida na câmara branquial e garantindo a oxigenação. A figura 3 mostra um desses registros.

A técnica de registro dos movimentos dos escafognatitos permitiu demonstrar que as variações térmicas induzem modificações da amplitude e frequência de ventilação branquial, inclusive sua desorganização nas temperaturas limites, indicando que a variação térmica está diretamente associada ao problema da variação da concentração do oxigênio (Figura 4).

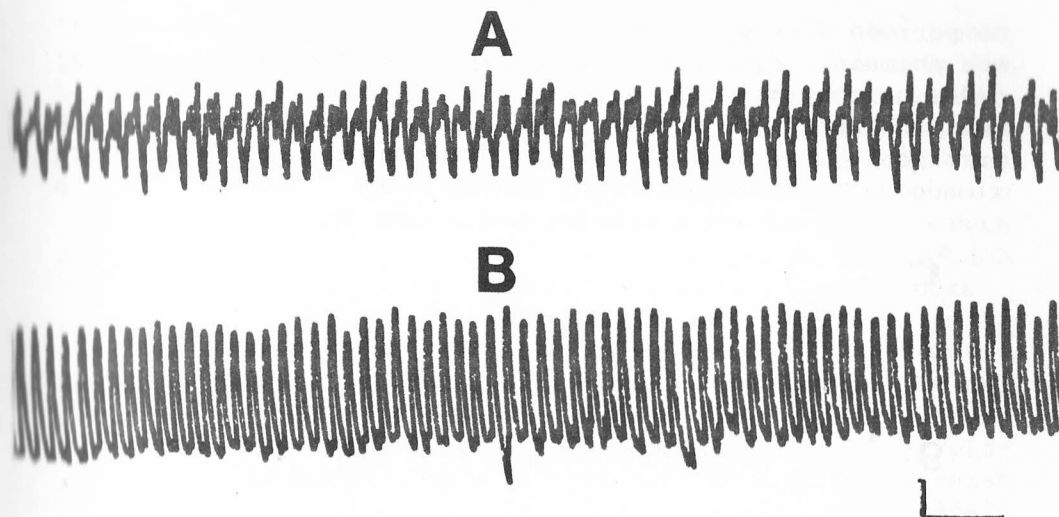


Figura 3 - BATIMENTOS DOS ESCAFOGNATITOS DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE FORA DA ÁGUA. A: controle dentro da água; B: 17 minutos após retirado da água (22°C em ambas as condições). Calibração: 1 segundo e 50 microvolts.

Uma vez que os camarões postos fora da água se locomovem e perfazem percursos superiores a 6 metros, com velocidades que podem atingir 15 mm/s, pensou-se que a resposta sair parcialmente fora da água, no aquário aquecido, fosse parte de uma resposta global de procura de ambiente mais favorável através da migração terrestre, impossível de ser completada devido às características do aquário. Para se testar a hipótese, determinou-se, em primeiro lugar, se os animais utilizam a migração terrestre espontaneamente. O aquário de cimento-amianto usado anteriormente (205 x 32 x 11 cm de altura) foi dividido ao meio por uma barreira de areia, com inclinação de 40 graus de modo que a passagem de um compartimento a outro exigisse locomoção terrestre de, no mínimo, 15 cm. Um grupo de 10 camarões foi deixado em um dos compartimentos e a passagem para o outro compartimento inspecionada por oito dias consecutivos. Os animais encontrados no segundo compartimento foram marcados colocando-se discos plásticos numerados na parte dorsal da carapaça. Ao todo, seis animais foram marcados, sendo que dois efetuaram a transposição

no período diurno enquanto os demais no noturno. Esses mesmos animais, com experiência prévia de transposição, recolocados no compartimento de origem foram submetidos ao aquecimento de 29°C por duas horas e a passagem para o segundo compartimento observado. Embora diversos animais tenham se aproximado da barreira de areia, nenhum deles concretizou a transposição ao outro compartimento mantido a 22°C.

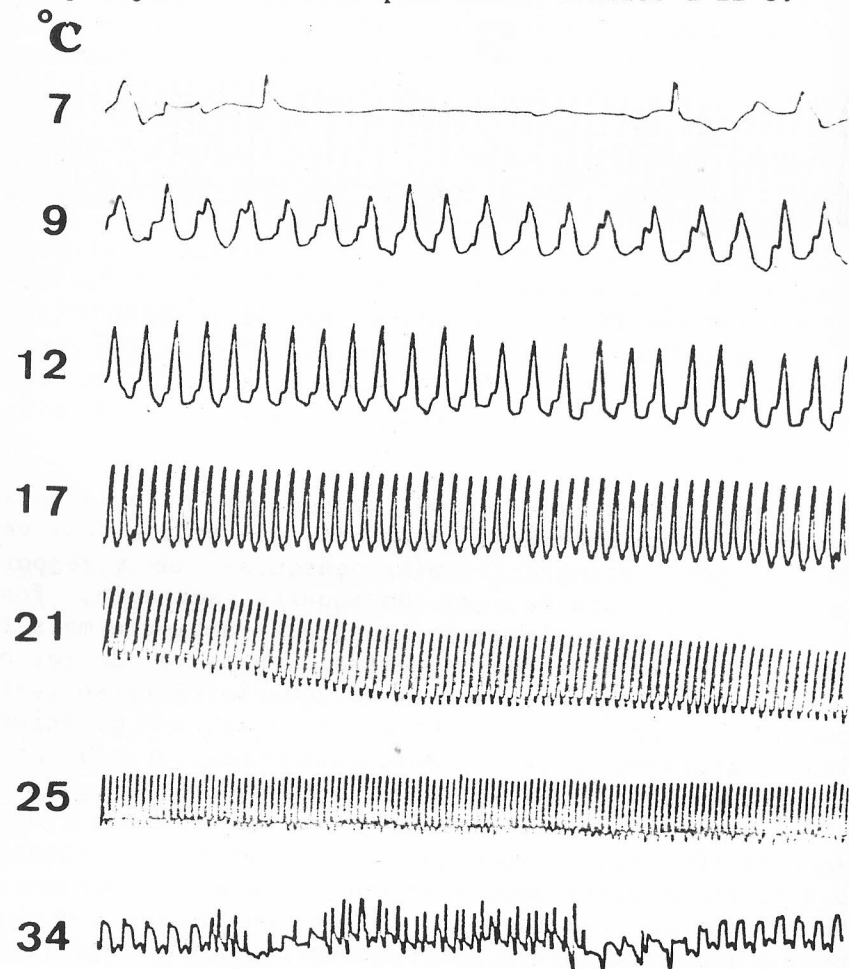


Figura 4 - BATIMENTOS DOS ESCAFOGNATITOS DO CAMARÃO DE ÁGUA DOCE A DIFERENTES TEMPERATURAS. Note-se a desorganização da ventilação branquial a 7 e 34°C. Calibração: 3 segundos e 50 microvolts.

O outro padrão comportamental observado por ocasião da elevação térmica brusca foi a agitação alternada dos quelípodés na região bucal. Os estudos do consumo de oxigênio indicaram que tal comportamento é emitido invariavelmente quando a concentração dos níveis de oxigênio decai a 30% dos valores iniciais.

Observações adicionais indicaram que a ligadura dos pedúnculos oculares reduz o tempo de sobrevivência dos camarões fora da água. No sétimo dia após a ligadura esse parâmetro se iguala ao dos controles. Estes dados indicam indiretamente a possibilidade dos neurohormônios do pedúnculo ocular estarem envolvidos nas respostas à deficiência de oxigênio que a elevação térmica acarreta e que, possivelmente, outros locais do sistema nervoso reassumem a função secretora desses neurohormônios, como demonstrado para a secreção neurodepressora do *Procamburus clarkii* (Peralta, 1978).

Os dados encontrados na presente investigação permitem concluir que as variações térmicas além da faixa de 10 a 22°C trazem problemas de sobrevivência aos camarões de água doce *Macrobrachium iheringi*. Adicionalmente, pode-se concluir que um dos problemas advindos da elevação térmica é a redução dos níveis de oxigênio da água. Frente a esse problema os animais apresentam primeiramente uma atividade exploratória e migração para ambientes mais favoráveis. A saída parcial fora da água em alguns animais é mecanismo adaptativo porém de eficácia temporária.

O limite térmico superior determinado para o *M. iheringi* é bastante semelhante ao observado por Rodrigues e Hebling (1978) na *Aegla perobae*, encontrado na região, que não resiste a temperaturas de 22°C no laboratório. O limite térmico inferior observado, por volta de 10°C, concorda com as observações de Favaretto (1976) que cita ser o *M. iheringi* espécie mesófila obrigatória (sobrevive na faixa de 10 a 45°C). Embora seja fato conhecido a morte por desnaturação proteica em muitos animais aquáticos a temperaturas limites superiores bem mais baixas do que as determinadas no coração estudado (Prosser, 1968), tal mecanismo como fator limitante da sobrevivência do *M. iheringi*, a temperaturas acima de 22°C, parece ser pouco provável. Uma vez que nos poiquilótermos o metabolismo se eleva em função do incremento de temperatura, promovendo maior demanda de oxigênio, e, este gás se reduz

na água à medida que o calor aumenta, é mais plausível admitir-se que o fator limitante de maior importância é a hipoxia. Os dados de Warren (1971) demonstrando que a água doce a 10°C contém 11,33 mg/litro de oxigênio, 9,17 mg/l a 20°C e 7,63 mg/l a 30°C, juntamente com a nossa observação de que a amplitude e frequência de ventilação branquial aumenta com a elevação térmica, acabando por se desorganizar a 34°C, fundamentam a conclusão.

A sobrevivência temporária dos camarões em temperaturas acima do limite superior indica ser uma propriedade adaptativa de importância frente à observação de que seu habitat atinge, por períodos curtos de tempo, 24,5°C no verão. Tal propriedade indica ser um mecanismo de segurança à sobrevivência e o fato do tempo de tolerância reduzir-se progressivamente com o incremento térmico parece fazer frente às características das flutuações térmicas do habitat, onde, temperaturas próximas ao limite superior são relativamente de maior duração e com maior probabilidade de ocorrência.

A procura do ambiente térmico mais favorável é propriedade largamente difundida no reino animal e, sua constatação no camarão de água doce, indica ser a elevação térmica acima dos limites de tolerância uma condição aversiva ao animal.

A saída parcial fora da água não é comportamento emitido por todos os animais estudados e isto leva a supor que ela seja descoberta individual no processo de exploração para a procura de condições mais favoráveis. A permanência na linha d'água parece ser reforçada por dois fatores: a garantia da renovação de água na câmara branquial e o próprio esfriamento. A obtenção de oxigênio através do turbilhamento da água na câmara branquial se torna mais fácil devido ao aumento do coeficiente de solubilidade que o esfriamento produz e o esfriamento facilitaria, também, o grau de dissociação do oxigênio de seus pigmentos carreadores aumentando a sua disponibilidade aos tecidos corporais, de acordo com as observações de Wolvekamp e Waterman (1960).

A modificação da amplitude e frequência da ventilação branquial em função da temperatura, com a consequente variação dos níveis de oxigênio, indica que o M. iheringi é espécie oxigênio-reguladora, como os demais crustáceos (Meglitsch, 1972). A capacidade desses animais sobreviverem tempo-

variamente fora da água é conhecida e o mecanismo de captação de oxigênio pelo turbilhamento da água retida na câmara branquial já foi descrita em alguns crustáceos de hábitos anfíbios (Meglitsch, 1972). A migração terrestre já foi constatada no M. australianus (Lee e Fielder, 1979) e no M. iheringi foi demonstrado ocorrer como mecanismo de defesa antipredatória ao canibalismo e, ainda, ligada ao problema da hierarquia de dominância (Volpato e Hoshino, 1981; Volpato, 1981).

Os movimentos alternados dos quelípodés induzidos tanto pela elevação térmica, como pela deficiência de oxigênio, ao que tudo indica, parecem ser resultantes do recrutamento reflexo desses apêndices devido à intensa atividade dos escafognatitos. A origem dos escafognatitos como modificações dos apêndices corporais sustenta essa suposição. Assim, os movimentos alternados dos quelípodés podem ser interpretados como sendo manifestações motôras adicionais que provavelmente ajudam a aumentar a eficiência da ventilação branquial.

Silverthorn (1973, 1975) demonstrou a possibilidade de existência de neurosecreções do pedúnculo ocular de crustáceos que regulam a respiração. A observação de que a ligadura dos pedúnculos oculares no M. iheringi afeta o tempo de sobrevivência fora da água abre uma nova linha de investigação.

Visto que as respostas emitidas pelo camarão de água doce frente à elevação térmica estão relacionados à solução do problema do oxigênio, como consideração final, cabe colocar a questão a respeito da existência de comportamentos de natureza termorregulatória nesses animais. É possível supor-se que as variações térmicas que ocorrem no habitat desses animais não representem, por si só, problemas de sobrevivência. Assim, os animais não necessitariam de comportamentos de natureza termorregulatória, desde que possuam mecanismos para a solução da falta de oxigênio, secundariamente associado à elevação térmica. Por outro lado, é igualmente possível supor-se que ao longo de toda a evolução dos animais aquáticos as elevações de temperatura sempre estiverem associadas às reduções de oxigênio, levando à aquisição de respostas com funções adaptativas indissociáveis (termorregulação e regulação de oxigênio).

BIBLIOGRAFIA

- Favaretto, L. Caracterização ecológica do Ribeirão Pinheirinho (Torrinha, Estado de São Paulo). Rev. Brasil. Biol., 32: 329-340, 1976.
- Kinne, O. Salinity: invertebrates. In: Kinne, O. (ed.) Marine Ecology. Vol. I, part 2. Wiley-Interscience, New York, pp. 821-995, 1971.
- Lee, C.L. & Fielder, D.R. A mass migration of the freshwater prawn, Macrobrachium australiensis Holthuis, 1950 (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana, 37: 219-222, 1979.
- Meglitsch, P.A. Invertebrate Zoology. Oxford Univ. Press, New York, 602 p., 1972.
- Peralta, C.C. Estudo dos sítios de síntese de um neurohormônio que deprime as funções do sistema nervoso em invertebrados. Tese. Univ. Estadual Paulista, Araçatuba, 120p., 1978.
- Prosser, C.L. Temperature. In: Prosser, C.L. & Brown, F.A. Jr. (eds.) Fisiologia comparada. Ed. Interamericana, Mexico, p. 256-361, 1968.
- Rodrigues, W. & Hebling, N. Estudos biológicos em Aegla perobae Hebling & Rodrigues, 1977 (Decapoda, Anomura). Rev. Brasil. Biol., 38: 383-397, 1978.
- Silverthorn, S.U. Respiration in eyestalkless Uca (Crustacea: Decapoda) acclimated to two temperatures. Comp. Biochem. Physiol., 45A: 417-420, 1973.
- Silverthorn, S.U. Hormonal involvement in thermal acclimation in the fiddler crab Uca pugilator (Bosc) - I. Effect of eyestalk extracts on whole animal respiration. Comp. Biochem. Physiol., 50A: 281-283, 1975.
- Volpato, G.L. Mecanismos de defesa anti-predatória ao canibalismo no camarão de água doce Macrobrachium iheringi (Ortmann, 1897). Tese. Univ. Estadual Paulista, Rio Claro, 112p., 1981.
- Volpato, G. & Hoshino, K. Mecanismos de adaptação anti-predatória do camarão de água doce Macrobrachium iheringi (Ort

mann, 1897), ao canibalismo. Resumos VIII Congresso Brasil. Zool., Brasília, p. 180-181, 1981.

- Warren, C.E. Biology and Water Pollution Control. W.B. Saunders, Philadelphia, 434 p., 1971.
- Wolvekamp, H.P. & Waterman, T.H. Respiration. In: Waterman, T.H. (ed.) The Physiology of Crustacea. Vol. I. Academic Press, New York, p. 35-100, 1960.

COMPORTAMENTO ALIMENTAR EM MOSCAS

* Neuza Maria Cocareli

Em épocas passadas, pouco se sabia a respeito do comportamento alimentar de insetos, principalmente porque dentro da Biologia por muito tempo, esteve segregado o conhecimento das plantas e animais, e não encorajou o estudo da interdependência entre estes maiores grupos viventes. Há cerca de 30 anos, os limites entre Zoologia e Botânica tornaram-se menos rígidos e os entomologistas e fisiologistas de plantas tiveram a oportunidade de informar a regulação mútua do crescimento e desenvolvimento dos insetos e plantas do qual se alimentam.

Tem sido visto, que as plantas, fornecem material alimentar para a grande maioria das espécies de insetos. As folhas verdes, sem dúvida, constituem uma das principais partes do material alimentar vegetal e, na maioria das vezes, o único alimento. Com isso, há certos casos, em que as plantas são destruídas por insetos; gafanhotos causam danos dramáticos e também perdas devidas aos afídeos podem ser totais. Entretanto se verificarmos em que extensão os maiores grupos de invertebrados terrestres alimentam-se de plantas com sementes, constataremos que somente nove das 29 ordens de insetos, usam predominantemente essa fonte alimentar, apesar da grande quantidade de plantas verdes (Southwood, 1972, in Edwards & Wratten, 1980). De fato, alimentar-se de outros animais é uma estratégia de vida mais comum que o uso das plantas verdes como alimento. Isso sugere que há problemas associados com o uso das plantas para a alimentação.

Admite-se, usualmente, que os primeiros insetos, cujos registros fósseis mais antigos começaram na metade da era carbonífera, não eram comedores de plantas, mas sim saprófagos, e que a capacidade de lidar com os problemas maiores de alimentar-se de plantas verdes evoluiu mais tarde. Não está claro se esses problemas incluíram como premissa a necessidade de superar a toxidez das substâncias secundárias, embora seja amplamente aceito que essas substâncias evoluíram como uma defesa contra o ataque de insetos. Entretanto, antes que os primeiros insetos comessem a explorar plantas verdes, as substâncias químicas que os auxiliaram a detectar

* Depto. de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, 14049 - Ribeirão Preto - SP.

os seus alimentos vegetais em decomposição eram provavelmente metabólitos primários como dióxido de carbono, compostos na base de amoníacos, alcóois e ácidos. Essas substâncias químicas são geralmente relacionadas com a respiração, fermentação e quebra química associada à decomposição da matéria orgânica.

A mudança da saprofagia para a alimentação de plantas é um passo fundamental na evolução dos insetos e há muita discussão sobre como ocorreu.

A composição química da planta é de fundamental significância na sua aceitação ou rejeição como alimento pelos insetos. Isto tanto é verdade com respeito à seleção entre diferentes espécies de plantas (Hsiao & Frankel, 1968b; Nayar & Thorsteinson, 1963) como para a seleção das diferentes partes da planta (Ress, 1969, in Chapman, 1974).

Percebe-se que a maioria dos insetos fitófagos são mais ou menos seletivos na sua preferência alimentar. Podem se alimentar de somente uma espécie de planta (monofagia), de um grupo frequentemente confinado dentro de uma certa família de plantas (polifagia), mas eles nunca se alimentam de todas as plantas (Frankel, 1959).

Por muito tempo, permaneceu a dúvida se a seleção estaria governada por uma superioridade nutricional de uma planta, pela presença de atraentes, ou ausência de repelentes nas plantas, ou em outras palavras, se o comportamento alimentar é somente determinado pelos requerimentos nutricionais ou somente pela sua resposta à substâncias químicas hostis dentro da folha ou outros tecidos. Agora, geralmente, concordamos que tantos fatores nutricionais como agentes químicos direcionam os insetos às plantas. A capacidade dos insetos de responderem à diferentes concentrações de nutrientes pode ajudar na localização da parte mais adequada da planta. Como exemplo, temos o perfurador do milho europeu *Heliothis zea*, que seleciona as partes do milho mais ricas em sacarose. Muitas vezes, a presença de alguns nutrientes, pode mesmo anular a resistência à alimentação por insetos proporcionada à planta pelas substâncias secundárias. O balanço de nutrientes tais como aminoácidos e açúcares pode ser mais característico de um grupo de plantas e talvez possa dar informações mais precisas ao pastador. O afídeo da ervilha *Acyrtosiphon pisum*, tem um grupo relativamente pequeno de

espécies hospedeiras e mostra preferência por um pequeno espectro de combinações toleráveis de aminoácidos e sacarose; o afídeo da batata Macrosiphum euphorbiae é polífago e é tolerante a um espectro mais amplo de combinações de nutrientes (Cartier, 1968). A importância relativa à nutrientes, provavelmente varia de acordo com o grau de polifagia do inseto. Como as duas espécies de afídeos mencionadas acima diferem na sua tolerância à variação nas combinações de nutrientes, devemos esperar que também as substâncias secundárias sejam de importância diversa nos processos de seleção do hospedeiro. O duplo critério de seleção do hospedeiro, envolvendo do nutrientes e substâncias secundárias foi proposto por Kennedy e Booth (1951, in Edwards & Wratten, 1980) com referência particular aos afídeos. Essa teoria conhecida como "Discriminação Dupla", postula que, o balanço da intensidade da preferência de um inseto entre nutrientes e gosto (compostos secundários), está relacionado com a posição monofagia/polifagia. A explicação para isso, se baseia no fato de que as espécies monófagas são atraídas unicamente pelos compostos químicos secundários, uma vez que a planta da qual se alimentam, satisfaz suas necessidades, em termos nutricionais. Por outro lado nas espécies polífagas existe a necessidade de complementação nutricional e portanto são pouco influenciadas pelas substâncias secundárias. Entretanto, uma característica importante que se faz necessário abordar e que dificilmente se encontra na literatura, afim de nos fornecer subsídios à uma conclusão mais concreta quanto aos aspectos citados acima, é a fase de desenvolvimento em que se encontra o inseto. Zucoloto (n.p.), realizou experimento com larvas de C. capitata utilizando: 1) dietas artificiais completas que continham caseína como fonte proteica e sem sacarose; 2) dietas completas com sacarose mas sem proteína. Verificou que larvas com 2 dias escolhem a dieta contendo a fonte proteica à dieta que possui sacarose; e larvas com 6 dias escolhem as dietas contendo sacarose. Diante desses resultados podemos dizer que dependendo da fase em que o animal se encontra, a escolha prevalece perante à sua necessidade. Para larvas com 2 dias, o componente crítico para seu desenvolvimento é a proteína, sendo que o contrário se verifica para larvas de 6 dias, quando somente a fonte energética é necessária.

A conclusão de que insetos fitófagos eram original

mente polífagos foi baseada na observação de que a polifagia é mais amplamente distribuída nos grupos mais antigos. O desenvolvimento de alimentadores especializados pode ser visto de acordo com a teoria coevolutiva, como consequência da aquisição da defesa química pelas plantas, com a resultante proteção contra pastadores e dessa maneira o inseto seria capaz de sobrepujá-las.

Segundo Harbone (1977), a preferência de determinadas plantas para alimentação de uma população de insetos, presentes hoje, tem sido considerado dentro de um contexto evolucionário. A situação observada hoje tem sido produzida por forças evolucionárias que operaram no passado e a interação entre plantas e insetos predadores é uma dinâmica única e provavelmente objeto de uma contínua variação e mudança. Jones e Coaker (1978) chegaram à conclusão que, na época que os insetos estavam descobrindo as plantas verdes como alimento, estas já possuíam defesas baseadas em substâncias vegetais secundárias como necessidade anterior de proteção contra o ataque de fungos e bactérias. Mas tanto a planta como o inseto parecem ter vantagem. Ambos são participantes na interação embora se adaptem de diferentes maneiras às variadas condições.

Os requerimentos básicos para todos os insetos parecem ser muito semelhantes e principalmente com o dos animais superiores. Incluem os aminoácidos essenciais, a maioria das vitaminas do complexo B, um esteroide, minerais fisiologicamente importantes. Os requerimentos básicos dos insetos, concernem substâncias que ocorrem em todas as células vivas, incluindo sem dúvida aquela dos tecidos das plantas.

Na elaboração de uma dieta artificial, todos esses componentes entram em proporções adequadas, dependendo da espécie no momento estudada. No geral, esses nutrientes obedecem as proporções de uma dieta natural onde constam de 20% de proteína, 60% de carboidrato, 10% de óleos, 5% de sais e 5% de vitaminas relativo ao peso seco. Obviamente, não podemos nos esquecer da água que entra numa proporção de 84% uma vez que a porcentagem dos componentes sólidos de um alimento natural estão em torno de 16%.

A composição do alimento influencia de maneira decisiva no comportamento do inseto.

Teran (1977), nos experimentos do comportamento

alimentar e sua correlação com a reprodução das fêmeas de C. capitata, demonstrou pelas experiências realizadas que o comportamento destes animais com respeito a ingestão da substância orgânica nitrogenada durante 24 horas, varia segundo o número de óvulos que possuem em seus ovários. Esse comportamento não se mostra definido quando contém menos de 40 óvulos, mas quando as fêmeas possuem um número maior deles, o consumo desta substância diminui proporcionalmente à medida que sua quantidade aumenta.

Quanto ao comportamento das fêmeas com respeito à seleção de carboidratos se observou que sua avidez por estas substâncias está estreitamente relacionada com o número de óvulos completamente desenvolvidos que possuem, mas não depende exclusivamente dele. O volume total ingerido por cada indivíduo está em estreita relação com a quantidade de ovos que possui. Isto indica que o consumo é diretamente proporcional com o desgaste de energia necessário ao processo de oviposição.

Quellet e col. (1983) estudando o efeito de 14 açúcares (D-arabinose, L-arabinose, frutose, galactose, glicose, maltose, manose, melezitose, melebiose, rafinose, ramnose, sacarose, trehalose e xylose) em função do consumo, à diferentes concentrações nos IV e V estágios larval de Lambda fiscellaria fiscellaria verificou que o consumo variava com a concentração da solução do açúcar, com exceção de D-arabinose. Uma diminuição do consumo é paralela à uma diminuição da concentração das soluções de galactose e de xylose para o estágio IV e de sacarose e xylose para o 5º instar larval. De acordo com os dados da ingestão do alimento larvas do 4º instar preferem sacarose enquanto que larvas do 5º mostra uma resposta para a glicose à 0,02M.

Em nosso laboratório alguns experimentos de comportamento alimentar com C. capitata foram realizados. Vitiello (n.p.), testou a preferência pela ingestão de carboidratos em diferentes concentrações, para adultos desta espécie. Para cada grupo de carboidratos testados foram escolhidos, aleatoriamente, 20 casais de moscas distribuídas em 4 caixas de madeira, cobertas por vidro e medindo internamente: 8 cm de comprimento e largura por 3 cm de altura. Cada caixa, continha 5 fêmeas e 5 machos. Esta quantidade foi fixada na tentativa de eliminar algum problema de competição das moscas pe-

las dietas e ainda por não haver diferença no consumo de açúcar entre machos e fêmeas (Teran, 1978). Essas caixas continham em cada lateral, uma abertura de 1 cm de diâmetro onde foram colocados os comedouros (tubos de ensaio), contendo as dietas testadas. Todas as caixas foram mantidas em estufa com 27°C±1°C e umidade relativa em torno de 70%. Os carboidratos utilizados nos testes foram os monossacarídeos D(-) frutose e D(+) glicose e os dissacarídeos sacarose e maltose. As concentrações foram feitas com base na relação peso/volume. As concentrações correspondiam a 10%, 35% e 50%. Primeiramente as dietas foram testadas duas a duas possuindo a mesma concentração e, posteriormente, em concentrações diferentes. Os resultados estão sumarizados nas Tabelas I, II, III e IV.

Pelos dados da Tabela I, notamos que não existe diferença significativa na escolha dos carboidratos, quando a concentração é baixa, no caso 10%, e que os carboidratos mais ingeridos foram os monossacarídeos glicose e frutose. A 35%, observamos que sacarose é preferida e ingerida em maior quantidade que glicose e frutose, mas com maltose isso não acontece. Entre glicose e frutose não houve diferença significativa. À 35%, o carboidrato mais ingerido foi maltose. Para 50%, os animais tem uma preferência por sacarose quando testada contra glicose e frutose; entre sacarose e maltose não houve diferença significativa. Houve certa preferência pela maltose quando comparada com glicose, mas com frutose não é tão acentuada como a da concentração anterior. Entre frutose e glicose não houve diferença significativa. Os carboidratos mais ingeridos foram glicose e sacarose. Podemos também notar que a medida que aumentamos a concentração dos carboidratos de 10 para 35% a ingestão de todos os carboidratos aumentaram, mas de 35% para 50% aumentaram apenas sacarose, frutose e glicose. Apesar da pequena redução da ingestão da maltose a 50% não chegou a ser inferior a 10%. Pela apresentação dos dados ficou claro que à medida que quando aumentamos a concentração de sacarose, a ingestão também aumentou, principalmente quando se comparou esse carboidrato com glicose e frutose, mas de uma certa forma, esses dois últimos carboidratos foram também ingeridos em maior quantidade que nas duas concentrações anteriores.

Na análise das Tabelas II, III e IV, quando testa-

mos carboidratos de diferentes concentrações, verificamos que entre 10 e 35% e 10% e 50% as maiores concentrações exercem maior influência na escolha que as menores, independente do carboidrato testado. Mas quando testamos 35% e 50% notamos que sacarose a 35% é preferida à frutose 50% e que o inverso se verifica quando temos frutose a 35% e sacarose 50%. No grupo B, a ingestão de sacarose a 35% é maior que glicose 50% nos quatro testes e que entre sacarose 50% e glicose 35% o mesmo se verifica nos três primeiros testes. Entre sacarose e maltose não existe diferença significativa independentemente da concentração testada. No grupo D a ingestão de maltose é maior que a ingestão de glicose tanto à concentração de 35% como 50%. No grupo F, quando os dois monossacarídeos estão presentes notamos que a ingestão de glicose é maior tanto a 35% como 50%, que frutose a 35% e 50%.

Sacarose é considerado um carboidrato fagoestimulante para muitos outros insetos em concentrações variáveis (Hatfield, 1982; Sharp, 1984). Gothilf e col. (1971) acharam que a concentração de sacarose a 32% foi a mais consumida em relação a outras para *Ceratitis capitata*. A maltose se mostrou ser um carboidrato fagoestimulante, como já confirmado por Cook (1977), mas em alta concentração a quantidade de carboidrato ingerido é inversamente proporcional. Para explicar esse fato Gelperin e Dethier, (1967) propuseram para *P. regina* um vazaroso esvaziamento do papo, inibindo assim a ingestão da solução.

Essas substâncias fagoestimulantes desempenham o seu papel na seleção da planta através das substâncias químicas, mas particularmente açúcares são essenciais para iniciação e continuação da alimentação.

Tabela I. Ingestão de carboidratos na concentração de 10%, 35% e 50% em grupos experimentais compostos de 5 fêmeas e 5 machos alimentados por 5 horas.

Grupos	Dieta	Concentração	Peso em mg			
			1º teste	2º teste	3º teste	4º teste
A	sacarose	10%	5,25	6,22	5,58	5,14
	frutose	10%	8,83	7,34	6,92	6,58
B	sacarose	10%	6,37	6,61	6,48	6,45
	glicose	10%	5,21	5,64	5,68	5,23
C	sacarose	10%	8,86	13,34	9,46	9,36
	maltose	10%	9,15	11,18	8,08	7,80
D	maltose	10%	9,24	11,62	8,16	11,87
	glicose	10%	11,65	10,99	11,26	12,98
E	maltose	10%	7,44	6,98	6,86	6,47
	frutose	10%	6,42	6,44	6,74	6,85
F	frutose	10%	14,19	13,58	13,21	15,62
	glicose	10%	14,94	13,42	14,26	15,42
A	sacarose	35%	18,17	24,19	17,85	12,99
	frutose	35%	13,51	19,92	13,90	10,22
B	sacarose	35%	26,67	24,78	27,93	22,75
	glicose	35%	21,04	20,20	20,60	16,87
C	sacarose	35%	23,38	26,95	21,42	21,32
	maltose	35%	24,78	26,81	19,95	20,09
D	maltose	35%	32,80	30,28	34,93	34,97
	glicose	35%	28,91	30,63	32,48	29,75
E	maltose	35%	57,09	61,78	55,65	54,95
	frutose	35%	46,48	49,88	47,22	45,01
F	frutose	35%	24,50	27,20	24,40	25,45
	glicose	35%	26,32	29,72	25,45	25,06
A	sacarose	50%	33,75	32,95	27,60	24,15
	frutose	50%	27,70	14,40	21,50	18,85
B	sacarose	50%	31,95	24,45	22,40	21,10
	glicose	50%	27,60	22,50	28,35	24,55
C	sacarose	50%	14,20	23,60	20,45	25,00
	maltose	50%	12,80	18,55	19,00	15,50
D	maltose	50%	29,05	13,40	19,60	14,15
	glicose	50%	23,05	10,01	17,20	5,75
E	maltose	50%	29,35	31,00	32,15	13,40
	frutose	50%	32,80	34,70	27,60	15,90
F	frutose	50%	34,00	23,95	34,75	32,40
	glicose	50%	35,75	32,50	40,25	36,26

Tabela II. Ingestão de carboidratos nas concentrações de 10% vs. 35% em grupos experimentais compostos de 5 fêmeas e 5 machos alimentados por 5 horas. (Peso em mg).

Grupos	Dietas	Concentrações	1º teste	2º teste	3º teste	4º teste
A	sacarose	10%	9,26	7,91	9,18	9,79
	frutose	35%	24,18	23,56	21,49	23,00
	frutose	10%	8,66	8,03	8,88	8,93
	sacarose	35%	23,07	19,88	20,90	20,23
B	sacarose	10%	7,85	11,10	8,30	7,65
	glicose	35%	22,47	24,78	21,28	21,74
	glicose	10%	8,56	10,11	8,61	7,70
	sacarose	35%	28,42	34,38	28,63	25,03
C	sacarose	10%	10,17	9,10	8,95	10,56
	maltose	35%	31,15	28,28	24,57	30,10
	maltose	10%	9,86	10,40	10,41	8,06
	sacarose	35%	25,59	27,86	24,89	27,90
D	maltose	10%	11,28	9,45	9,91	9,68
	glicose	35%	15,01	32,76	28,74	28,42
	glicose	10%	10,99	10,27	7,72	8,59
	maltose	35%	28,77	27,27	26,39	22,56
E	maltose	10%	9,57	9,93	8,83	9,52
	frutose	35%	22,33	41,14	21,21	19,74
	frutose	10%	11,50	9,92	10,23	8,95
	maltose	35%	31,36	22,19	20,69	31,33
F	frutose	10%	10,07	11,56	4,00	12,83
	glicose	35%	30,24	32,34	29,05	47,80
	glicose	10%	9,00	9,09	10,45	10,75
	frutose	35%	26,92	27,05	26,53	28,32

Tabela III. Ingestão de carboidratos nas concentrações de 10% vs. 50% em grupos experimentais compostos de 5 fêmeas e 5 machos alimentados por 5 horas. (Peso em mg).

Grupos	Dietas	Concentrações	1º teste	2º teste	3º teste	4º teste
A	sacarose	10%	9,11	8,96	9,42	8,79
	frutose	50%	23,00	23,75	21,35	20,90
	frutose	10%	10,63	10,95	8,83	10,29
	sacarose	50%	26,25	29,95	26,25	26,75
B	sacarose	10%	8,00	8,39	9,37	6,59
	glicose	50%	28,25	30,30	22,95	25,50
	glicose	10%	12,90	13,09	13,91	14,98
	sacarose	50%	38,70	34,60	34,35	35,00
C	sacarose	10%	13,63	11,62	9,89	11,92
	maltose	50%	23,50	25,25	24,55	22,20
	maltose	10%	8,55	9,63	9,39	7,61
	sacarose	50%	23,30	24,85	21,60	18,55
D	maltose	10%	10,90	10,52	10,30	10,50
	glicose	50%	37,85	35,80	30,05	36,90
	glicose	10%	17,41	13,48	12,27	7,79
	maltose	50%	44,30	31,85	34,05	35,05
E	maltose	10%	11,23	9,67	10,44	10,42
	frutose	50%	30,25	31,55	38,55	33,25
	frutose	10%	10,52	12,06	12,64	15,17
	maltose	50%	36,30	33,50	32,15	39,70
F	frutose	10%	10,97	7,79	10,37	10,78
	glicose	50%	25,80	36,60	29,05	23,85
	glicose	10%	11,71	11,21	10,08	8,69
	frutose	50%	36,55	36,25	29,00	26,85

Tabela IV . Ingestão de carboidratos nas concentrações de 35% vs. 50% em grupos experimentais compostos de 5 fêmeas e 5 machos alimentados por 5 horas. (Peso em mg).

Grupos	Dictas	Concentrações	1º teste	2º teste	3º teste	4º teste
A	sacarose	35%	19,98	22,01	17,85	16,49
	frutose	50%	16,70	18,30	4,30	4,75
	frutose	35%	28,53	28,95	25,48	26,11
	sacarose	50%	26,40	22,60	22,00	20,00
B	sacarose	35%	22,44	24,22	21,81	22,26
	glicose	50%	11,00	11,05	11,35	12,15
	glicose	35%	38,68	28,42	35,98	31,75
	sacarose	50%	32,60	37,30	32,10	30,65
C	sacarose	35%	34,46	31,45	30,66	33,64
	maltose	50%	31,80	32,02	30,60	36,00
	maltose	35%	25,26	21,81	26,81	24,33
	sacarose	50%	23,85	21,15	25,30	19,10
D	maltose	35%	26,35	24,50	29,68	26,22
	glicose	50%	19,45	13,85	26,00	28,15
	glicose	35%	36,26	34,13	35,18	35,67
	maltose	50%	42,60	38,40	42,25	41,15
E	maltose	35%	23,20	28,30	29,60	25,60
	frutose	50%	22,70	23,60	19,90	22,50
	frutose	35%	41,11	38,40	36,61	32,97
	maltose	50%	39,10	35,40	33,10	33,40
F	frutose	35%	30,17	24,92	26,11	31,71
	glicose	50%	34,85	37,35	30,50	33,70
	glicose	35%	36,90	39,97	35,53	54,18
	frutose	50%	32,10	33,10	26,40	32,80

BIBLIOGRAFIA

- Chapman, R.F. (1974) - The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. *Bull. ent. Res.* 64, 339-363.
- Cook, A.G. (1977) - Nutrient chemicals as phagostimulants for Locusta migratoria (L.). *Ecological Entomology*, 2:113-121.
- Edwards, P.J. & Wratten, S.D. (1980) - Ecologia das interações entre insetos e plantas. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Fraenkel, G.S. (1959) - The raison d'être of secondary plant substances. *Science*. 129, 1466-1470.
- Gelperin, A. & Dethier, V.G. (1967) - Long term regulation of sugar intake by blowfly. *Physiol. Zool.* 40:218-228.
- Gothilf, S.; Galun, R. & Bar-Zeev. (1971) - Taste reception in the Mediterranean fruit fly: electrophysiological and behavioural studies. *J. Insect Physiol.* 17:1371-1384.
- Harbone, J.B. (1977) - Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press. London.
- Hatfield, L.D.; Frazier, J.L. & Ferreira, J. (1982) - Gustatory discrimination of sugars, aminoacids, and select allelo chemicals by the tarnished plant bug Lygus lineolaris. *Physiol. Ent.* 7:15-23
- Ouellet, M.J.; Laflamme, M. & Perron, J.M. (1983) - Effets des sucres sur le comportement alimentaire de Lambdina fiscellaria. *Ent. exp. & appl.*, 34:139-142.
- Sharp, J.L. & Chambers, D.L. (1984) - Consumption of carbohydrates, proteins and aminoacids by Anastrepha suspensa (Loew) (Diptera: Tephritidae) in laboratory. *Env. Entom.* 13(3):768-773.
- Teran, H.R. (1977) - Comportamiento alimentario y su correlacion a la reproduccion en hembras de C. capitata (Wied.) (Diptera, Trypetidae). *Rev. Agron. N.O. Argent.* 14:17-35.
- Teran, H.R. (1978) - Selecccion de alimentos por los machos e

influencia de estos y del espacio vital sobre el comportamiento reproductivo de las hembras de C. capitata (Wied.) (Diptera, Trypetidae). REv. Agron. N.O. Argent., 15(2):59-66.

Vitiello, N. - Comportamento alimentar de C. capitata, em dietas contendo diferentes carboidratos (não publicado).

Zucoloto, F.S. - Comportamento alimentar em Ceratitidis capitata I. Determinação do alimento básico para escolha (não publicado).

ASPECTOS COMPORTAMENTAIS DOS BESOUROS COPRÓFAGOS EM PASTAGENS

Introdução

Luis Roberto de Andrade Rodrigues*

Os besouros coprófagos são assim chamados devido ao hábito de se alimentarem de excrementos. Além do hábito alimentar um outro fato que os caracteriza é a grande dependência que esses insetos tem pelos excrementos a fim de dar continuidade ao seu ciclo de vida. Saciada a fome os besouros utilizam os excrementos para a deposição de ovos.

Embora conhecidos desde a antiguidade pelos egípcios que representavam o deus sol por um besouro coprófago, conhecido como escaravelho sagrado (*Scarabaeus sacer*), foi somente há uns 50 anos atrás que pesquisadores envolvidos com a produção de pastagens começaram a estudar esses insetos visando objetivos econômicos.

Os besouros coprófagos pertencem a uma grande família de insetos, família *Scarabaeidae*, que tem mais de 20.000 espécies distribuídas pelo mundo. Somente na África são encontradas cerca de 2000 espécies de besouros coprófagos que se utilizam de excrementos de mamíferos (WATERHOUSE, 1974; HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979). As principais espécies de besouros coprófagos pertencem à sub-família *Scarabaeinae*, embora as sub-famílias *Aphodiinae* e *Geotrupinae* também possuem representantes coprófagos.

Os escarabeídeos apresentam coloração, forma e tamanho dos mais variados. O tamanho é variável de 2 a 60 mm de acordo com a espécie. Os besouros menores pesam poucas miligramas enquanto as espécies maiores, como as do gênero *Heliocopris*, podem pesar de 20 a 25 gramas (BORNEMISSZA, 1967; HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979).

As primeiras tentativas deliberadas de se utilizar os besouros coprófagos com objetivos econômicos foram realizadas no Havai em 1906-1908 sem resultados práticos. Posteriormente, em 1923, três espécies de besouros originárias do México foram introduzidas no Havai e aí se estabeleceram com resultados satisfatórios. Desde então os besouros vem sendo

* Depto. de Melhoramento e Nutrição Animal da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias. "Campus" Jaboticabal-UNESP.

estudados e introduzidos em diferentes regiões geográficas (LINDQUIST, 1933; WATERHOUSE, 1974; BORNEMISSZA, 1960, 1976; CSIRO, 1978; FINCHER et al., 1981).

IMPORTÂNCIA DOS BESOUROS COPRÓFAGOS EM PASTAGENS

A introdução de variedades forrageiras mais produtivas e o uso de fertilizantes e leguminosas em pastagens permite a utilização de sistemas de produção mais intensivos onde as taxas de lotação das pastagens são mais elevadas. Em muitas regiões o aumento do número de animais por unidade de área tem contribuído para quebrar o equilíbrio ecológico do sistema solo-planta-animal através da quantidade de excrementos que é depositada no pasto.

Os prejuízos causados pela permanência dos excrementos na pastagem decorrem principalmente do bloqueio de nutrientes necessários para o crescimento das plantas e da rejeição da forragem pelos animais. Além disso, a multiplicação de moscas indesejáveis é favorecida pela presença do estrume.

A Austrália tem aproximadamente 200 espécies de besouros coprófagos nativos que se alimentam e desintegram os excrementos do canguru e outros marsupiais mas que não são efetivas na decomposição de fezes bovinas. A observação de que grandes áreas de pastagens permaneciam cobertas por excrementos de bovinos durante muito tempo estimulou os australianos a introduzirem em suas pastagens besouros coprófagos originais de outras regiões geográficas (BORNEMISSZA, 1976; CSIRO, 1978).

Em algumas áreas dos Estados Unidos a situação é mais ou menos semelhante àquela observada na Austrália: os besouros e outros microrganismos coprófagos não são capazes de remover com eficiência os excrementos depositados pelos bovinos. Durante a década de 1970 algumas liberações desses insetos foram realizadas com sucesso em pastagens experimentais nos Estados da Califórnia, Georgia e Texas (ANDERSON & LOOMIS, 1978; FINCHER et alii, 1981).

No Brasil, a atuação desses insetos passa muitas vezes despercebida ao observador menos atento ou que não esteja familiarizado com o hábito dos mesmos. Entretanto, no início da estação chuvosa, os besouros são encontrados em

plena atividade logo após a entrada dos animais na pastagem. Não raramente, nas fazendas, as crianças curiosas os observam movendo bolas de fezes.

Aproximadamente 70 a 80% do nitrogênio contido nas fezes de bovinos é perdido em pouco tempo quando os excrementos permanecem expostos ao ar. Entretanto, essa perda pode ser reduzida para cerca de 10 a 15% quando os excrementos são incorporados ao solo logo após terem sido excretados (GILLARD, 1967).

No processo de enterrar os excrementos os besouros coprófagos escavam uma grande quantidade de solo, o que contribui para a melhoria das propriedades físicas do mesmo. Ademais, a taxa de reciclagem de nutrientes é acelerada, contribuindo para aumentar o fluxo e a retenção de nutrientes no sistema solo-planta-animal (MOTT & POPENOE, 1977).

Na Tabela 1, são apresentadas, a título de ilustração, as quantidades de solo escavado e estrume incorporado ao solo por três espécies de besouros.

TABELA 1 - Quantidades de solo escavado e estrume incorporado ao solo pelos besouros coprófagos.

Espécies	Quantidade/buraco (g)	
	Solo escavado	Estrume enterrado
<i>Pinotus carolineus</i>	287,1	48,5
<i>Copris tulus</i>	37,8	7,3
<i>Phanaeus sp.</i>	93,4	9,6

LINDQUIST (1933).

A importância dos besouros coprófagos pode ser melhor avaliada através de seus efeitos sobre a produção de forragem (Tabela 2).

TABELA 2 - Efeito dos besouros coprófagos sobre a produção de milho e a absorção de nitrogênio, fósforo e enxofre pelas plantas.

	Produção (gMS)*		Absorção (mg)*		
	Parte Aérea	Raízes	N	P	S
Testemunha	13,6	10,1	105	11,5	14,9
Só Besouros	13,1	10,6	106	10,8	11,8
Só Estrumes	17,3	12,7	127	14,8	15,7
Estrume (manual)	37,0	18,4	253	52,3	28,6
Estrume + Besouros	31,3	14,7	206	40,7	24,9
Teste + N + P + S	37,5	14,2	207	57,3	46,8
DMS					
P = 0,05	2,9	2,7	24	4,2	3,8
P = 0,01	4,0	3,7	33	5,6	5,1

*Médias de 10 repetições (vasos)

Adaptado de BORNEMISSZA & WILLIAMS (1970).

Quando em número suficiente os besouros coprófagos podem remover uma placa de fezes poucas horas após a mesma ter sido excretada (HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979). Os excrementos podem ser completamente incorporados ao solo dentro de 40-50 horas quando as condições ambientais favorecem a atuação desses insetos.

Alguns parasitas internos e externos, que contribuem para a transmissão de doenças, dependem das fezes para completar seu ciclo de vida e os besouros coprófagos constituem agentes efetivos no controle dos mesmos. A população de certas espécies de moscas pode ser bastante reduzida quando as fezes são ingeridas ou enterradas dentro de 1 ou 2 dias após terem sido excretadas.

ASPECTOS COMPORTAMENTAIS E REPRODUTIVOS DOS BESOUROS COPRÓFAGOS

De acordo com o comportamento e a maneira pela qual utilizam os excrementos os besouros coprófagos podem ser agrupados em três categorias:

- Paracoprídeos ou enterradores de excrementos:** os besouros desse grupo são os mais comuns e em pouco tempo são capazes de colocar os excrementos fora do alcance de competidores. Os excrementos não são transportados para locais distantes e sim enterrados abaixo ou ao redor das dejeções. Os adultos trabalham em conjunto, cavando buracos que podem ter até 50 cm de profundidade, dependendo da compactação do solo. O macho corta pequenos pedaços das fezes e os deposita nos buracos cavados onde a fêmea após construir uma pequena bola, deposita um ovo em cada uma.
- Telecoprídeos:** A esse grupo pertencem os besouros conhecidos como construtores de bolas de excrementos. Algumas bolas podem ser comidas no próprio local. Outras são empurradas (roladas) para locais mais distantes para serem enterradas. A distância e a direção para a qual as bolas são levadas dependem da declividade do terreno e da velocidade do vento.
- Endocoprídeos:** Nesse grupo se encontram as espécies menos efetivas com relação a distribuição do excremento nas pastagens. Geralmente, os adultos penetram nos excrementos e aí procuram se alojar durante os períodos mais frios e secos do ano, quando as espécies dos outros grupos estão inativas. Dentro dos excrementos eles permanecem vivendo e se alimentando até que os mesmos sejam consumidos ou desintegrados. As espécies menores geralmente pertencem ao grupo dos endocoprídeos (HEINRICH & BARTHOLOMEW).

Normalmente os besouros descem nas proximidades das placas de fezes e iniciam suas atividades subindo nas mesmas. Durante a construção das bolas os besouros são frequentemente atacados por outros besouros recém-chegados ao local. Uma pequena luta se estabelece e o vencedor permanece com a bola de excremento.

Com relação ao aspecto reprodutivo os besouros co-

prófagos não são muito prolíficos quando comparados com outros insetos. As fêmeas das espécies maiores depositam muito menos ovos (mais ou menos 25) do que as fêmeas das espécies menores (100 a 200 ovos). Por outro lado, as espécies maiores geralmente vivem de 1 a 2 anos enquanto as espécies menores vivem de 3 a 4 meses.

O ciclo de vida desses insetos apresenta 4 estágios distintos: ovo, larva, pupa e adulto. O período necessário para que o ciclo se complete varia com a espécie. Na espécie *Onthophagus gazella* o ovo depositado na bola de excrementos eclode em 2 ou 3 dias e a larva se alimenta das fezes por aproximadamente 16 dias. Ao mesmo tempo em que se alimenta a larva se movimenta para baixo, empupando-se no fundo da bola de excrementos. O estágio de pupa dura poucos dias até se transformar num besouro adulto. Este permanece 3 ou 4 dias no solo quando finalmente emerge à superfície à procura de excrementos frescos.

A habilidade de perceber e se orientar em direção à fonte de alimento está relacionada com a espécie, mas o odor é o principal fator relacionado com a orientação desses insetos em direção às fezes.

Algumas espécies de besouros tem preferência por certos tipos de fezes tais como as humanas, de equinos, de bovinos, etc. Outras são efetivas na decomposição de um determinado tipo de fezes e inefetivas em outros (BORNEMISSZA, 1976; CSIRO, 1978; FINCHER *et al.*, 1981).

ASPECTOS ECOLÓGICOS DOS BESOUROS COPRÓFAGOS

A adaptação ecológica de cada espécie de besouro coprófago é determinada pela combinação de fatores tais como: clima, comportamento circadiano, tipo de solo e vegetação e da interação com as espécies locais.

De maneira geral, a temperatura mínima média para os insetos da família Scarabaeidae está ao redor de 15°C, porém os besouros são mais ativos em regiões mais quentes (WATERHOUSE, 1974). Em observações que realizamos em pastagens de capim-elefante anão, na Flórida-Estados Unidos, pudemos constatar que os besouros aumentam em número e intensificam suas atividades com o início das primeiras chuvas e elevação das temperaturas.

HEINRICH & BARTHOLOMEW (1979) estudando besouros coprófagos no Kenya concluíram que o sucesso na competição entre os besouros depende em parte da sua temperatura corporal. Esses autores verificaram que a temperatura dos besouros varia de acordo com a atividade executada. Na Tabela 3, pode-se observar a elevação da temperatura torácica do besouro *Scarabaeus catanatus* em função de suas atividades. Outra informação interessante é a de que quanto maior o besouro, maior a sua temperatura corporal, de tal forma que em algumas espécies, quando em vôo, a temperatura torácica atinge 44-45°C, um valor muito próximo da temperatura letal para essas mesmas espécies.

TABELA 3 - Temperatura torácica do besouro coprófago *Scarabaeus catanatus* em diferentes atividades.

Atividade	Temperatura torácica (°C)
Trabalhando - Sombra	28,4
Empurrando excremento - Sombra	32,0
Empurrando excremento - Sol	37,0
Vôo	41,0

HEINRICH & BARTHOLOMEW (1979).

Para completar o seu ciclo de vida os besouros coprófagos dependem da umidade do solo. A maioria das espécies é sensível às condições de umidade e poucas espécies conseguem sobreviver em regiões onde a precipitação média anual está abaixo de 250 mm (BORNEMISSZA, 1976).

Muito embora esses insetos possam atuar em qualquer tipo de solo, a distribuição de algumas espécies está relacionada com a textura dos solos. Um outro importante fator que também está relacionado com a distribuição das espécies é a textura e composição dos excrementos que por outro lado são determinadas pela espécie de mamífero e tipo de vegetação existente no local.

Ainda com relação à distribuição das espécies é importante lembrar que os besouros coprófagos apresentam o com

portamento circadiano, isto é, as espécies são diurnas ou noturnas (HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979).

Em condições climáticas favoráveis os besouros coprófagos são capazes de voar grandes distâncias e essa característica favorece a colonização de áreas extensas (CSIRO, 1978).

O estabelecimento de uma ou mais espécies de besouro numa determinada área depende da abundância ou escassez de alimento e também de inimigos naturais tais como: pássaros, lagartos, ácaros, nematóides, vírus, fungos e bactérias (BORNEMISSZA, 1976). Dentre esses, os ácaros parecem ser os mais importantes, a ponto de causarem dano a população desses insetos (CSIRO, 1978). Em Jaboticabal-SP, numa área coberta com grama batatais (*Paspalum notatum*) tivemos a oportunidade de coletar alguns besouros parasitados por ácaros, fungos, formigas e carrapatos.

CONCLUSÃO

As observações realizadas até agora na Austrália e nos Estados Unidos sugerem que a fauna coprófaga de uma região deve ser constituída por várias espécies que possam viver em conjunto de acordo com os hábitos de alimentação e nidificação e com um mínimo de competição. Nesses países, as espécies que tem as pastagens como habitat preferido e que sejam estritamente coprófagas nos estágios de larva e adulto tem merecido especial atenção.

Os resultados encontrados na literatura sugerem que os besouros coprófagos tendem somente a beneficiar o sistema solo-planta-animal. Entretanto, é importante lembrar que a remoção, decomposição ou incorporação dos excrementos em pastagens não depende somente da atuação dos besouros mas também de outros microorganismos coprófagos, do sistema de manejo adotado, do clima, do solo, da fauna e da flora existentes na região.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J.R. & LOOMIS, E.C. Exotic dung beetles in pastures and range ecosystems. *Calif. Agric.*, 32:31-32, 1978.
- BORNEMISSZA, G.F. Could dung-eating insects improve our pasture? *J. Aust. Inst. Agr. Sci.*, 26:54-56, 1960.
- BORNEMISSZA, G.F. & WILLIAMS, C.H. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiology*, 10:1-17, 1970.
- BORNEMISSZA, G.F. The Australian Dung Beetle Project 1965 - 1975. *Australian Meat Research Committee Review* Nº 30, 1976 32p.
- CSIRO. Dung beetles dig in. *Rural Research*, 98:13-20, 1978.
- FINCHER, G.T.; MONSON, G.A.; BURTON, G.W. Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal Bermudagrass. *Agron. J.*, 73:775-779, 1981.
- GILLARD, P. Coprophagous beetles in pastures ecosystems. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.*, 33:30-34, 1967.
- HEINRICH, B. & BARTHOLOMEW, G.A. The ecology of the African dung beetle. *Scientific American*, 241:146-156, 1979.
- LINDQUIST, A.W. Amounts of dung buried and soil excavated by certain coprini (Scarabaeidae). *Kansas Ent. Soc.*, 6: 109-125, 1933.
- MOTT, G.O. & POPENOE, H.L. Grasslands. In: ALVIM, P.T. & KOZLOWSKI, T.T., ed. *Ecophysiology of Tropical Crops*. New York, Academic Press, 1977, pp. 157-186.
- WATERHOUSE, D.F. The biological control of dung. *Scientific American*, 230:100-109, 1974.

ASPECTOS ETO-EVOLUTIVOS DAS VESPAS PRÉ-SOCIAIS

ASPECTOS ETO-EVOLUTIVOS DAS VESPAS PRÉ-SOCIAIS

Murilo Sérgio Drummond*

Nos Hymenoptera (grupo no qual se enquadram as for migas, abelhas e vespas), a verdadeira sociabilidade (eu-sociabilidade) se restringe a colônias constituídas por fê meas de dois tipos: as estêreis, formando a casta ope rária, que é responsável pela manutenção da colônia, inclusive cuidado da prole; e as férteis, que em número de uma ou mais formam a casta real, responsável pela produtividade da colônia. Entre ambas as castas ocorre o contato, pe lo menos de 2 gerações, de tal maneira que, a rainha é auxiliada pelas suas filhas no cuidado de sua prole. A existência de uma casta operária caracteriza o que chamamos de comportamento social ou altruísta, que consiste de promover um aumento na capacidade reprodutiva da rainha (ou rainhas) em detrimento da capacidade reprodutiva da operária. Deste modo, a evolução do comportamento social em Hymenoptera, envolve invariavelmente a evolução da casta estéril.

Foi justamente em torno dessa questão que desde 1859, com a publicação de "A origem das espécies" de Charles Darwin, se tentou explicar de que maneira o comportamento al truísta seria favorecido pela seleção natural. Porém, foi so mente em 1964, com a publicação de "A evolução genética do comportamento social" de W.D. Hamilton, que o altruísmo foi tratado, pela primeira vez, de maneira consistente, dando um impulso notável aos estudos sobre a evolução do comportamento social nos Hymenoptera. Nesse trabalho, Hamilton sustentou que dentro de uma população, quanto maior o parentesco existente entre os indivíduos envolvidos, maior é a tendência de um, comportando-se altruisticamente perante outro, ob ter um benefício maior do que se assim ele não fizesse. Isto porque, como eles compartilham cópias idênticas de um certo número de genes um altruísta auxiliando um parente a repro duzir estará garantindo a disseminação de parte destas cópias pela população. Uma vez que a vantagem seletiva sobrecai em indivíduos com grau de parentesco elevado, denomina-se este

* Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, Departamento de Biologia.

tipo de seleção de "seleção de parentesco" ("Kin selection").

Como esta teoria se baseia no quanto um altruísta pode aumentar o "fitness" individual de um parente em detrimento do seu próprio ("fitness" individual sendo definido como o número de descendentes férteis e viáveis, que um indivíduo é capaz de deixar para a próxima geração), Hamilton (1964) introduziu o conceito de "inclusive fitness". Este, basicamente expressa o número total de cópias de seus genes que um altruísta é capaz de deixar para a próxima geração, auxiliando outro indivíduo a se reproduzir.

A idéia de que a seleção agiria ao nível do altruísta (Starr, 1979), como proposto pela "teoria de seleção de parentesco", foi analisado sob um prisma completamente oposto por Alexander (1974) através de sua "teoria da manipulação parental".

A idéia central dessa teoria é de que, ao invés da seleção agir ao nível do altruísta, ela agiria ao nível do beneficiado.

No caso dos Hymenoptera sociais, a manipulação parental consiste, basicamente, na habilidade da mãe em manipular o fenótipo reprodutivo de seus descendentes de maneira a aumentar o seu próprio "fitness" individual (Starr, 1979; West-Eberhard, 1975). Esta manipulação envolveria a inibição comportamental fisiológica ou mesmo genética das potencialidades reprodutivas dos descendentes, de tal maneira que o be nefício que esses teriam cuidando de seus próprios descendentes seria menor que o benefício que teriam auxiliando a mãe a se reproduzir (Starr, 1979). Seria o que West-Eberhard (1975) denominou de "altruísmo imposto". Isto é, devido a ha bilidade da mãe em diminuir o "fitness" individual das filhas, estas, seletivamente, passariam a auxiliar a mãe a cui dar de suas irmãs.

Obviamente, a manipulação parental só teria significado adaptativo no contexto da sociabilidade, se ela ocorresse entre indivíduos que tivessem um certo número de genes em comum. Isto porque seria necessário que o indivíduo ao qual se impõe o altruísmo, tivesse um ganho adaptativo através da quele que o manipula, ou seja, seria necessário que ele pu desse passar, dessa maneira um maior número de cópias de seus genes às gerações futuras. Portanto, semelhante a seleção de parentesco, quanto maior o grau de parentesco entre o

os indivíduos envolvidos, maior é a probabilidade de que o altruísmo tenha sucesso através da manipulação parental.

Embora ambas teorias tenham sido apresentadas por seus respectivos autores, independentemente, elas não são mutuamente exclusivas e provavelmente seus mecanismos especiais contribuíram conjuntamente para a evolução da sociabilidade nos Hymenoptera (West-Eberhard, 1975).

A assimetria no grau de parentesco resultante do sistema haplo-diplóide de determinação do sexo em Hymenoptera foi considerado por alguns autores (in Starr, 1979), como o fator mais importante que teria contribuído para a origem da casta estéril nesse grupo. Devido ao fato de ser o macho haplóide, uma fêmea é relacionada à sua irmã por $r = 3/4$ (onde r é o coeficiente de parentesco), e irmãos por $r = 1/4$, enquanto é relacionada aos seus descendentes por $r = 1/2$. Desse modo, ela terá maximizado seu benefício auxiliando sua mãe a cuidar de suas irmãs ao invés de cuidar de seus filhos e irmãos, uma vez que o seu "inclusive fitness" é potencialmente maior do que seu "fitness" individual.

No caso particular da sociabilidade das vespas, a questão se torna mais complexa, devido a existência de associações poligínicas, onde fêmeas poedeiras em potencial deixam de se reproduzir, auxiliando outras fêmeas, da mesma geração, no cuidado da prole (Starr, 1979).

Em torno dessa questão, West-Eberhard (1969) enfatizou o potencial reprodutivo relativo de cada fêmea, a fim de explicar o significado adaptativo que haveria em uma fêmea poedeira deixar de cuidar de seus descendentes ($r = 1/2$), e passar a auxiliar uma irmã a cuidar de suas sobrinhas ($r = 3/8$).

Em vespas primitivamente sociais do gênero *Polistes* é comum a ocorrência de fundação social de ninhos, onde fêmeas poedeiras cooperam no cuidado da cria antes da emergência das primeiras operárias (West, 1967). Nessas associações, as fêmeas, geralmente irmãs, estabelecem um sistema hierárquico de dominância no qual aquelas com ovários mais desenvolvidos inibem a capacidade reprodutiva daquelas não potencialmente maduras, através de padrões comportamentais característicos, tais como: oofagia, agressões, etc. (West, 1967; Spradbery, 1973). Dessa maneira, a mais dominante passa, com o tempo, a ser responsável por todo o processo repro-

duzitivo, enquanto as subordinadas, com seus ovários inibidos, se comportam como operárias da colônia.

West-Eberhard (1969), sustentou que a seleção poderia favorecer associações dessa natureza desde que a produtividade da subordinada enquanto solitária (P_j) fosse menor do que a produtividade que seria adicionada à uma colônia, caso a esta ela se associasse ($P_c + j - P_c$), multiplicado pelo seu coeficiente de parentesco com a fêmea dominante (r). A expressão original seria:

$$\frac{P_c + j - P_c}{P_j} > \frac{1}{r}$$

onde $P_c + j$ é a produtividade da colônia com a subordinada, P_c é a produtividade da colônia sem a subordinada.

No entanto, uma hierarquia de dominância positivamente correlacionada com o potencial reprodutivo é consistente tanto com a seleção de parentesco quanto com a manipulação parental, uma vez que, favorece indivíduos com "fitness" individual superior (Starr, 1979). Desta maneira, questões relativas ao fator ou fatores seletivos-chaves que poderiam ter favorecido o estabelecimento da sociabilidade em vespas, continuam em aberto e sem nenhum resultado conclusivo.

Por esta razão, tornou-se de especial interesse, o estudo da história natural e, principalmente de aspectos do comportamento das vespas pré-sociais, uma vez que estas exibem uma série de padrões comportamentais socialmente incipientes, os quais possivelmente, sejam capazes de elucidar os fatores mais importantes envolvidos na evolução do comportamento social. Vale ressaltar que o termo pré-social, no contexto desta análise, refere-se apenas a uma designação de comportamentos considerados como pré-requisitos para o estabelecimento da sociabilidade verdadeira; não tendo portanto nenhuma conotação finalista quanto a evolução do grupo.

Wilson (1975), define o termo pré-social em insetos, para aquelas situações nas quais as espécies ou são sub-sociais (há o cuidado da prole por um ou ambos os pais, durante o seu desenvolvimento larval ou ninfal), ou são para-sociais (ocorre o estabelecimento, mesmo que temporário, de associações de indivíduos da mesma geração em ninhos comuns). Ambas as categorias não são mutuamente exclusivas, podendo ocorrer, conjuntamente ou em separado.

A pré-sociabilidade em vespa está restrita, basicamente, às famílias Sphecidae, Eumenidae, e a sub-família Stenogastrinae (Vespidae).

Com exceção da sub-sociabilidade que é relativamente comum nesses grupos (resumindo-se à uma relação mais íntima mãe-prole, durante o período de alimentação), muito pouco se conhece dos aspectos comportamentais envolvidos nos grupos para-sociais. Grande parte do conhecimento a cerca das espécies para-sociais baseia-se ou na interpretação de estruturas de ninho, ou em observações de aspectos comportamentais individuais de cada fêmea (como predação, acasalamento, etc).

Evans (1958, in Starr, 1979) e Evans e Eberhard (1970), hipotetizaram uma rota de 13 passos, através dos quais teria se processado a evolução da sociabilidade em vespas. Para isto, se basearam na sequência e maneira de preparação do ninho, coleta de presa e deposição dos ovos; além da técnica de processamento da presa (maceração ou não) e das relações entre fêmeas adultas. Provavelmente devido ao pouco conhecimento sobre associações das vespas pré-sociais (principalmente com relação a comportamentos interativos entre fêmeas adultas), a caracterização de ninhos para-sociais como um pré-requisito importante para a eu-sociabilidade, foi evocada somente no passo 9 da escala, um estágio relativamente avançado, no qual se enquadram as Stenogastrinae primitivamente sociais.

Mais recentemente, estudos das associações comunitárias de vespas pré-sociais mostram que estas não são meramente agregados de fêmeas, cada qual cuidando de sua própria prole, onde as interações comportamentais não vão além de um simples contato direto de reconhecimento entre companheiras de ninho.

Eberhard (1972, 1974), tem relatado que no sphecido *Trigonopsis cameronii*, as fêmeas, mais ou menos em número de quatro, coexistem em um único ninho de uma maneira peculiar. Estas aprovisionam cada qual a sua célula com baratas, que são capturadas diariamente e fornecidas à prole. Associado a esse comportamento de predação, e durante os três primeiros dias, elas ocasionalmente furtam presas de células de companheiras de ninho, em uma frequência muito baixa ($\pm 10\%$). Porém, após o 4º dia, no final do aprovisionamento,

elas quadruplicam a taxa de furto, assegurando rapidamente o número de presas necessárias ao desenvolvimento de sua prole permitindo à fêmea que rouba o preparo de outra célula. Segundo Eberhard (1972), o comportamento de furto estaria ligado à períodos de necessidade, quando o sucesso na predação fosse baixo, de modo que estaria intimamente associado a um altruísmo estabelecido pela seleção de parentesco; ou seja, a fêmea somente furtaria quando realmente estivesse em necessidade. Segundo ele, uma vez que as fêmeas toleram o furto, qualquer prejuízo que elas tivessem por serem furtadas, seria compensado pelo benefício que obteriam por aumentar a chance de sobrevivência do descendente da furtadora, com o qual ela tem um certo número de genes em comum. A tendência das fêmeas permanecerem no ninho materno e de se acasalarem com machos do próprio ninho, conferiria um certo grau de endogamia necessário para que estratégias desta natureza sejam vantajosas para cada elemento do grupo.

O furto de presa, como uma prática interativa entre fêmeas poedeiras também já foi relatado em *Diodontus minutus* (Niselsen, 1933 in Eberhard, 1974), *Spilomena* sp (Carvalho, 1981) e *Zethus miniatus* (Drummond, 1984, 1985), e provavelmente deve ter tido um papel extremamente importante na estruturação destes e de outros grupamentos.

Estudos atuais realizados em *Z. miniatus* parecem fornecer subsídios mais firmes, para a compreensão da origem do comportamento social. Isto em razão de seu peculiar padrão social, relativamente complexo dentro dos eumenídeos, grupo a partir do qual, acredita-se, se originaram as vespas verdadeiramente sociais (Carpenter et al, 1979).

Aspectos quantitativos mostram que nessa espécie, o furto de presa (larva de Lepidoptera) está correlacionado com a idade da prole das fêmeas envolvidas (tanto da que furtada, quanto da que é furtada). Assim, quanto mais velha a prole de uma fêmea, menor é a tendência dessa ser furtada (Fig. 1). Aparentemente, o comportamento de furto opera convencionalmente através de uma relação tipo dominância-subordinação, e o fator que rege essa relação parece ser a idade da prole das fêmeas envolvidas, sendo a fêmea dominante aquela com a prole mais velha. Como a prole de todas as fêmeas esta continuamente se desenvolvendo, a posição de cada fêmea na escala de dominância também muda continuamente. Podemos melhor ilustrar

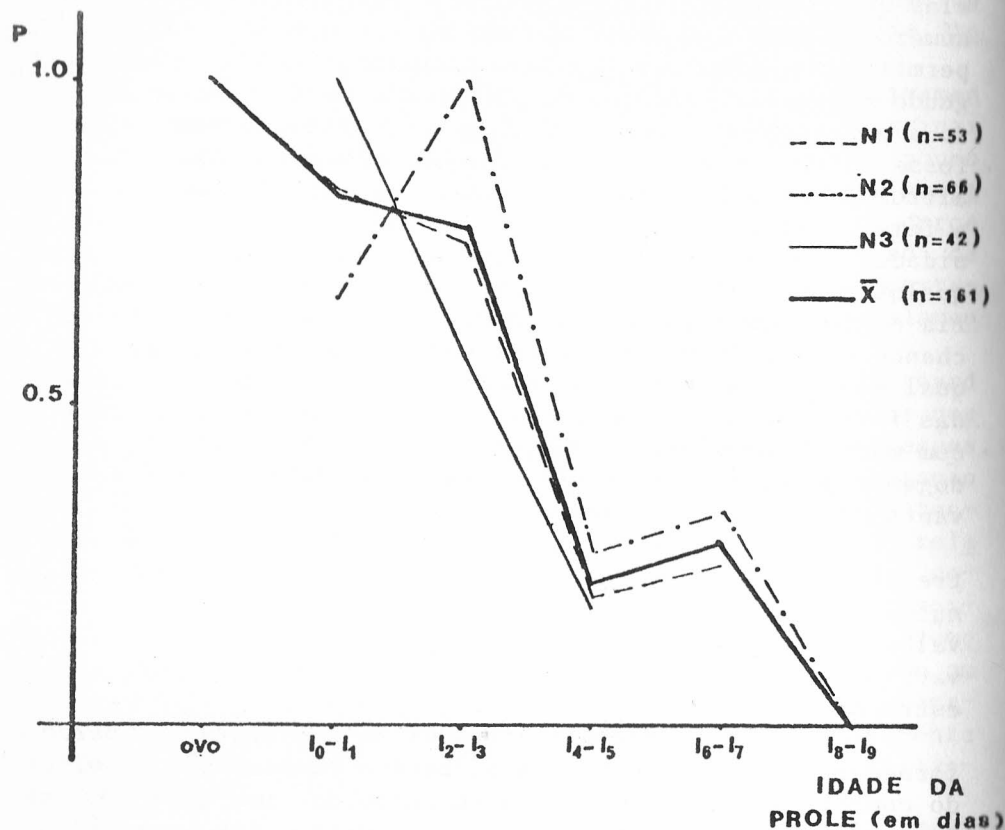


FIGURA 1 - Frequência (P) de furto de presa por inserção realizada em células de companheiras de ninho (N), em função do estágio de desenvolvimento da prole da fêmea furtada.

Obs:- Consideramos somente inserções em células nas quais o furto era possível.

trar esse aspecto observando o esquema da figura 2, que representa três instantes na vida de uma colônia constituída por cinco fêmeas. A fêmea que possui um ovo (da direita) é a mais subordinada, sendo furtada por todas as outras fêmeas e não furtando de nenhuma. A fêmea que possui a prole mais velha (da esquerda) é a mais dominante, furtando de todas as outras fêmeas e não sendo furtada por nenhuma. Entre ambas as fêmeas dos extremos, há uma gradação na posição hierárquica que se modifica a cada instante. Assim, a fêmea mais dominante em t_1 , com a operculação de sua célula, passa a mais subordinada em t_2 , quando realiza uma nova postura.

Embora seja mantida a tendência de uma fêmea furtar somente de fêmea cuja prole é mais jovem que a dela própria, ocorre, em uma baixa frequência, furtos realizados por fêmeas cuja prole é mais jovem que a da furtada. Porém, mesmo nessas situações, é mantido uma relação hierárquica. Nesse caso, uma fêmea tende a furtar mais frequentemente de fêmeas que possuem prole com idade mais próxima à sua.

Uma análise mais minuciosa desse problema sugere que o estabelecimento de um padrão hierarquizado de furto só seria possível graças a uma interação diferencial entre o "fitness" individual e o "inclusive fitness" ao longo do desenvolvimento da prole de cada fêmea. Assim, como mostra a figura 2, à medida em que a prole se desenvolve, o peso de ambos os componentes se modifica, influenciando a natureza do comportamento da mãe perante companheiras de ninho. Deste modo, a fêmea gradualmente passaria de uma fase de subordinação nos estágios iniciais de vida da prole, quando o seu "inclusive fitness" seria potencialmente elevado e superior ao seu "fitness" individual; até uma fase de dominância nos estágios mais tardios, pela inversão de valores potenciais de ambos os componentes. O fator que aparentemente regeria esse mecanismo seria o aumento da probabilidade de vida da prole, ao longo de seu desenvolvimento e a diminuição da razão benefício/custo por unidade de investimento parental nos estágios mais tardios (Trivers, 1974).

Em populações de *Z. miniatus*, os aspectos mais importantes que devem ter contribuído para o estabelecimento desse comportamento, provavelmente foram a tendência das fêmeas em permanecerem no ninho materno e o acasalamento de fêmeas com machos do próprio ninho. Esses fatores devem ter

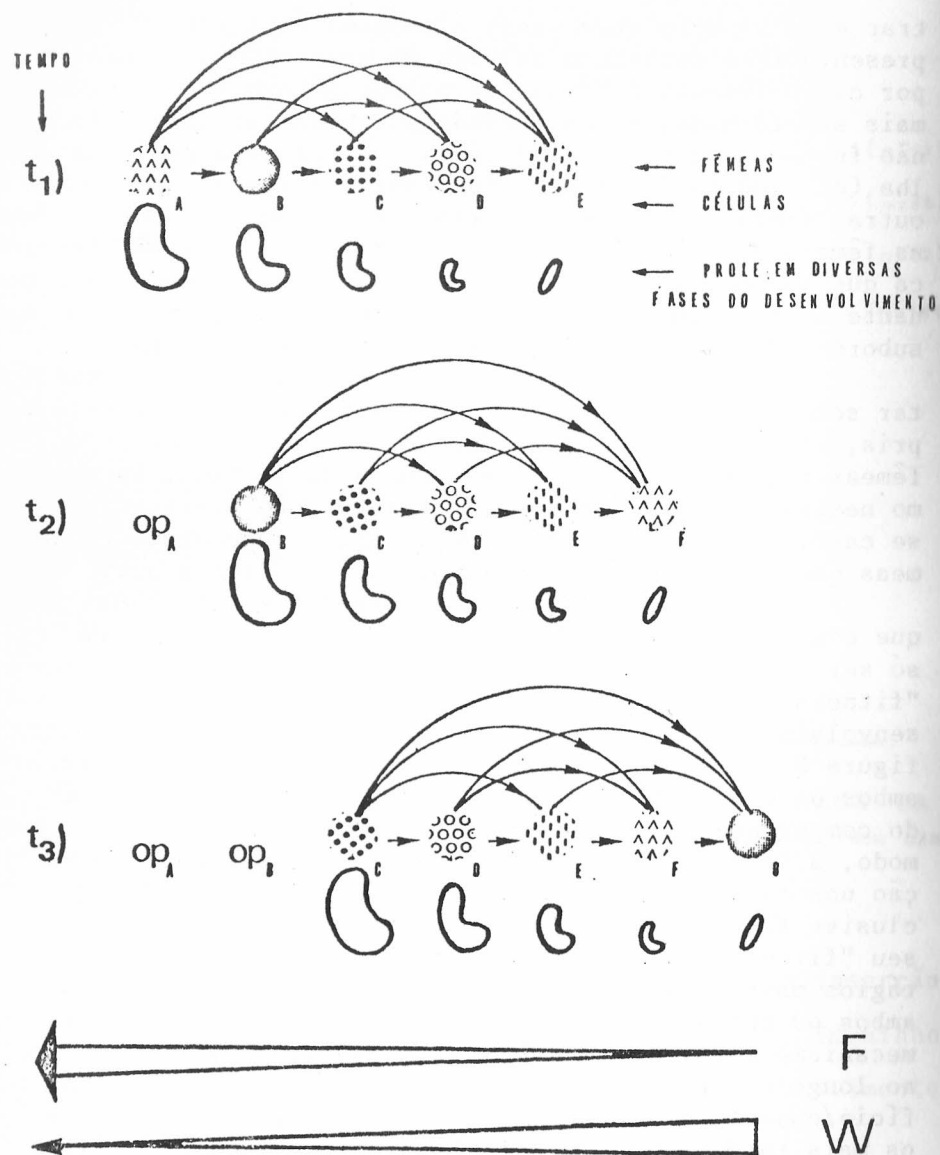


FIGURA 2 - Relações de furto de presa entre fêmeas de *Z. miniatus* e sua correspondência com os fatores F ("Fitness" individual) e W ("inclusive fitness").

contribuído para a manutenção de um elevado grau de endogamia, o que asseguraria a estabilidade do grupo.

Uma análise matemática do comportamento de furto, sustentada na teoria dos jogos (Maynard Smith, 1976), sugere que um alto grau de endogamia seria necessário para assegurar a manutenção do furto como estratégia de exploração de recursos sem se envolver competitivamente com elementos do grupo. Isto significa que o estabelecimento de padrões comportamentais semelhantes, se sustentaria no aumento do "fitness" individual às custas do "inclusive fitness" de cada fêmea.

Aparentemente, o furto de presa entre companheiras de ninho seria um dos mecanismos preponderantes na origem do comportamento social. Neste aspecto, sua origem estaria ligada à disputa entre co-específicos da mesma geração por recursos que, em última análise, viriam a influenciar diretamente o sucesso reprodutivo de cada elemento, tal como observado em *Trigonopsis cameronii* e *Zethus miniatus*. A estabilidade dessas disputas dentro de agrupamentos pré-sociais, sustentaria-se através de um balanço entre o "fitness" individual e o "inclusive fitness". Deste modo, um parentesco elevado entre os indivíduos envolvidos limitaria o grau de confronto nessas disputas, determinando uma hierarquização dos padrões comportamentais de furto. Provavelmente, este seria o primeiro passo para a evolução de comportamentos de dominância completa. Isto se daria quando o comportamento hierarquizado de furto progressivamente atingisse um estágio em que houvesse uma manipulação direta do potencial reprodutivo de cada elemento, como observado em *Polistes*.

Desde que a mãe, nessas associações, tenha uma longevidade suficientemente prolongada para coexistir com as filhas, a manipulação parental teria um papel decisivo na origem da sociabilidade. Nesse caso, devido as relações assimétricas de parentesco, disputas entre fêmeas que envolvessem furto de presa, favoreceria o "fitness" individual da mãe em detrimento do da filha. Deste modo a mãe seletivamente tenderia a inibir a capacidade reprodutiva da filha, estabelecendo com ela uma relação linear e permanente de dominância, quanto ao comportamento de furto. Por outro lado, a filha, em razão dessa dominância, passaria a ser favorecida pelo seu "inclusive fitness", permitindo que interações adaptati-

vas entre mãe e filha levem esta última a agir altruisticamente sob o efeito da seleção de parentesco.

Enfim, os dois casos relatados, quanto ao comportamento interativo entre fêmeas pré-sociais, retratam não só o pouco conhecimento que existe a respeito, como a importância desses estudos para a elucidação dos mecanismos pelos quais se estabeleceriam padrões comportamentais mais complexos, como os hierarquizados observados em *Polistes*. Sem sombra de dúvidas a maior contribuição que esses grupos podem nos dar, é permitir uma melhor compreensão dos fatores responsáveis pelo estabelecimento da sociabilidade nos insetos.

BIBLIOGRAFIA

- Alexander, R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Syst. Ecol.*, 5, 325-383.
- Carvalho, M.L. (1981). *Aspectos bionômicos-ecológicos em Spilomena sp (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredoninae)*. Dissertação de Mestrado. Dep. Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos.
- Carpenter, F.M. and H.R. Hermann (1979). Antiquity of sociality in insects. In "Social Insects" vol. 1, 81-89 pp, Academic Press, Inc.
- Darwin, C. (1859). "A Origem das Espécies". Trad. Eduardo Fonseca. Hemus Livraria Edit. Ltda. São Paulo, 471 pp.
- Drummond, M.S. (1984). Sobre a sociobiologia da vespa *Zethus miniatus*: furto de presa entre companheiras de ninho (Hymenoptera, Eumenidae; Discoelinae). XII Congresso Brasileiro de Zoologia. (Resumos), 135-136.
- Drummond, M.S. (1985). Sobre a sociobiologia da vespa *Zethus miniatus*: o furto de presa como uma ESS (Evolutionarily Stable Strategy). *Ciência e Cultura*. 37 (7): suplemento.
- Eberhard, W.G. (1972). Altruistic behavior in a sphecid wasp: Support for kin-selection theory. *Science*, 172, 1390-1391.
- Eberhard, W.G. (1974). The natural history and behaviour of the wasp *Trigonopsis cameronii* Kohl (Sphecidae). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 125 (3): 295-328.
- Evans, H.E. and W. Eberhard, M.S. (1970). "The Wasps". Univ. of Michigan Press, Ann. Arbor. 265 pp.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I and II. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.
- Maynard-Smith, J. (1976). Evolution and the theory of games. *Am. Sci.* 64(1):41-45.
- Spradbery, J.P. (1973). "Wasps: an account of the biology and natural history of social and solitary wasps". Sidgwick & Jackson, London, 408 pp.
- Starr, C.K. (1979). Origin and evolution of insect sociality:

A review of modern theory. In "Social Insects", vol. 1, 35-79 pp. Academic Press, Inc.

Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14: 249-264.

West, M.S. (1967). Foundress associations in polistine wasps: Dominance hierarchies and the evolution of social behavior. *Science*, 157: 1584-1585.

West-Eberhard, M.J. (1969). The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.* 140, 1-101.

West-Eberhard, M.J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Q. Rev. Biol.* 50 (1): 1-33.

Wilson, E.O. (1975). "Sociobiology, the new synthesis" Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 697 pp.

ABELHAS PARASOCIAIS: UM GRUPO DE TRANSIÇÃO

Evandro Camillo*

De maneira geral, estudos sobre sociedades primitivas têm se mostrado de relevante importância para um melhor conhecimento da evolução do comportamento social nas abelhas. Isto porque, geralmente, nestas associações são observados alguns dos fatores ecológicos que favorecem o aparecimento de comportamentos, caracteristicamente, mais avançados.

As abelhas do gênero *Xylocopa* (mamangavas de toco) vêm sendo utilizadas neste tipo de estudo porque, além de constituírem um grupo diversificado de, aproximadamente, 700 espécies, podem apresentar associações primitivas de fêmeas as quais, mostram certos comportamentos que são observados em grupos mais evoluídos socialmente.

À medida que associações de adultos se estabelecem e as interações entre eles se modificam, aparecem os vários estágios da evolução da sociabilidade. Assim, entre os extremos (solitário e eusocial) ocorrem vários padrões intermediários, consequência então, das relações entre os adultos associados. De acordo com Michener (1969, 1974) estes padrões sociais são os seguintes:

- a) Solitário: Cada fêmea constroi seu próprio ninho, ou as vezes, vários deles. As células são aprovisionadas com pólen e néctar suficientes ao desenvolvimento total da larva. Depois de cada oviposição a célula é fechada e outra então, é construída. Geralmente a fêmea mãe morre ou abandona o ninho antes da prole emergir, não havendo, portanto, contacto matrifilial.
- b) Comunal: Grupo de fêmeas adultas, de mesma geração, utilizam em comum a entrada do ninho, sendo que cada uma constroi, aprovisiona e oviposita em suas próprias células. Esse grupamento pode ser facultativo pois, teoricamente, nada impede que cada fêmea viva solitariamente.
- c) Quasisocial: Pequenas colônias onde duas ou mais fêmeas, provavelmente de mesma geração, constroem e aprovisionam

* Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto USP, Departamento de Biologia, Setor Ecologia.

células em cooperação. Estas fêmeas possuem ovários desenvolvidos, não ocorrendo portanto, castas.

- d) Semisocial: Pequenos grupos mostrando atividades cooperativas e com divisão de trabalho entre as fêmeas. Em consequência deste fato, ocorre aqui o início da diferenciação de castas, aparecendo campeiras e poedeiras.

Pelo fato dos grupos comunais, quasisociais e semi sociais apresentarem características semelhantes, foi proposto o termo geral e abrangente: PARASOCIAL.

Desta forma, colônias parasociais são, simplesmente, aquelas nas quais as fêmeas adultas são de mesma geração, formando pequenos grupos onde as relações entre os indivíduos parecem estar em um nível bem simples.

- e) Subsocial: A fêmea protege e alimenta progressivamente seus descendentes, deixando-os ou morrendo antes que eles atinjam a maturidade. É um padrão raramente encontrado entre as abelhas.

- f) Eusocial:

f.1 - Primitivamente social. As rainhas estabelecem sozinhas as colônias, sem que haja uma nítida diferença morfológica entre as castas existentes.

f.3 - Altamente social. As rainhas são incapazes de viverem sozinhas, não possuindo estruturas de coleta e manipulação de pólen. A diferenciação das castas é nítida não só em comportamento mas também fisiologicamente.

Zucchi (1973) baseado em seus estudos sobre Exomalopsis aureopilosa, incluiu entre os parasociais uma outra categoria.

- g) Intermediário: Os ninhos são fundados por uma associação de fêmeas, possuindo elevado nível populacional, sistema de castas incipiente porém, com a ocorrência de campeiras típicas.

Dentre os eusociais este mesmo autor introduziu duas novas categorias.

- f.2 - Mesosocial. As rainhas estabelecem sozinhas as colônias havendo uma acentuada diferenciação morfológica entre

as castas. O alimento é acumulado em potes de armazenamento ou em células usadas.

- f.4 - Hipersocial: Idem ao Altamente social mas, apresentando casta operária incapaz de desenvolvimento ovariano.

Segundo Michener (1974) existem, pelo menos, dois caminhos através dos quais as colônias parasociais são formadas:

- 1- por duas ou mais fêmeas de mesma geração que reativam o ninho em que emergiram e,
- 2- por jovens fêmeas que se juntam a um ninho já iniciado por uma única fêmea.

Destas duas possibilidades, o autor considera a primeira como a mais plausível e também mais comum entre as abelhas.

Os tipos parasociais são todos facultativos. Espécies que desenvolvem qualquer um dos tipos de parasociabilidade, podem também viver solitariamente.

As colônias parasociais são pouco conhecidas e sua origem e desenvolvimento, menos ainda. Apesar disto, estes grupos existem e têm que ser levados em consideração se, se pretende entender o complexo fenômeno da evolução do comportamento social. A própria escassez é interpretada por Sakagami (inf. pes.) como uma prova de que elas representam grupos colocados numa posição de transição ou tensão, podendo tanto voltar ao solitarismo quanto caminhar em direção à eusociabilidade (in Zucchi 1973).

Assim, estes grupos que se mostram instáveis uma vez estabelecidos devem, rapidamente, mudar para graus mais diferenciados através da seleção da réplica de genes, os quais são responsáveis pela tendência altruística ou, inversamente, retornar à condição de solitarismo, pela dominância da tendência egoística (Zucchi, Sakagami & Camargo 1969). Gênero Xylocopa: um grupo parasocial?

Várias são as espécies de Xylocopa até agora classificadas dentro dos padrões sociais pertencentes ao parasocial. Assim, foram consideradas como comunais, X. frontalis (Sakagami & Laroca 1971); X. inconstans, X. combusta, X. somalica (Bonelli 1974); X. pubescens (Gerling et al. 1981); X. sulcatipes (Gerling et al. 1983). Como quasisociais, Xyloco-

pa sp. (Sakagami & Laroca 1971); X. sulcatipes (Gerling et al. 1983). Como semisociais, X. carinata (Bonelli 1974); X. sulcatipes, X. fraudulenta (Gerling et al. 1983). Como parasocial, X. combusta (Bonelli 1974).

Observando estes resultados, notamos que pelo menos X. sulcatipes apresentou comportamentos dos tipos semisocial, quasisocial e comunal (Gerling et al. 1983).

Estudos realizados no Setor de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, mostraram que X. suspecta, X. frontalis e X. grisescens apresentam comportamentos que podem ser considerados como característicos de grupos parasociais. Isto ocorreu ao mesmo tempo que ninhos eram fundados solitariamente.

A parasociabilidade foi observada ocorrer em ninhos reativados por fêmeas irmãs. Este fato evidencia ainda mais, a via parasocial de Michener, quando descreve que um dos caminhos para tal comportamento é a associação de fêmeas de mesma geração, reutilizando em conjunto, o ninho em que emergiram.

Nossas observações mostraram que o início da associação é marcado pela presença de uma única fêmea fecundada (geralmente a irmã mais velha) e, de outra ou outras não fecundadas. Isto evidenciou um caráter semisocial onde tivemos uma fêmea apta a realizar posturas e as restantes realizando somente vôos de coleta de alimento. É necessário salientar que esta associação sempre teve início na fase final do ciclo biológico de cada ninho.

Após um certo tempo, foi observado que ocorriam mais de uma fêmea fecundada (quase sempre duas) num mesmo ninho. Estas realizavam vôos de coleta e aprovisionavam uma única célula. Estas observações evidenciaram o tipo quasisocial, onde fêmeas aptas a realizarem posturas, cooperativamente construíam e aprovisionavam células.

Com o decorrer do tempo, cada uma destas fêmeas, passou a ter sua própria galeria e, conseqüentemente, suas próprias células. Isto evidenciou um caráter comunal, onde as fêmeas somente utilizavam em comum, a entrada do ninho.

Desta forma, observamos a ocorrência de uma seqüência decrescente de complexidade comportamental, a qual esta

relacionada com o tempo de convivência entre as fêmeas associadas. Isto então mostra, evidentemente, a instabilidade que as espécies estudadas e, porque não o gênero, se encontram, sob o ponto de vista da determinação e fixação de um comportamento final.

Esta seqüência decrescente nada mais é do que um conjunto de comportamentos transitórios que são apresentados pela associação, por um certo tempo, até que as fêmeas atinjam a maturidade sexual e, portanto, estejam aptas a procriarem individualmente, mesmo que isto venha a ocorrer em um mesmo ninho.

BIBLIOGRAFIA

- BONELLI, B. (1974)- Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri aculeati dell'Etiópia. Boll. Inst. Entomol. Univ. Bologna, 32, 105-132.
- GERLING, D., HURD, P.D. & HEFETZ, A. (1981)- In nest behavior of the carpenter bee, Xylocopa pubescens Spinola (Hymenoptera, Anthophoridae). J. Kansas Ent. Soc. 54(2), 209-218.
- GERLING, D., HURD, P.D. & HEFETZ, A. (1983)- Comparative behavioral biology of two Middle East species of carpenter bees (Xylocopa Latreille) (Hymenoptera, Apoidea). Smithsonian Contributions to Zoology 369. 33 pp.
- MICHENER, C.D. (1969)- Comparative social behavior of bees. Ann. Rev. Entomol. 14, 299-342.
- MICHENER, C.D. (1974)- The social behavior of the bees. A comparative study. The Belknap Press. Harvard Univ. 404 pp.
- SAKAGAMI, S.F. & LAROCA, S. (1971)- Observations on the bionomics of some neotropical Xylocopine bees, with comparative and biofaunistic notes (Hymenoptera, Anthophoridae). J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Zool. 18 (1), 57-127.
- ZUCCHI, R. (1973)- Aspectos bionômicos de Exomalopsis aureopilosa e Bombus atratus incluindo considerações sobre a evolução do comportamento social (Hymenoptera, Apoidea). Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. Ribeirão Preto SP 172 pp.
- ZUCCHI, R., SAKAGAMI, S.F. & CAMARGO, J.M.F. (1969)- Biological observations on a Neotropical parasocial bee, Eulaema nigrita, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., VI. Zool. 17, 270-380.

ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS NA ADAPTAÇÃO DAS ABELHAS AFRICANIZADAS ÀS REGIÕES NEOTROPICAIS.

*Antonio Fernandes Nascimento Júnior

INTRODUÇÃO

Um dos fatos mais interessantes ocorridos no contato entre populações de insetos sociais é aquele encontrado nas abelhas do gênero **Apis**, quando as subespécies de origem européia de **Apis mellifera**, introduzidas no Brasil há mais de 100 anos, modificaram sobremaneira suas estruturas ecológicas e comportamentais ao contato com alguma poucas colméias de abelhas da subespécie de origem africana **Apis mellifera adansonii**. Essas novas populações não se apresentaram homogêneas, variando entre si de região para região e até mesmo dentro de uma mesma região ecológica. A variação dentro de cada uma dessas populações, porém, parece se aproximar mais das populações originalmente africanas do que das européias. Essas variações chegam a se apresentar de forma aguda e, é possível que sejam oriundas tanto das variações genéticas intrínsecas como das pressões ambientais produzidas pela enorme heterogeneidade ecológica nas regiões neotropicais ou ainda pela densidade demográfica original das abelhas européias nessas regiões.

Segundo WILSON (1975) esta variabilidade genética é um importante componente do que o autor denomina de inércia filogenética. Tal inércia se mede segundo a proporção de troca das frequências relativas dos genes que já existem nas populações. Se uma troca ambiental faz com que velhas características de organização social sejam inferiores às novas, a população pode mudar com relativa rapidez até às novas características quando os genótipos apropriados puderem ser obtidos a partir do substrato genético já existente. A população se modificará até a nova característica a uma proporção que estará em função do produto do grau de vantagem de tal característica, referindo-se à uma intensidade de seleção e quantidade de variabilidade genotípica com base genética.

* Laboratório de Ensino de Ciências Depto. de Psicologia e Educação Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras-R. Preto (USP)

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 lhes apresenta o ambiente e carrega consigo uma variabilidade "potencial" que lhe permite, limitadamente, explorar novos ambientes. O microclima, o tipo e disponibilidade alimentar são fatores muito importante na evolução do comportamento social. Numa segunda linha de inferências pode-se supor que a inércia filogenética, embora existente em todas as subespécies de *Apis mellifera*, apresenta uma variabilidade potencial diferente, resultado também do isolamento geográfico entre os continentes.

Com respeito à pressão ecológica, alguns fatores ambientais tendem a favorecer a evolução social e outros não. A defesa contra os predadores é um exemplo dos fatores que favorecem. Cada grupo teve estratégias características e muitas vezes, extremamente sofisticadas. Por outro lado os mesmos estratagemas utilizados para expulsar predadores podem servir também para vencer os competidores.

Além da defesa contra predadores e da superação dos competidores, a pressão ecológica pode provocar uma maior eficiência no comportamento cooperativo entre indivíduos intraespecíficos. Tais comportamentos são: o aumento da eficácia nutritiva, a penetração de novas zonas adaptativas, aumento da eficácia reprodutiva, aumento na sobrevivência e nascimento, estabilidade populacional melhorada e modificação do microclima.

A ECOLOGIA DAS ABELHAS EUROPÉIAS

Ao se instalarem na Europa, vindas possivelmente da Ásia (RUTTNER, 1975), as abelhas do gênero *Apis* encontraram uma região com características sazonais muito bem definidas. O clima era quente no verão e frio no inverno, com níti

das fases intermediárias no outono e na primavera. O regime de chuvas era claramente definido e a flora obedecia rigidamente às condições climáticas encontradas. (Na primavera desabrochavam as flores, no inverno, os vegetais secavam indo-se recuperar na outra primavera).

A quantidade de ambientes diferentes já que era uma região temperada, oferecia uma variação bem menor que nas regiões tropicais. Neste ambiente as abelhas se desenvolveram se adaptando às variações sazonais da região. Por dependem das flores, estes insetos proliferavam na primavera, armazenando alimentos e aumentando a população para resistir aos rigores de um grande inverno (FREE, 1967; RIBBANDS, 1953; BUTLER, 1974, 1975 e outros).

A produção de zangões e rainhas se fazia durante a primavera e parte do verão (LEVENETS, 1956 e outros), épocas em que eram produzidas algumas novas colônias através da reprodução social (enxameagem) das colméias mais populosas (RIBBANDS, 1953; FREE, 1967 e 1977; BUTLER, 1975).

A frequência de substituição de rainhas nas colônias dessas abelhas é acentuada. A enxameagem porém é pouco frequente. ALLEN (1965) observando 81 colônias de abelhas durante 4 anos de observação, viu 3 enxameagens. Esta frequência pode, por sua vez, variar de região para região.

Durante o outono e o inverno, em que o frio é intenso e a escassez de alimento é grande, as abelhas na Europa, na tentativa de manter seu microclima se aglomeram formando uma bola. Tal bola estabelece uma capa isolante que varia em espessura entre 2,5 e 7,5 cm (FERRAR, 1931 in ECKERT e SHAW, 1960). Durante frios muito intensos, as abelhas da superfície da bola enterram suas cabeças e tórax dentro da bola de maneira que somente são vistos os abdomens que se movem continuamente. Quando o tempo esquenta as abelhas se estendem novamente (HAYDAK, 1944).

BUTLER (1975) descreve que, durante a época final do inverno e começo da primavera muitas das operárias que sobreviveram ao inverno morrem e as colônias diminuem de tamanho. No fim da primavera estas começam a aumentar novamente à medida que o número de novas operárias produzidas excede o número das que vão morrendo e, finalmente, as colônias se recuperam.

A capacidade de migração nessas abelhas, segundo

RIBBANDS (1953), inexistente já que no outono e inverno é bem mais adaptável procurar sobreviver em seu local de nidificação do que migrar na neve. As fontes de alimentos encontradas nestas condições precisam ser completamente esgotadas já que a disponibilidade de alimentos é pequena durante este período. Assim sendo, estas abelhas somente abandonam as fontes quando o alimento não é mais encontrado (NUNES, 1979).

A quantidade de predadores especializados ou casuais que oferecem perigo para tais abelhas é pequena, reduzindo-se, principalmente, a alguns mamíferos onívoros. Assim sendo, as abelhas européias não se mostram demasiadamente agressivas. Além disso, os apicultores europeus, por sua vez, intervêm neste caráter, tornando-o ainda propício à apicultura.

A ECOLOGIA DAS ABELHAS AFRICANAS

Na África as abelhas do gênero *Apis* encontravam um ambiente por demais heterogêneo. Todos os fatores ecológicos componentes de seus ecossistemas se mostravam extremamente diversificados. O clima por sua vez não apresentava a mesma cronologia sazonal que aquele encontrado nas regiões temperadas. As estações de outono e inverno não se apresentavam geladas e o regime de chuvas associados às temperaturas é que determinava as diferentes estações do ano. A flora se adaptou a este regime climático, instável e distribuiu flores ao longo de todo o ano. Os ambientes, em número muito maior que os europeus, ofereciam novos tipos de habitat, com uma maior diversidade de recursos favoráveis para as abelhas que se distribuíram ao longo da África.

A não existência de longos períodos de frio permitiu que as abelhas africanas pudessem construir ninhos nesses ambientes muito heterogêneos, através de sua grande capacidade de utilização de própolis controlando mais facilmente o seu microclima interno. Assim sendo, um volume inadequado para as abelhas européias nidificarem na Europa, devido a dificuldade de controle do microclima, as abelhas africanas ocupam e o revestem rapidamente de própolis e cera (ANDERSON e col. 1976).

As condições climáticas mais amenas e a frequência maior de fontes de alimento permitiu a essas abelhas uma co-

leta menos exigente que às européias. Assim sendo as abelhas africanas rapidamente mudam de fonte quando se diminui a produção de alimentos, visitando um número maior de fontes em menos tempo (NUNES, 1979). Por outro lado, o ritmo de luminosidade diária nas regiões tropicais permitiu às abelhas saírem mais cedo e voltarem mais tarde, do que as das regiões temperadas, onde o período de iluminação era menor (KERR e col., 1970). A facilidade na manutenção do microclima e a maior oferta de fontes de alimentos, permitiram às abelhas tropicais, o armazenamento de grandes quantidades de alimentos. Por conseguinte a quantidade de cria também aumentou, gerando grandes populações de operárias e zangões o ano todo e frequentes épocas de produção de rainhas, levando as colônias a uma grande frequência de reprodução social (ANDERSON e col., 1976).

A capacidade de migração dessas abelhas também foi marcante (RIBBANDS, 1953; KERR E ARAÚJO, 1958, entre outros), já que dada a grande diversidade de habitats, quando em determinada região as condições se tornavam inadequadas, as abelhas migravam para outra mais propícia.

A frequência de grandes animais na África, que muitas vezes não eram predadores (ou eram eventualmente), mas que devido as suas dimensões podiam causar sérios danos às abelhas (danificando ou destruindo seus ninhos) exigiu da parte dessas uma grande capacidade de percepção, mobilização, ataque e perseguição para defesas de seu território obrigando-as a se tornarem irritadas e agressivas. Muitas vezes um animal de grande dimensões (como rinoceronte) acidentalmente destrói uma colméia, obrigando as abelhas a migrarem para outra região.

AS ABELHAS EUROPÉIAS NO BRASIL

As abelhas européias introduzidas no século passado, no Brasil (segundo NOGUEIRA NETO, 1972), carregavam consigo as características para permitirem sua sobrevivência em regiões temperadas com estações climáticas definidas, e disponibilidade de habitats e ninhos ecológicos tipicamente de ambientes temperados. Assim sendo, os tipos de locais escolhidos para nidificação dessas abelhas eram aqueles que mais se aproximavam dos ambientes temperados. O comportamento de

tais abelhas numa fonte de alimento, procurando esgotá-la totalmente, era de forma idêntica ao seu da europa. O controle do microclima da colméia também, em muito se assemelhava ao europeu.

Tais semelhanças conseqüentemente levaram estas abelhas a utilizarem pouco pontencial oferecido pela região neotropical, produzindo e armazenando quantidades de mel menores do que aquelas possíveis pela frequência de habitats e alimentos disponíveis. A frequência de zangões e enxames eram igualmente semelhantes às abelhas européias; já quanto às estratégias defensivas estas abelhas não manifestavam impulsos migratórios e eram muito mansas.

Ecologicamente as abelhas oriundas de regiões temperadas estavam pouco adaptadas aos trópicos sulamericanos. Basta observar que foram necessários 50 anos para que atravessassem o Estado de São Paulo de leste a oeste (NOGUEIRA NETO, 1972). O planalto brasileiro, o nordeste e a floresta amazônica tinham populações muito baixas de colméias européias que se distribuíam com frequência apenas no litoral e na região sul e sudeste do Brasil (KERR, informação pessoal).

A ORIGEM DAS ABELHAS AFRICANIZADAS

A chegada da abelha africana em que pese seu pequeno número (eram apenas 26 rainhas) mudou o panorama apícola brasileiro. Estas abelhas traziam consigo características que lhes conferiam alta adaptabilidade em regiões tropicais.

Tomando por base as diferenças ambientais existentes nas regiões neotropicais e a diferente densidade de populações de abelhas européias em cada região, as abelhas africanas provavelmente encontraram para sua expansão, as regiões descritas por Ab'Saber (1977): (1) o domínio tropical atlântico, caracterizado por mares de morros e chapadões florestados que ocupam todo o litoral do Rio Grande do Norte à Santa Catarina e ainda o interior de São Paulo, (2) o domínio dos cerrados caracterizados pelos chapadões do Brasil Central, bastante quentes e com períodos parcialmente secos, (3) o domínio dos planaltos de araucária, ocorrido no interior do estado do Paraná e Santa Catarina, (4) o domínio de coxilhas com pradarias mistas, no Rio Grande do Sul, (5) o domínio das caatingas, (6) o domínio do pantanal e (7) o do-

mínio equatorial amazônico. O complexo formado pelo norte do Maranhão e Piauí e Norte da Bahia formam ainda dois domínios pouco estudados assim como as áreas de transição entre o cerrado do Brasil Central e a Floresta Amazônica. A provável distribuição das abelhas européias nessas regiões antes do advento das africanas era o seguinte: no domínio tropical atlântico (1) a apicultura organizada se concentrava principalmente no nordeste e no centro do Estado de São Paulo e numa estreita faixa do interior do Rio de Janeiro. O restante da mata atlântica entre o Espírito Santo e o Rio Grande do Norte, toda a região de São Paulo (no Rio Paraná) e o Vale do Ribeira parecem ter contido praticamente abelhas em estado selvagem. O domínio dos planaltos de araucária (3) e de coxilhas com pradarias (4), ambos no Sul do país eram regiões de agricultura intensiva e apicultura organizada e tradicional. Os domínios do cerrado (2), da caatinga (5) e o amazônico (7) parece que abrigavam bem poucas colméias de abelhas européias.

A introdução dessas abelhas (africanas) no Brasil permitiu a formação de populações que ocuparam todas essas (GONÇALVES, 1974 a,b, 1975).

A COMPETIÇÃO ENTRE AS ABELHAS EUROPÉIAS E AFRICANIZADAS

Após o aparecimento das populações de abelhas africanizadas, estas passaram a competir com as abelhas européias puras nas regiões de sobreposição de subespécies. Segundo DOBZHANSKY (1944) os fatores que permitem a uma população levar vantagem sobre outras e conseqüentemente deslocá-las de seu habitat, são: mecanismo e hábitos reprodutivos superiores, melhores tipos, meios e capacidade de distribuição; densidade e capacidade de competição melhores.

Sobre os caracteres reprodutivos MARTINHO (1979) encontrou um valor reprodutivo aumentado de duas vezes no zangão africanizado, quando comparado com o europeu. NASCIMENTO JUNIOR (1981), observou uma produção anual de zangões africanizados enquanto muitos autores europeus, como RIBBANDS (1953) e outros, encontraram uma produção sazonal dos zangões europeus. Por outro lado, NASCIMENTO Jr. (1981), encon-

trou uma frequência anual de duas enxameagens por colméia nas abelhas africanizadas, enquanto que ALLEN (1965) em abelhas européias, na Europa, encontrou 3 enxames em 81 colméias em 4 anos.

A frequência muito alta de enxames encontrada por NASCIMENTO Jr. (1981) contribuiu também para demonstrar a superioridade das abelhas africanizadas quanto à sua dispersão nas regiões neotropicais. Os dados da velocidade de expansão dessas abelhas, mencionados por GONÇALVES (1975) vem a confirmar tais observações.

Além da velocidade de dispersão, as abelhas africanizadas apresentam também diferenças quanto a ocupação dos ambientes. KERR (1974) demonstrou que, em determinadas regiões do cerrado na mesma área de 1 Km², onde se encontravam 10 colméias européias equilibradas com o meio, encontrou-se após a ocupação das africanizadas, 100 colméias. Tal resultado segundo o autor sugere uma utilização mais eficiente dos recursos ambientais por parte dessas abelhas em relação às primeiras.

Os locais de instalação das colméias também diferem entre estas abelhas de forma que os locais utilizados pelas africanizadas são em muito maior número do que aqueles usados pelas européias (NASCIMENTO Jr. não publicado). Isto ocorre, em parte, devido a sua grande capacidade de utilização de própolis (WIESE, 1985). Assim sendo, nas regiões neotropicais, as abelhas africanas tem um melhor controle do microclima interno da colméia do que as européias (NASCIMENTO Jr. 1981).

Quanto à capacidade de defesa das abelhas africanizadas, estas tem características bem mais próximas das africanas do que européias (STORT, 1971, 1974). A frequência de migrações em condições ambientais adversas também é marcante, estas abelhas demonstrando uma aproximação com as africanas (NASCIMENTO Jr. 1981 e WINSTON e col., 1980).

A respeito do comportamento forrageiro KERR e col (1970), demonstraram que as abelhas africanizadas saem para o forrageamento mais cedo e se recolhem mais tarde que suas congêneres européias. BEIG e col (1972) encontraram que embora as abelhas italianas transportem maior quantidade de alimento, estas têm economia baseada em nível energético maior, o que lhes é desfavorável, principalmente na época de escas-

sez de alimento. Por sua vez NUNEZ (1974) encontrou que as abelhas africanizadas têm a capacidade de recrutar mais operárias para a fonte de alimento com maior eficiência do que as italianas. O mesmo autor em 1979 demonstrou que as abelhas africanizadas abandonam mais rapidamente a fonte com pouco alimento do que as européias que procuram esgotá-la ao máximo. Por último, NEVES e col (1978) observaram que as abelhas africanizadas são mais rápidas na fonte de alimento, tem maior velocidade de vôo e levam menos tempo para voltar ao local de alimento para nova coleta, quando comparadas com as européias.

Por outro lado NEVES e col. (1978), ao contrário de BEIG e col. (1972), encontraram que as abelhas africanizadas carregam maior quantidade de néctar que as européias enquanto LERNER (1984) ao contrário de KERR e col. (1970), não encontrou diferença com respeito ao horário de saída entre as diferentes abelhas; WINSTON (1979) encontrou um número de enxameagens muito maior do que aquele observado por NASCIMENTO Jr. (1981). Aliadas a essas diferenças, as informações, muitas vezes discrepantes, com respeito às características observadas por apicultores idôneos, acabou por solidificar ainda mais a idéia dessa variabilidade comportamental. Esses trabalhos acima citados comparando abelhas africanizadas e européias, embora procurassem gerar explicações, na verdade serviram, isto sim, para demonstrar a variabilidade ocorrida entre as próprias populações de abelhas africanizadas. Sem tais trabalhos seria impossível reconhecer os efeitos da seleção ecológica e as prováveis modificações nas frequências gênicas relativas entre estas populações. A repetição de trabalhos regionais porém, não permitirá uma explicação da estrutura da população, do comportamento, da ecologia e até da fisiologia dessas populações que nasceram da hibridação das abelhas européias com as africanas. Tampouco permitirá um aprimoramento da apicultura em bases científicas, em cada uma dessas regiões em que essas populações se instalaram. Para se responder tanto à questão acadêmica de estrutura das populações e do efeito da seleção bem como para aprimorar a apicultura no Brasil é necessário estudar tais populações nas diferentes regiões onde estas se instalaram.

Uma outra questão importante na influência do ambiente na resposta comportamental e ecológica das abelhas é a

diversidade das respostas em relação às diferentes áreas sem diferenças genotípicas entre as populações. Neste caso as mesmas abelhas apresentam comportamentos diferentes quando se encontram em diferentes regiões (Sul e Nordeste, por exemplo) É o caso obtido por BRANDEBURGO (1979) com respeito a resposta defensiva em abelhas no Sul e Nordeste do Brasil. Esta observação aumenta ainda mais as dificuldades de interpretar a estrutura da população das abelhas africanizadas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Parece lícito sugerir que o encontro da subespécie africana com as européias permitiu o aparecimento de muitas populações de abelhas híbridas com diferentes proporções gênicas, algumas com frequências gênicas semelhantes às africanas e outras vice-versa. Todas estas populações competiram entre si pelos habitats e pelas fontes de alimentos que ocorriam nas diferentes regiões do ambiente neotropical. Desta competição levaram vantagem algumas populações que possuíam determinadas combinações gênicas que foram genericamente denominadas de abelhas africanizadas. Estas combinações gênicas porém não produziram populações uniformes. Esta diversidade de populações de abelhas africanizadas aparentemente se deveu à heterogeneidade do ambiente neotropical, e à densidade da população das abelhas européias nas diferentes regiões brasileira antes do advento da abelha africana.

No primeiro caso, a heterogeneidade espacial, como há muito tempo se sabe, é bastante responsável pela variabilidade biológica (PIANKA, 1966). No segundo caso, o tamanho da população de abelhas européias também parece importante já que no Sul do Brasil a apicultura era organizada antes do aparecimento da abelha africana, o que significa que a frequência de genes característica de abelhas oriundas das regiões temperadas, era possivelmente diferente daquela ocorrida no Brasil Central, na caatinga e na floresta amazônica. Dentro dessa idéia é possível supor que ocorram maiores diferenças genéticas ecológicas e comportamentais entre as abelhas do Sul e do Norte do que entre aquelas do Nordeste e Centro Oeste.

Tais idéias porém, estão longe de serem confirmadas e para resolver a questão da variabilidade dessas popula

ções e conseqüentemente sua estrutura organizacional, é necessário estudá-las em suas diferentes regiões, associando características genéticas, bioquímicas, comportamentais, ecológicas e morfométricas, para em seguida, comparar entre si as diferentes populações das diferentes regiões. Para tanto é necessário que haja uma estratégia científica voltada para o trabalho de campo nas diferentes regiões em que ocorrem estas abelhas. Uma vez ocorrida tal disposição, poder-se-ia responder algumas questões interessantes de genética, ecologia, etologia e evolução bem como atingir meios para um aprimoramento real da apicultura nas regiões neotropicais.

BIBLIOGRAFIA

- AB'SABER, A. - 1977 - Domínios morfoclimáticos e fitogeográficos sulamericano. Mapa editado pelo Instituto de Geografia da USP.
- ALLEN, M.D. - 1965 - The behaviour of honeybees preparing to swarm. *Brit.J.Anim.Behav.* 4(1): 14-22.
- ANDERSON, R.H.; BUYS, B. and JOHANNSMIEB, M.F. - 1976 - Bee-keeping in South Africa. *Bulletin* nº 394. Department of Agricultural Technical Services.
- BEIG, D.; PISANI, J.F e KERR, W.E. - 1972 - Capacidade estomacal das abelhas aperiárias de duas subespécies de *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apoidea). *Ciência e Cultura*, 24 (5): 464-468.
- BRANDEBURGO, M.A.M. - 1979 - Estudo da influência do clima na agressividade da abelha africanizada. Dissertação apresentada a Universidade de São Paulo para obtenção de grau de Mestre em Genética, 146 páginas.
- BUTLER, C.G. - 1974 - The World of the honeybee, 226 pp. Collin clear-type Press London and Glasgow.
- BUTLER, C.G. - 1975 - La colonia de las abejas melíferas - Historia de su vida in *La Colmena y La Abeja Melífera*, ed by Dadant, Editorial Hemisferico Sur.
- ECKERT, J.E. and SHAN, F.R. - 1960 - Beekeeping. The Macmillan Company, N.Y.
- FREE, J. - 1967 - Seasonal regulations in the honeybee colony in *Regulation and Control in Living Systems* ed. by H. Kalmus.
- FREE, J. - 1977 - The Social Organization of Honeybees, 79pp Ed. by Edward Arnold.
- GONÇALVES, L.S. - 1974 a - The introduction of the african bees (*Apis mellifera adansonii*) into Brasil and some comments on their spread in South America. *Am.Bee Journal*, 114(11): 414, 415, 419.
- GONÇALVES, L.S. - 1974 b - Comments on the aggressiveness of the africanized bees in Brasil. *Am.Bee Journal* 114(12):

448-450.

- GONÇALVES, L.S. - 1975 - Do the africanized bees of Brazil only sting. *Am. Bee Journal* 115(1): 8,9,10 and 24.
- HAYDAK, M.H. - 1944 - The food of honey bees. *Report Iowa State Apiarist for the year ending Dec. 31,, 1943* pp. 68-72.
- KERR, W.E. - 1974 - Genetik des Polymorphismus bei Bienen 3º artigo pg. 94-109. de *Sozial polimorphismus bei Insekten*. Editor G.H. Schmidt. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart.
- KERR, W.E. e ARAUJO, V.P. - 1958 - Raças de abelhas da África. *Garcia de Orta*, 6(1): 53-59.
- KERR, W.E.; GONÇALVES, L.S.; BLOTTA, L.F. e MACIEL, H.G. - 1970 - Biologia comparada entre as abelhas italianas (*Apis mellifera ligustica*), africanas (*Apis mellifera adansonii*) e suas híbridas. *Anais do 1º Congresso Brasileiro de Apicultura*.
- LENGNETS, I. 1956 - Observation on the expulsion of drones. *Pchelovodstvo*, 33(10): 22-29. (resumo em inglês).
- MARTINHO, M.R. - 1979 - Competição entre zangões africanizados e italianos descendentes de rainhas e operárias no acasalamento livre e estudo da migração de espermatozoides para a espermateca da rainha. Tese apresentada à Universidade de São Paulo para a obtenção do grau de Doutor em Genética.
- NASCIMENTO JUNIOR, A.F. - 1981 - Estudo da influência de fatores ambientais no comportamento enxameatório, migratório e no desenvolvimento de colméias de abelhas africanizadas. Dissertação apresentada à Universidade de São Paulo para a obtenção do grau de Mestre em Genética, 186 páginas.
- NEVES, L.A.M.; STORT, A.C.G. e CHAUD=NETO, J. - 1978 - Observações comparativas entre abelhas africanizadas (*Apis mellifera adansonii*) e italianas (*Apis mellifera ligustica*) em relação ao comportamento de coleta de alimentos. *Anais do II Congresso Lot. Iber. Am. Mar Del Plata (no prelo)*.
- NOGUEIRA NETO, P. - 1972 - Notas sobre a história da apicul-

* tura brasileira em Manual de Apicultura org. por J.M.F. de Camargo 252 pg. Editado pela Editora Agronômica Ceres, Brasil.

NUNEZ, J. - 1974 - Estudio cuantitativo del comportamiento de **Apis mellifera ligustica** Spinola, y **Apis mellifera adansonii** (atreille: factores energéticos e informacionales condicionantes y estrategia del trabajo recolector. *Ciência e Cultura* 26 (8): 786-790.

NUNES, J. - 1979 - Comparative study of thermoregulation between european and africanized **Apis mellifera** in Brazil. *J. Apic. Res.* 18(2): 116-121.

PHILLIPS, E.F. and DEMUTH, G. - 1915. Outdoor wintering of bees. *U.S.D.A. Farwers Bull.* 695.

PIANKA, E.R. - 1966 - Latitudinal gradients in Species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, 100:33-46.

RIBBANDS, C.R. - 1953 - The behaviour and social life of honeybees. London Res. Association.

RUTNER, F. - 1975 - Los razos de abejas de Africa. XXV Congr. Apimondia, 347-367.

STORT, A.C.G. - 1971 - Estudo Genético da Agressividade de **Apis mellifera**. Tese apresentada à Universidade de São Paulo para obtenção do grau de Doutor em Genética. 166 páginas.

STORT, A.C.G. - 1974 - Genetic study of aggressiveness of two subspecies of **Apis mellifera** in Brasil. I some testes to measure aggressiveness. *J. Apic. Res.* 13(1): 33-38.

WIESE, E. - 1985 - Nova Apicultura, Livraria e Editora Agropecuaria Ltda. 493 páginas.

WILSON, E. - 1975 - Sociobiologia, la nueva sintesis. Editora Omega S.A., Barcelona.

WINSTON, M.L. - 1979 a - Intra-Colony demography and Reproductive Rote of the Africanized Honeybee in South America. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4, 279-292.

WINSTON, M.L.; OTIS, G.M. and TAYLOR JR, O.R. - 1979 b Abs-

conding behaviour of the africanized honeybee in South America. *J. Apic. Res.* 18(2): 85-94.

ADAPTAÇÕES FISIOLÓGICAS DO COMPORTAMENTO TRANSIÇÃO ÁGUA-TERRA

*Augusto Shinya Abe

A vida surgiu na água e os animais, tanto invertebrados como vertebrados, passaram a ocupar o meio terrestre já na era Paleozóica. Nesta era, os dias eram mais curtos, contando-se 425 a 400 por ano, daí as menores oscilações dos parâmetros físicos como a temperatura, por exemplo (Randall et al., 1981).

A composição do ar atmosférico também variou no período geológico, tendo ocorrido considerável redução na variedade de peixes no fim dos períodos Devoniano e Permiano, em decorrência da queda do teor de oxigênio do ar e da água, fato conhecido como "a crise do Paleozóico médio" (Tappan, 1974).

Considerando-se um dado volume, o ar atmosférico contém cerca de 30 vezes mais oxigênio que a água e esta diferença se acentua com o aumento da temperatura. Acresce ainda o fato de que o ar muito menos viscoso e pesado que a água, requerendo menor gasto energético no processo respiratório. A hipóxia das águas foi provavelmente a força seletiva mais importante na evolução da respiração aérea dos peixes e, como hoje, deve ter sido mais característica dos ambientes dulceaquícolas que dos mares, onde o teor de oxigênio raramente varia (Dejours, 1975). Nos invertebrados a ocupação do ambiente terrestre deve ter se dado também através da zona intertidal ou estuarina, como nos decapodas (Bliss, 1968).

Muitos dos animais terrestres estão bem adaptados a este meio, mas alguns ainda apresentam características de transitoriedade, com grande dependência da água para sobreviverem. No caso dos vertebrados com estas características, o órgão respiratório é utilizado para a extração do oxigênio, enquanto que a pele na veiculação do gás carbônico, ions e H⁺ (Randall et al., 1981; Cameron, 1978). A troca gasosa pela pele acarreta em considerável perda de água evaporativa (Schmidt-Nielsen, 1969). Esta é a principal razão pela qual

* Instituto de Biociências, UNESP - Rio Claro, Depto. de Zoologia.

os animais de respiração cutânea estão confinados a ambientes úmidos e, embora possam viver em desertos, ocupam sempre microambientes hídricos ou métricos (Edney, 1954; Laverack, 1963; Bentley, 1966).

Em muitos ecossistemas as condições do ambiente são sazonalmente variáveis, com períodos secos e úmidos, fato que restringe sua ocupação ou o tempo de atividade dos animais que aí vivem. A alternância de duas estações contrastantes, se por um lado representam sérios riscos, traz também vantagens com a reduzida competição e maior disponibilidade de nichos durante a época favorável (Pianka, 1974). Evidentemente, os animais com características de transitoriedade são os mais susceptíveis a uma estação seca, por exemplo.

Em grande parte da região sudeste do Brasil predomina o clima semi-úmido, com duas estações bem marcantes, uma seca e outra chuvosa (Alonso, 1977). Nesta região os animais mais como insetos, anfíbios, répteis e aves são abundantes durante a estação chuvosa escasseando ou desaparecendo no período seco. É bem conhecido o fato de que muitas aves só são vistas durante o verão, como as tesourinhas (*Tyrannus savana*) e o siriri (*Tyrannus melancholicus*), bem como outras aves como o coleirinha e tsiu. Muitas destas espécies migram durante o período seco e frio (Sick, 1984), que caracteriza o inverno do sudeste. Os demais, como os invertebrados, anfíbios e répteis, não tem a mobilidade das aves e devem recorrer a outras estratégias para contornarem a estação seca.

Os anfíbios, por suas características respiratórias e pouca mobilidade, são geralmente encontrados junto a coleções de água. Nestes vertebrados, no entanto, pode-se distinguir vários graus de terrestrialidade, seja pela capacidade de viver em ambientes mais xéricos (Bentley, 1966) ou por abreviarem a fase aquática (Lutz, 1947; Crump, 1974). Assim, perda de água evaporativa pode ser variável e muitas vezes, relacionadas ao ambiente ocupado (Schoemaker e Nagy, 1977). Algumas espécies de anfíbios, como *Chiromantis*, da África e *Phyllomedusa*, da América do Sul, por exemplo, apresentam uma taxa de perda de água evaporativa similar à dos lagartos, graças ao expediente de esfregarem uma secreção contendo lipídios pela superfície do corpo (Drewes et al., 1977; McClanahan et al, 1978). A maior terrestrialidade confere a estas espécies de anfíbios aptidão para ocuparem am-

bientes com menos competidores e, muitas vezes, um nicho mais amplo.

Em várias regiões do Brasil, como no sudeste, é bem característica pelo canto a rã assobiadeira (*Leptodactylus fuscus*), que habitam as formações abertas, muitas vezes bem distante de coleções de água permanente. Menos abundante e de canto não tão notório, é a rã *Physalaemus fuscomaculatus*, que habita os mesmos ambientes que a espécie precedente e possui calosidades nas patas posteriores, utilizadas para enterrar-se no solo. A perereca *Hyla fuscovaria* também é encontrada distante da água e muitas vezes em sintopia com *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus*, embora seja mais comum em locais com vegetação mais arbustiva. Estas três espécies de anfíbios se reproduzem durante a estação chuvosa, sendo que *P. fuscomaculatus* tem o período reprodutivo mais curto que as demais.

É interessante notar as estratégias e o comportamento destes anuros para enfrentarem a estação seca, quando permanecem inativas e em dormência. A perereca *H. fuscovaria* busca abrigo em cupinzeiros ou sob troncos caídos e, junto a habitações humanas, em tubulações como as do esgoto. Os cupinzeiros retêm umidade, graças a estrutura de suas paredes externas e tamponam os efeitos das oscilações térmicas, pois funcionam como um sistema de "ar condicionado" (Luscher, 1961). Como possui discos adesivos nos dedos das patas, esta perereca pode pousar em uma maior variedade de substratos, mesmo os verticais, ampliando a utilização de abrigos durante a estação seca.

As rãs *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus* enterram-se no solo, frequentemente na mesma área, à profundidades que variam de 20 a 30 cm e assim permanecem todos o período estival. A temperatura dos cupinzeiros onde se abriga *H. fuscovaria* pode sofrer apenas pequenas variações, mas em relação as duas rãs pode não ocorrer o mesmo, devido a profundidade que se enterram. Evidentemente a cobertura vegetal poderia tamponar um pouco os efeitos extremos da temperatura e a amplitude de oscilação térmica depende da natureza do solo, se mais ou menos arenoso, da quantidade de matéria orgânica, da profundidade considerada etc. À medida que se aprofunda, as variações diárias de temperatura vão se tornando cada vez mais discretas, até que nem se façam sentir, mesmo as oscilações

sazonais. A temperatura dos locais onde as rãs *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus* foram encontrados em estivação foi medida em diferentes níveis, traçando-se o perfil térmico em função da profundidade a diferentes horas do dia.

Para se avaliar a amplitude de variação a que estas seriam sujeitas as rãs estivais, termômetros de máxima e mínima foram enterrados ao mesmo nível de profundidade em que estes animais foram encontrados e mantidos durante grande parte do período estival. A temperatura do ambiente e das rãs foi também medido durante a época da atividade, ou seja no verão.

O metabolismo dos anfíbios, como o dos demais pecloterms varia com a temperatura (Bullock, 1955). A elevação da temperatura acarreta um aumento do metabolismo, que se reflete em maior consumo de oxigênio e queima das reservas. Esta queima é desnecessária e desinteressante para um animal inativo, sem condições de repor as energias, como no caso das rãs estivais. Portanto, o aumento da temperatura no horizonte do solo em que as rãs estão enterradas implicaria em um aumento desnecessário do metabolismo, com o risco de esgotar o estoque de reservas utilizadas na manutenção durante o período estival.

As variações térmicas diárias nunca atingiram grande amplitude à profundidade em que as rãs foram encontradas, embora à superfície do solo as oscilações fossem consideráveis. Os termômetros de máxima e mínima indicaram que as variações da temperatura entre 20 e 30 cm de profundidade foram de 16° - 17° a 22°-24°C. As medidas com sonda confirmaram estes valores, embora com variações menores nos ciclos diurnais. Ao nível do solo, no entanto, a temperatura oscilou, não raro, entre 4° e 30°C em um mesmo dia.

Durante o verão, a temperatura das rãs e de seus abrigos variaram de 17° a 29°C. A medida da temperatura corpórea não diferiu do ambiente circundante nas rãs em repouso. Quando em movimento, foram registradas pequenas diferenças, atribuíveis ao local em que a rã se encontrava instantes antes das medidas serem tomadas.

Para se aferir os efeitos da temperatura sobre as rãs, foi medido o metabolismo basal, aferido pelo consumo de oxigênio em um grupo de animais ativos e outro estival. O consumo de oxigênio reflete as condições do organismo como

um todo, o gasto energético dispendido na manutenção e desempenho das diversas funções (Dejours, 1975). As Figs. 1 e 2 mostram as respostas das rãs estivais e ativas submetidas a temperaturas que normalmente experimentam ao longo do ano. A Fig. 1, das rãs ativas, mostra a curva que normalmente se observa em animais pecloterms (Richards, 1973), isto é, a elevação da temperatura implica em um concomitante aumento do consumo de oxigênio. No entanto, na Fig. 2 esta curva não se altera entre 20° e 25°C, indicando que o consumo de oxigênio não é afetado pela temperatura nesta faixa. Às demais temperaturas, a curva segue o padrão registrado para o verão, embora o metabolismo seja mais baixo em valores absolutos.

A insensibilidade do metabolismo entre 20° e 25°C em *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus* efetivamente indica interessante adaptação fisiológica ao hábito de estivarem. Se a taxa metabólica fosse mantida ao nível registrado durante o verão as reservas não seriam suficientes para a manutenção dos animais por vários meses, que é o período de duração da estivação. Para a manutenção durante o período de dormência, os anfíbios utilizam lipídios, principalmente triglicerídeos, armazenados nos corpos gordurosos e carcaça (Fitzpatrick, 1976). Às baixas temperaturas, como entre 15° - 20°C, o aumento do metabolismo não implica em maior desgaste da reserva. Entre 20° e 25°C, porém, o aumento do metabolismo é bastante acentuado nas duas espécies de rãs, durante o verão. Se o aumento fosse da mesma ordem, quando em estivação, as reservas de gordura seriam rapidamente esgotadas. Considerando-se um armazenamento na ordem de 9-10% do peso corpóreo, as reservas durariam 11 meses em temperaturas próximas de 15°C, mas apenas 3,5 meses entre 20° - 25°C, com a taxa metabólica registrada durante o período de atividade. A insensibilidade térmica entre 20° e 25°C, portanto, implica em considerável economia das reservas. Convém lembrar, que à profundidade das rãs em estivação foram registradas temperaturas de até 24°C, que implica em grande aumento do metabolismo, aumento este desnecessário, uma vez que o animal se encontra em dormência.

A redução do consumo de oxigênio em anuros estivais foi também registrada em formas do deserto, como os do gênero *Scaphiopus* (Seymour, 1973; Whitford e Metzger, 1976) e em *Pyrycephalus adpersus*, ranídeo de ampla distribuição nas

savanas africanas (Loveridge e Withers, 1981). As causas da grande redução do consumo de oxigênio nestas espécies são desconhecidas e a acidose dos tecidos parece só ocorrer em espécies que formam o casulo (Withers, 1978; Loveridge e Withers, 1981). É interessante notar esta redução na taxa metabólica durante a estivação, mesmo em famílias de anfíbios diferentes e de ecossistemas diversos, mas com uma mesma pressão em comum, a seca. No caso de *L. Fuscus* e *P. fuscomaculatus* a seca deve agir de forma bastante seletiva. Durante o verão as rãs dispersam ativamente, favorecidas pelas chuvas, temperaturas elevadas, que conferem maior atividade e disponibilidade de alimento, pois os insetos são bem mais abundantes nesta época do ano (Denlinger, 1980). Com a aproximação da estação seca, aumentam os riscos da dessecação, a oferta alimentar diminui e a temperatura cai bastante durante a noite, período em que as rãs são ativas. Com isto, as rãs enterram-se para a estivação e a profundidade em que se enterram deve ser um fator limitante. Aquelas que ficam a pequenas profundidades estarão mais sujeitas às oscilações térmicas que poderão limitar os indivíduos ou esgotar consideravelmente suas reservas. Ao retorno da estivação, as rãs com menor quantidade de reserva disponível levarão um maior tempo para recuperá-la, atrasando ou diminuindo a possibilidade de reprodução, pois os lipídios estocados servem também para a produção de gametas (Fitzpatrick, 1976). Neste caso, os indivíduos que não se enterram a uma profundidade a salvo das oscilações térmicas, mas são dotadas de um mecanismo de compensação do metabolismo apresentam maior aptidão para ocupar estas regiões de estações contrastantes.

Os adultos de *L. fuscus*, *P. fuscomaculatus* e *H. fuscovaria* conseguem sobreviver bem às condições de seca e podem buscar abrigos, apesar dos riscos a que estão expostos. Os girinos destas espécies, porém, que se desenvolvem em poças temporárias estão sujeitos a riscos ainda maiores. Em primeiro lugar, a duração da poça deve ser suficientemente longa, para que o girino possa completar a metamorfose. Além disso, as águas estagnadas podem ser muito pobres em oxigênio e a temperatura pode elevar-se consideravelmente em poças rasas. Os girinos estão à mercê de todos esses azares sem a possibilidade de locomoção, em busca de condições mais amenas, que possibilitem a sobrevivência.

A observação de girinos em poças temporárias, principalmente *L. fuscus* e *H. fuscovaria*, revela fatos interessantes. A forma dos girinos destas espécies são bem diferente; os de *L. fuscus* tem o corpo ovalado e deprimido dorso-ventralmente, a cauda longa, provida de nadadeira baixa. Os girinos de *H. fuscovaria* tem o corpo e nadadeira caudal altos, lateralmente achatados (Fig. 3).

O teor de oxigênio não é, aparentemente, fator limitante. Os girinos destas espécies sobem periodicamente à superfície, *L. fuscus* com mais frequência durante a noite, quando são mais ativos. Com este expediente, devem retirar uma quantidade suplementar de oxigênio do ar, como em várias espécies de peixes de respiração bimodal que vivem em águas hipóxicas (Randall et al., 1981).

Como os corpos de água temporária podem ser pequenos e frequentemente rasos, a temperatura pode se elevar a valores letais. *H. fuscovaria* só é encontrada em coleções de água mais profundas, pois a forma do girino desta espécie revela serem nadadores de meia água e não de fundo, como os de *L. fuscus*. Nunca foram observados girinos de *H. fuscovaria* em poças com profundidade inicial de 2-3 cm. Nas poças profundas, há uma estratificação da temperatura e o fundo raramente atinge valores elevados. Em poças rasas, porém, foram registradas temperaturas de 44°C, junto aos girinos.

Baseados em temperaturas medidas em várias poças temporárias de diferentes tamanhos e profundidades, foram conduzidos experimentos de tolerância térmica em girinos de diferentes estágios de *L. fuscus* e *H. fuscovaria*. Os girinos de *H. fuscovaria* toleram exposições de até 30 minutos a 42°C, condição em que 50% da amostra de estudo sucumbia. Para *L. fuscus* em idênticas condições, a temperatura letal foi de 44°C (Ragusa Neto e Abe, 1985).

Com a temperatura elevada e superfície grande em relação ao volume, as poças temporárias tem uma elevada taxa de evaporação e duração geralmente curta. Quando as poças secam, os girinos procuram refúgios sob qualquer abrigo que possam encontrar, como detritos vegetais, pedras ou frestas no barro. Nestes abrigos muitas vezes sobrevivem até a próxima chuva. Em experimentos de exposição ao ar, os girinos da perereca *H. fuscovaria* resistiram por 24 horas a 27° - 28°C. Os girinos de *L. fuscus*, mantidos em idênticas condi-

ções, resistiram por 216 horas, quando o experimento foi interrompido, pois os animais poderiam sucumbir por inanição e não devido a exposição ao ar, mascarando os resultados. Tanto nos experimentos de tolerância à temperaturas elevadas, como nos de exposição ao ar, os girinos sobreviventes metamorfosearam normalmente, indicando que as condições extremas não afetaram o desenvolvimento até esta fase.

Estes experimentos demonstraram que há diferentes níveis de tolerância à temperatura e exposição ao ar em *H. fuscovaria* e *L. fuscus*. Os girinos da rã estão melhor adaptados que os da perereca, apresentando maiores condições para a ocupação de ambientes terrestres. Além disso, *L. fuscus* desova em massa de espuma, sob a qual os girinos iniciam o desenvolvimento mesmo sem água. Quando com as chuvas tornam-se as poças, os girinos já estão um tanto desenvolvidos, abreviando o tempo de permanência na água. Parece pouco provável que os girinos destas espécies entrem em competição pelos recursos das poças temporárias. A forma do corpo e a posição da boca indicam que devem partilhar os recursos mais que competir por eles. Acresce ainda, o fato de que as poças temporárias, por suas próprias características, não possuem uma fauna residente estabelecida, como as coleções de água permanente e os recursos, embora breves, devem ser abundantes. A elevada temperatura reinante nas poças, normalmente de 30° a 37°C durante o dia, associada ao alimento abundante, devem acelerar a fase larval destes anfíbios. Como sugerem Goin, Goin e Zug (1978) a fase em anfíbios parece ser acelerada pelo efeito da temperatura elevada. Deve-se ainda considerar, que os anfíbios que se reproduzem em poças temporárias foram selecionados no sentido de encurtarem o período larval (Porter, 1972).

Entre os invertebrados terrestres, as minhocas (oligoquetos) representam um grupo com características semelhantes aos animais de água doce, no tocante ao balanço hídrico (Ramsay, 1949). Como nos anfíbios, as trocas gasosas se dão pela superfície corpórea, com a diferença de que nas minhocas não há um outro órgão respiratório. Por esta característica, os oligoquetos dependem de ambientes úmidos para as trocas gasosas (Laverack, 1963). Como a umidade do solo pode variar sazonalmente, muitas espécies de minhocas estivam enrodilhadas em câmaras esféricas, forradas ou não de mu

co (Laverack, 1963; Righi, 1971, 1972). Em algumas espécies, como no minhocoçu *Glossoscolex paulistus*, do estado de São Paulo, este comportamento está diretamente relacionado com a umidade do solo. Se a condição de seca perdurar, esta espécie pode permanecer em estivação por período superior a 1 ano.

G. paulistus vive na mesma região onde foram conduzidas as observações com as rãs *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus*, mas em solos com diferentes características. Um grupo de minhocoçús foi coletado durante a estivação e cuidadosamente de forma a não perturbar o estado de dormência dos animais. Para tanto, foram acondicionados em potes de barro cru, confeccionados com o solo do próprio local de coleta. Os minhocoçús foram então mantidos em câmaras climáticas, à mesma temperatura registrada no campo e periodicamente utilizados nos experimentos. O procedimento para a medida da temperatura no campo foi o mesmo daquele empregado no caso das rãs. Os minhocoçús, porém, estiveram a uma profundidade maior, variando de 30 a 50 cm.

A comparação entre minhocoçús ativos e estivais revelou que há uma considerável redução da taxa metabólica durante a dormência. Considerando-se animais de mesmo peso, o consumo de oxigênio foi mais que o dobro nos minhocoçús ativos. No entanto, não houve uma faixa de insensibilidade térmica do metabolismo (Fig. 4), como observado nas rãs *L. fuscus* e *P. fuscomaculatus*. Quando se considera que as características térmicas do solo são diferentes daqueles em que vivem as rãs e a profundidade em que *G. paulistus* estiva, parece pouco provável que o minhocoçu esteja sujeito a variações térmicas de mais que alguns graus centígrados.

O retorno da estivação depende das primeiras chuvas que encharcam o solo à partir da superfície. Com isto, os minhocoçús estivando a menores profundidades são os primeiros a entrarem em atividade, compensando, desta forma, um eventual aumento do metabolismo por efeito da temperatura (Abe e Buck, 1985). Em *G. paulistus*, à semelhança de muitos anfíbios já mencionados, a estratégia durante a dormência é a de redução da taxa metabólica.

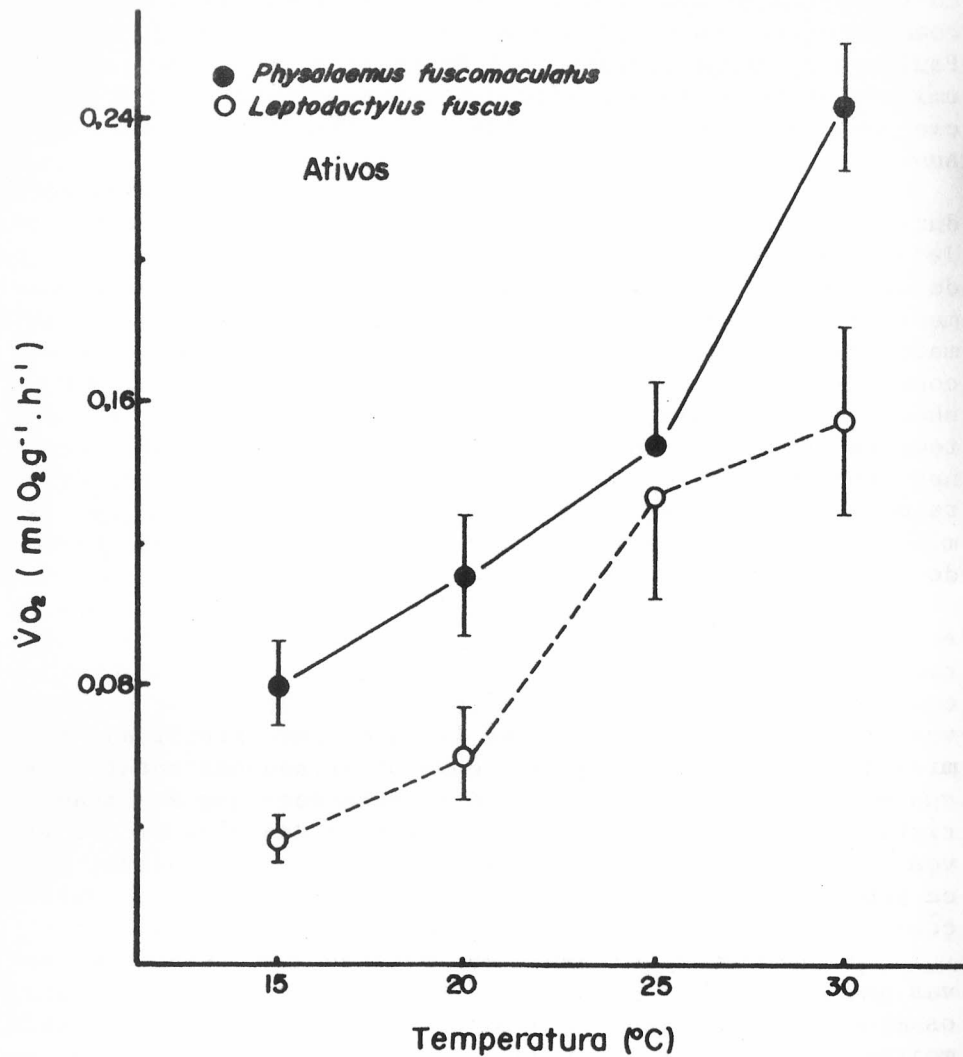


Figura 1 - Relação entre o consumo de oxigênio em função da temperatura em *L.fuscus* e *P. fuscomaculatus* ativos. O consumo de oxigênio aumenta continuamente em função da temperatura, padrão típico dos animais pecilotermos. Os Circulos representam as médias e as barras o desvio padrão.

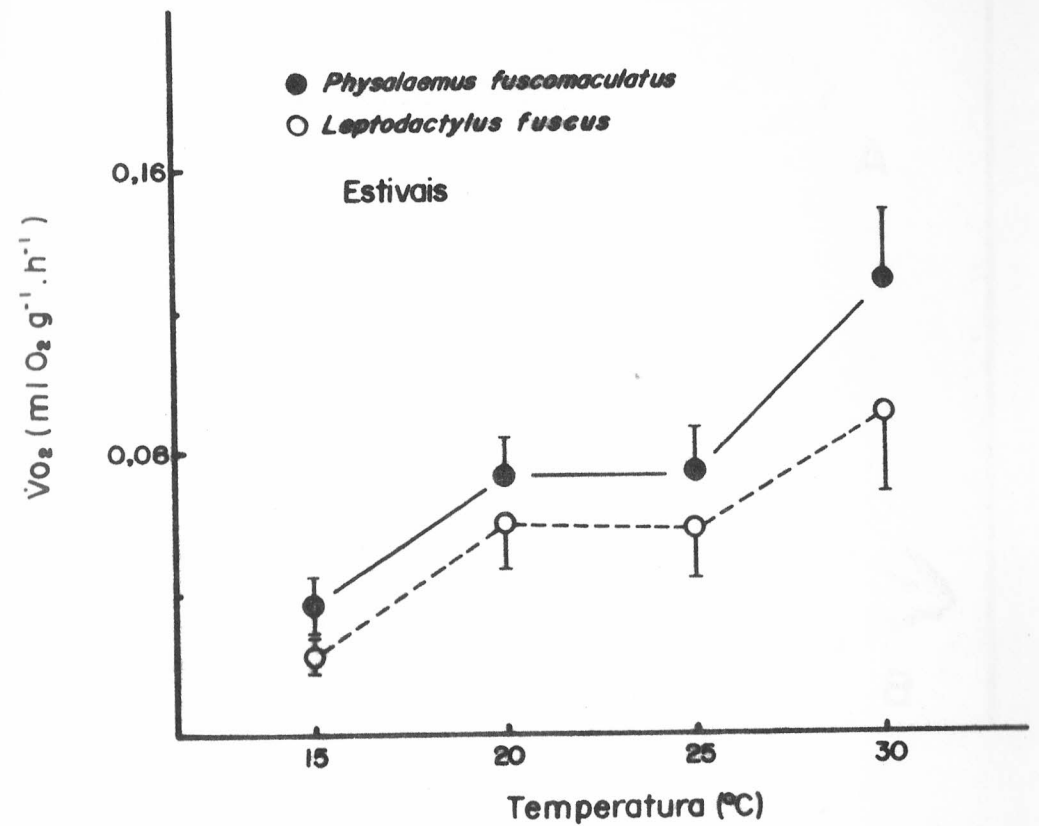


Figura 2 - A mesma relação da Fig. 1, em rãs estivais. Note a insensibilidade do metabolismo na faixa de temperaturas máximas registradas no horizonte em que as rãs foram encontradas em estivação. Símbolos como na Fig.1.

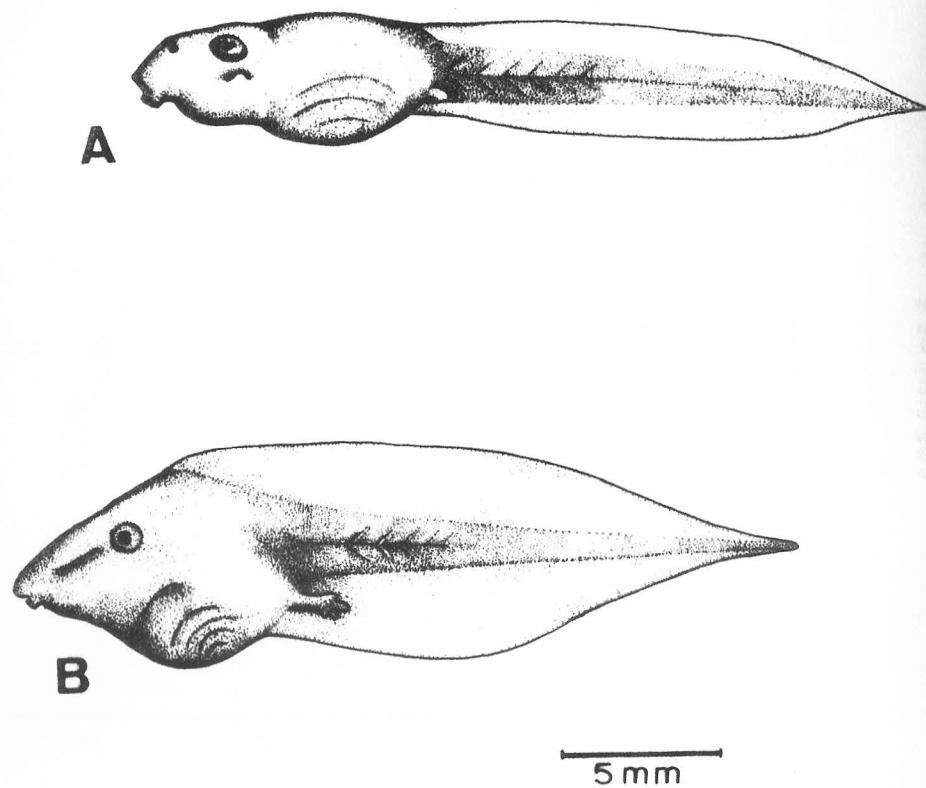


Figura 3 - Girinos de poças temporárias. A - *L. fuscus*, corpo achatado e explora o fundo da poça, estágio 32 B *P. fuscomaculatus*, corpo alto e nadador de meia água, estágio 36.

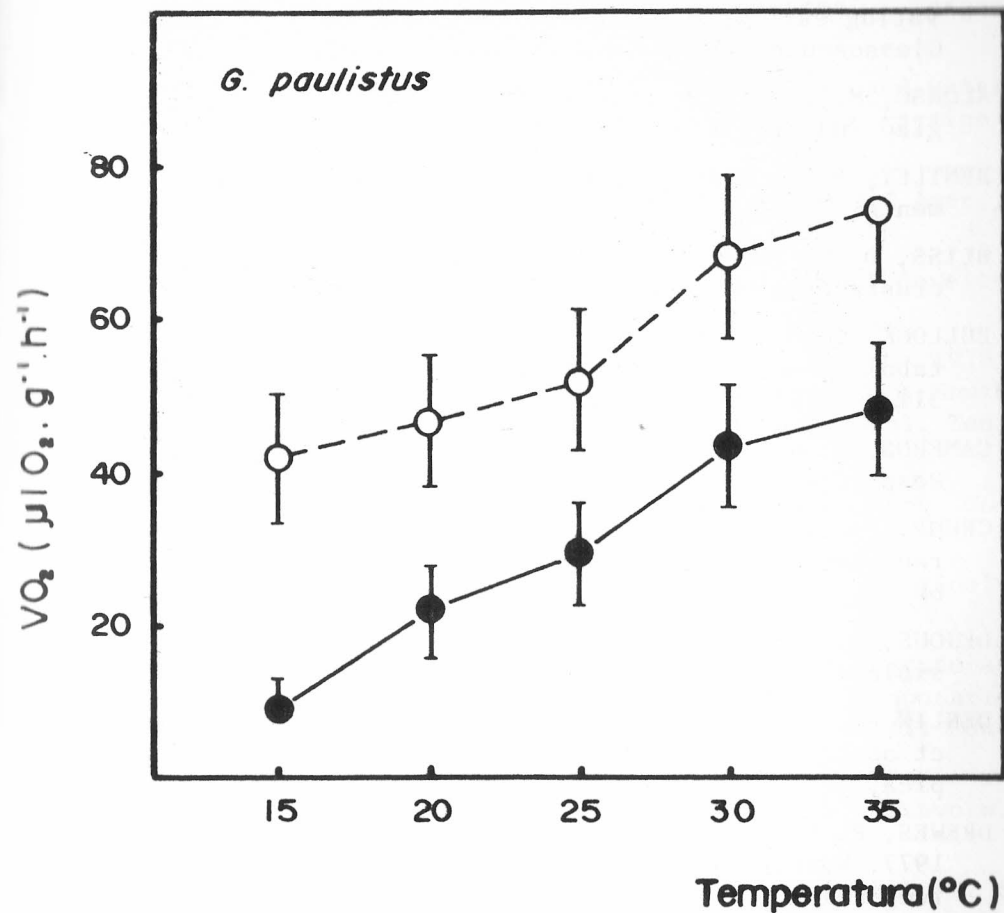


Figura 4 - Consumo de oxigênio em função da temperatura em minhocaçús ativos (círculos vazios) e estivais (círculos cheios). Os animais estivais apresentam contínuo aumento do consumo de oxigênio, mas bem reduzido quando comparado ao dos ativos. Símbolos como nas Figs. 1 e 2.

BIBLIOGRAFIA

- ABE, A.S. e BUCK, N. 1985. Oxygen uptake of active and aestivating earthworm *Glossoscolex paulistus* (Oligochaeta, Glossoscolecidae). *Comp. Biochem., Physiol.*, 81A: 63 - 66.
- ALONSO, M.T.A. 1977. Vegetação. In "Geografia do Brasil - Região Sudeste" Ed. IBGE, Rio de Janeiro: 91 - 118.
- BENTLEY, P. J. 1966. Adaptations of Amphibia to arid environments. *Science*, 152: 619 - 623.
- BLISS, D. E. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. *Am. Zoologist*, 8: 355 - 392.
- BULLOCK, T. H. 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, 30: 311 - 342.
- CAMERON, J. N. 1978. Regulation of blood pH in teleost fish. *Respir. Physiol.*, 33: 129 - 144.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in tropical anuran community. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, (61): 1 - 68.
- DEJOURS, P. 1975. "Principles of comparative respiratory physiology" North-Holland Publ. Co. Amsterdã. xvi + 675.
- DENLINGER, D.L. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in the Nairobi National Park, Kenya. *Biotropica*, 12: 100 - 106.
- DREWES, R. C.; HILLMAN, S.S.; PUTNAN, R.W. E SOKOL, O.M. 1977. Water, nitrogen and ion balance in the African tree frog *Chiromantis petersi* Boulenger (Anura: Rhacophoridae) with comment on the structure of the integument. *J. Comp. Physiol.*, 116: 257 - 267.
- EDNEY, E.B. 1954. Woodlice and the land habitat. *Biol. Rev.*, 29: 185 - 219.
- FITZPATRICK, L.C. 1976. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians. *Amer. Zool.*, 16: 725 - 732.
- GOIN, C.J., GOIN, O.B. e ZUG, G.R. 1978. "Introduction to Herpetology". 3 ed., W. H. Freeman e Co, São Francisco, xi + 378.
- LAVERACK, M.S. 1963. "The physiology of earthworms". Pergamon Press, Londres, xi + 206.
- LOVERIDGE, J. P. e WITHERS, P. C. 1981. Metabolism and water balance of active and cocooned african bullfrog *Psychicephalus adspersus*. *Physiol. Zool.*, 54: 203 - 214.
- LUSCHER, M. 1961. Air-conditioned termite nests. *Sci. Amer.*, 205: 138 - 145.
- LUTZ, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia* (4): 242 - 252.
- McCLANAHAN, L. L., Stinner, J. N. e Shoemaker, V. H. 1978. Skin lipids water loss, and energy metabolism in a South American tree frog (*Phyllomedusa sauvagei*). *Physiol. Zool.* 51: 179 - 187.
- PIANKA, E. R. 1974. "Evolutionary ecology" Harper e Row, Nova York, viii + 356.
- PORTER, K.R. 1972. "Herpetology", W. B. Saunders Co. Filadélfia, xi + 524.
- RAGUSA NETO, J. e ABE, A. S. 1985. Tolerância a temperaturas elevadas e exposição ao ar em girinos de poças temporárias (Anura, Leptodactylidae, Hylidae). *Resumos do XII Congresso Brasileiro de Zoologia*: 288.
- RAMSAY, J. A. 1949. The osmotic relations of the earthworm. *J. Exp. Biol.*, 26: 46 - 56
- RANDALL, D. J.; BURGGREN, W.W., FARREL, A.P. E HASWELL, M. S. 1981. "The evolution of air breathing in vertebrates". Cambridge Univ. Press, Cambridge, 133.
- RIGHI, G. 1971. Sobre a família Glossoscolecidae (Oligochaeta) no Brasil. *Arq. Zool. São Paulo*, 20: 1 - 95.
- RIGHI, G. 1972. Bionomic considerations upon the Glossoscolecidae (Oligochaeta). *Pedobiologia*, Bd. 12: 254 - 260.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1969. The neglected interface: the biology of water as a liquid gas system. *Q. Rev. Biophys.*, 2:

- SEYMOUR, R. S. 1973. Energy metabolism of dormant spadefoot toads (*Scaphiopus*). *Copeia* (3): 435 - 445.
- SCHOEMAKER, V. H. e NAGY, K. A. 1977. Osmoregulation in amphibians and reptiles. *Ann. Rev. Physiol.*, 39: 449 - 471.
- SICK, H. 1984. "Ornitologia brasileira". Ed. Univ. Brasileira, Brasília, xxii + 827, 2 vols.
- TAPPAN, H. 1974. Molecular oxygen and evolution. In "Molecular oxygen in biology", O. Hayaishi ed., North Holland, Amsterdã: 81 - 135.
- WHITFORD, W. G. E MELTZER, K. H. 1976. Changes in O₂ consumption, body water and lipid in burrowed desert juvenile anurans. *Herpetologica*, 32: 23 - 25.
- WITHERS, P. C. 1978. Acid-base regulation as a function of body temperature in ectothermic toads, heliothermic lizard, and a heterothermic mammal. *J. Thermal. Biol.*, 3: 163 - 171.

Jorge Jim*

Os anfíbios anuros são cosmopolitas, exceto para as latitudes do extremo norte, Antártica e maioria das ilhas oceânicas e conhecem-se 275 gêneros com cerca de 2.700 espécies colocadas em 20 famílias. A maior diversidade é encontrada nas regiões tropicais e 60% das famílias ocorrem no Novo Mundo (DOWLING & DUELLMAN, 1978). DUELLMAN (1975) inclui, na sua proposição, seis famílias viventes na subordem Archaeobatrachia (Leiopelmatidae, Discoglossidae, Pipidae, Rhinophrynidae, Pelobatidae e Pelodytidae) e quatorze na subordem Neobatrachia (Myobatrachidae, Leptodactylidae, Bufonidae, Brachycephalidae, Rhinodermatidae, Dendrobatidae, Pseudidae, Hylidae, Centrolenidae, Microhylidae, Sooglossidae, Ranidae, Hyperoliidae e Rhacophoridae). Trinta por cento das famílias são endêmicas do Novo Mundo (Leptodactylidae, Brachycephalidae, Rhinodermatidae, Dendrobatidae, Pseudidae e Centrolenidae).

A distribuição da Herpetofauna se dá, conforme HEATWOLE (1982), por efeito climático direto, estrutura vegetal e tipo de habitat. Segundo COCHRAN (1967), os anfíbios anuros encontram-se adaptados a quase todos os tipos de condições de vida. Alguns são exclusivamente arborícolas, nunca descendo ao chão. Podem ser encontrados desde a floresta até ambientes desérticos com muito pouca vegetação e desde baixa das úmidas até grandes altitudes. Com relação a corpos d'água, se atribuirmos arbitrariamente três parâmetros para cada um dos três aspectos básicos, como a duração, a movimentação da água e tamanho, teremos 27 combinações três a três entre os parâmetros. Na região de Botucatu não ocorrem todas essas combinações, contudo, verificamos que, em 42 espécies estudadas, houve uma "hierarquia" na ocupação dos corpos d'água, demonstrando que há graus diferentes de preferência. Desta forma possibilitando a coexistência de um número relativamente grande de espécies na região (JIM, 1980).

Os anfíbios anuros podem ainda se distribuir ao longo do ano quanto às suas atividades. A grande maioria das espécies registradas na região de Botucatu ocorrem na época

* Depto. de Zoologia - IBMA - UNESP "Campus" de Botucatu

mais quente e úmida do ano, quando há um aumento na quantidade de corpos d'água devido às chuvas, bem como aumento na oferta de alimentos, tanto para as larvas como para os adultos. Os modos de reprodução em anfíbios anuros refletem essa grande variedade na ocupação ambiental.

Na maioria dos casos, os anfíbios anuros depositam seus ovos na água e o girino passa por uma fase aquática. Contudo, várias tendências adaptativas em direção ao terrestrialismo surgiram independentemente em diferentes grupos de anuros (DOWLING & DUELLMAN, 1978).

É sabido que, geralmente, na época de reprodução os machos se dirigem aos locais favoráveis e vocalizam. A correta interpretação dessas vocalizações, contudo, parece não ser muito fácil. CARDOSO (1984) discute com bastante propriedade essas dificuldades. Certas espécies apresentam um tipo especial de vocalização com função territorial, enquanto que outras apresentam componentes territoriais e de atração de parceiros no mesmo tipo de vocalização. Cardoso ainda diz que a emissão de sons associada a fins reprodutivos é limitada por características climáticas e é influenciada por hormônios, mas que são conhecidos poucos detalhes sobre o mecanismo de ação hormonal e fatores climáticos.

Uma vez instalados e distribuídos os machos na área favorável e tendo iniciada a vocalização, as fêmeas se dirigem ao local atraída pelo som que é espécie-específico. Algumas espécies são ativas durante o dia, como em espécies do gênero *Hylodes* e *Crossodactylus*, mas a grande maioria das espécies é noturna. CARDOSO (1981) verificou que, além da organização espacial, ocorre também organização temporal na reprodução com turnos diferentes de vocalização, constituindo uma das adaptações que minimizam a interferência acústica. JIM (1980) verificou que cada espécie demonstra preferência sobre locais com determinadas características, como a estrutura vegetal e tipos de corpos d'água e ou combinação entre essas constituindo em mais um mecanismo que reduz a interferência no sítio de vocalização entre espécies na mesma área.

Algumas espécies não emitem sons, como *Elosia pulchra*, segundo BOKERMANN (1967) e *Hyla izecksohni*, segundo JIM & CARAMASCHI (1979), no Brasil, ou em espécies primitivas como *Ascaphus* da América do Norte e *Leiopelma* da Nova Zelândia (BARRIO, 1964), mas a maioria das espécies conhecidas

emitem sons. DUELLMAN (1967) propôs, pela primeira vez, uma terminologia para as categorias básicas de organização social durante o período reprodutivo, como "individual", quando não há formação de agregados de indivíduos vocalizando e não há organização social na emissão de "canto"; "não agregado", quando não forma agregado de indivíduos quando "cantam", mas o "canto" de dois ou mais indivíduos são organizados em duetos, trios ou alguma outra seqüência e "agregado", quando o "canto" dos indivíduos congregados nos sítios de reprodução pode ou não ser organizado. Para esta última categoria, o autor separa em "completamente organizado", quando os indivíduos "cantam" num padrão de seqüência no câro; "inicialmente organizado", quando alguns indivíduos "cantam" num padrão de seqüência, mas com o início do "canto" de outros indivíduos, o câro perde a organização e "desorganizado", quando o "canto" dos indivíduos não apresenta padrão de seqüência. Em qualquer dos casos as fêmeas são atraídas pelo "canto" do macho da mesma espécie, possibilitando a ocorrência do "amplo nupcial". Contudo, há casos em que virtualmente não há corte. Os machos se reúnem no sítio de reprodução e "cantam" formando grupo e localizando as fêmeas em ativa procura, entrando em amplexo na base da tentativa-e-erro, produzindo uma cena de atividade caótica no local de reprodução. Tal comportamento é confinado a reprodutores "explosivos", nos quais as atividades reprodutivas são fortemente limitadas pelo tempo e espaço (WELLS, 1977b). Ainda, segundo esse autor, em espécies com período prolongado de reprodução, as fêmeas usualmente se aproximam dos machos.

A formação de agregados de machos no local de reprodução pode apresentar alguns problemas. WELLS (1977a) diz que em muitos animais o espaço ou território de machos limita o número daqueles ativamente reprodutivos numa população. Os demais estabelecem territórios em habitats sub-ótimos, esperando que os residentes vaguem o seu território. Esses machos podem se mover para dentro do território de outros machos e permanecerem em silêncio. Wells sugere que, em muitos casos, machos silenciosos podem simplesmente esperar que o território seja deixado pelo residente e então ocupar o lugar vago. Esse comportamento foi observado em *Rana clamitans*, *Rana catesbeiana* e *Hyla versicolor*. Um outro caso, que me parece ser derivado do anterior, é citado por PERRILL et al.

(1978). Eles citam o caso de *Hyla cinerea* em que ocorre o que chamam de "parasitismo sexual", no qual machos que não "cantam", chamados de "satélites", são encontrados em associação com aqueles que "cantam", interceptando fêmeas "grávidas" atraídas por machos que "cantam". Essa estratégia conserva a energia necessária para a emissão do "canto". A disputa pelo local de reprodução pode levar ainda a confrontos diretos entre machos. CARDOSO (1981) cita casos de comportamento agressivo entre machos de *Hyla sanborni* e refere-se também a vários casos relatados na literatura. No caso de *H. sanborni*, o macho invasor se aproxima do território ocupado havendo um confronto inicial com vocalizações. Se o agressor não se afasta, o defensor pode agarrar e empurrar o invasor com o qual pode se atracar. Finalmente apenas um deles permanece no local.

Padrões de amplexo pré-fertilização foram estudadas por LYNCH (1971) que encontrou a seguinte distribuição em 14 famílias de anfíbios anuros: "amplexo pélvico" em Ascaphidae, Discoglossidae, Pipidae, Rhinophrynidae, Pelobatidae e Leptodactylidae (parte) e "amplexo axilar" em Bufonidae, Centrolenidae, Hylidae, Pseudidae, Leptodactylidae (parte), Microhylidae, Ranidae e Hyperoliidae. Lynch acha que a sugestão de que a tendência evolutiva de amplexo pélvico para axilar é razoável. Com exceção de Leptodactylidae, as demais famílias são constantes no tipo de amplexo e coincide com a classificação proposta de Archaeobatrachia e Neobatrachia. Segundo esse autor, poucos espermatozoides são provavelmente necessários quando os gametas de macho e fêmea são liberados em estreita proximidade. Algumas espécies com "amplexo pélvico" se especializaram no comportamento reprodutivo compensando sua "menor eficiência" no tipo de amplexo. Em *Ascaphus* ocorre um órgão intromitente e em pipídeos se observam manobras "acrobáticas".

✕ O sítio e o tipo de desova são extremamente variados. Em algumas espécies a desova ocorre no local de emissão do "canto nupcial", em outras, após formado o par, este se dirige ao local de desova. Os sítios de oviposição constituem um outro recurso espacial que é repartido (CRUMP, 1974 e 1982). Crump verificou que cerca de 10 espécies de uma região do Equador depositam ovos simpátrica e sincronicamente. Essas espécies depositam seus ovos flutuando livremente so-

bre a superfície da água, envoltos em torno de talos emergentes de vegetação, sobre vegetação acima de um metro da água e em suspensão num ninho de espuma produzida sobre a superfície da água. Essa repartição ambiental resulta em grande número de sítios utilizados. Não fosse assim, provavelmente, não seria possível a coexistência dessas espécies.

A organização de comunidades é influenciada pela interação simultânea de muitas espécies. Uma vez que a resposta de espécies é resultado de coadaptação entre populações simpátricas, devemos considerar o organismo dentro de todo o seu ambiente para interpretar as estratégias adaptativas (CRUMP, 1982). Com base no estudo de 81 espécies de anuros em Santa Cecília, Colombia, pertencentes a oito famílias, CRUMP (1974) reconheceu 10 modos de reprodução incluídos em três grupos. Ela considera como modo de reprodução a combinação do sítio de oviposição e tipo de desenvolvimento. Os modos de reprodução reconhecidos são: Grupo I. ovos e larvas na água, (A) modo 1 - corpos livres de água; (B) modo 2 - cavidade em árvore acima do solo; (C) modo 3 - tanques artificiais; Grupo II. ovos fora da água, larvas na água. (A) modo 4 - ovos sobre vegetação acima da água; (B) modo 5 - ovos em ninho de espuma, larvas na água; (C) modo 6 - ovos na terra, larvas levadas para a água; Grupo III. tanto ovos como larva não colocados na água, (A) modo 7 - ovos e larvas em ninho terrestre; (B) modo 8 - ovos não aquáticos, desenvolvimento direto; (C) modo 9 - ovos e jovens mergulhados em cavidades do dorso - aquático; (D) modo 10 - ovos e jovens aderidos no dorso - terrestre. Esse quadro abarca a maioria dos casos encontrados em anfíbios anuros. Um anuro "generalizado" é tido como aquele em que os ovos são depositados diretamente na água e o desenvolvimento se dá aí. Quarenta e seis por cento das espécies estudadas por Crump em Santa Cecília apresenta esse modo de reprodução.

DOWLING & DUELLMAN (1978) citam sete modos adaptativos em direção ao terrestre baseados no local de deposição dos ovos e no tipo de desenvolvimento. Nós preferimos dar uma visão sob o ponto de vista do tipo de desova, dando alguns exemplos conhecidos; sem qualquer conotação sob o ponto de vista filogenético.

Desova em massa gelatinosa na água. Esse tipo de desova é largamente encontrado, principalmente, nas famílias

Ranidae e Hylidae. Em algumas espécies de *Rana*, como em *R. ca tesbiana*, são liberados milhares de ovos em enorme massa gelatinosa livres na água ou presas em vegetação. Em muitas espécies de *Hyla* se observa desova presa em vegetação marginal, como em *Hyla catharinae*, ou presa em talo de vegetação emergente, como em *Hyla prasina*. Esses casos se enquadram no tipo "generalizado" de modo de reprodução.

Desova em massa gelatinosa fora da água. Em *Hyla berthallutzae*, de nossa fauna, a desova é presa na extremidade de folhas largas pendentes sobre a água. Após alguns dias a massa se desfaz e os embriões caem na água. Em *Centrolenella* (Centrolenidae) a desova é posta sobre a folha. Também, após alguns dias a massa se desfaz e os embriões caem na água onde completam o desenvolvimento. Em espécies do gênero *Phyllomedusa* (Hylidae) o casal em amplexo procura plantas com folhas alongadas e a desova é enrolada por elas. CRUMP (1974) diz que em *Phyllomedusa tarsius* a desova é inteiramente envolvida pelas folhas. A massa gelatinosa é constituída por ovos e cápsulas gelatinosas sem ovos. Estas são postas na parte superior e inferior, fechando os orifícios da folha enrolada, evitando o contato com o ar e reduzindo o ataque de predadores. No meio da desova também se encontram essas cápsulas vazias, provendo uma fonte extra de fluido necessário no desenvolvimento. As desovas de *Phyllomedusa* também são postas em folhas pendentes sobre a água e, após alguns dias, se desfaz e os girinos se desenvolvem na água.

Desovas com ovos não aglutinados, postos na água. Nós tivemos a oportunidade de observarmos desovas de *Odontophrynus americanus*, *Pseudopaludicola saltica* (Leptodactylidae) e *Hyla fuscovaria* (Hylidae) na região de Botucatu. Em todas elas a desova era constituída de ovos espalhados pelo fundo da água, muitas vezes presas em algum tipo de substrato e, geralmente, cobertos de detritos. Outro tipo de desova em que os ovos formam uma camada na superfície da água contida numa depressão escavada pelo macho é encontrada em algumas espécies de Hylidae (*Hyla faber*, *Hyla rosenbergi*, *Hyla boans*, *Hyla biobeba* e *Hyla pardalis*). Nesses casos a desova fica protegida até a eclosão dos girinos, quando o dique da depressão é destruída pela água, cujo nível subiu por ocasião das chuvas mais intensas. Um outro caso de ovos flutuantes é encontrado em *Elachistocleis ovalis* (Microhylidae). Os

ovos ficam flutuando como se fossem gotículas de óleo. Os embriões eclodem e completam o desenvolvimento na água.

Desovas com ovos não aglutinados, postos fora d'água. Incluem-se nesse tipo muitas espécies com desenvolvimento direto. A ausência de um período larval tem se apresentado como regra dentro do gênero *Eleutherodactylus* (IZECKSOHN, 1972). Conhece-se a biologia de algumas espécies do sudeste brasileiro, como em *E. parvus*, *E. quentheri*, *E. nasutus* e *E. venancioi*. Também se conhece um caso na família Microhylidae, *Myersiella subnigra*, da mata atlântica (IZECKSOHN et al., 1971).

Desovas em ninho de espuma. Em anfíbios de nossa fauna encontramos ninho de espuma em espécies de Leptodactylidae postos em diversas situações. Espécies do gênero *Physalaemus*, como em *P. fuscumaculatus*, a desova pode ser encontrada flutuando na superfície da água ou ancorada na margem. Em *Leptodactylus* encontramos flutuando na água (*L. ocellatus*) em depressões junto à margem (*L. labyrinthicus*) ou, como em espécies do grupo *fuscus*, em ninhos subterrâneos. Em *L. furnarius* a desova é feita em ninho escavado em área encharcada. SAZIMA (1975) observou que em *L. mystacinus* a desova é feita em ninho escavado junto à água e em *L. fuscus* em local afastado da água, mas inundável. Em todos os casos os girinos são aquáticos. Em *Adenomera marmorata* a espuma é posta em orifício escavado no chão da mata e o desenvolvimento é direto. A construção de ninho em espuma também é encontrada na família Rhacophoridae do sudeste da Ásia, arquipélago Indo-Australiano, África e Madagascar. COE (1974) descreve a construção de ninho de espuma em três espécies de *Chiromantis* da África. Machos se reúnem em vegetação pendente sobre a água temporária onde vocalizam após chuva. A fêmea, chegando ao local, é agarrado por um macho e, depois por outros. Ela elimina um líquido viscoso, que é "batido" pela fêmea, seguida também pelos machos. O desenvolvimento dos girinos se dá na água. O mesmo comportamento se observa em *Rhacophorus arboreus*, do Japão. Outra espécie, *R. schlegeli*, também do Japão, faz ninho em espuma no chão.

Desova em cordão mucilaginoso. Encontrado em espécies do gênero *Bufo* que ocorrem em quase todo o mundo. Em *B. paracnemis* de nossa fauna a desova é feita em riachos ou tanques em longo par de cordão mucilaginoso onde os ovos são

dispostos alternadamente em duas fileiras (VIZOTTO, 1967).

Desovas, girinos ou jovens carregados pelos pais. Aqui apresentamos u'a miscelânea de espécies, cujo comportamento reprodutivo é muito especializado. DUELLMAN & MANESS (1980) verificaram que no gênero *Flectonotus* (Hylidae) ocorrem espécies com bolsa incubadora dorsal onde os ovos são depositados durante o "amplexo nupcial" do tipo axilar. O desenvolvimento se processa na bolsa até estágio avançado e depois eliminado na água onde completa o desenvolvimento. Em algumas espécies de *Gastrotheca*, do mesmo grupo, também ocorre o mesmo processo, mas em outras espécies o desenvolvimento pode ser completo com a eliminação de jovens. Os autores descrevem com detalhes todo o comportamento. Concluem que o comportamento de *Flectonotus*, provavelmente, surgiu independentemente em relação a *Gastrotheca*. Caso semelhante é conhecido em *Fritziana*, gênero afim das anteriores (DUELLMAN & GRAY, 1983). Em *Hemiphractus panamensis*, da mesma família, os jovens se aderem no dorso da fêmea com as brânquias (DUELLMAN, 1970). Duellman e Maness citam ainda o caso de *Rhinoderma darwini* (Rhinodermatidae), em que os girinos são transportados no saco vocal de machos, e casos de espécies "vivíparas", como em *Nectophrynoides* e *Eleutherodactylus jasperi*. LAMOTTE & XAVIER (1972) estudaram espécies de *Nectophrynoides* da África e verificaram que em *N. tornieri* e *N. vivipara* os ovos são grandes e retidos no oviducto até completo desenvolvimento. Em *N. occidentalis* os ovos são pequenos, com pouco vitelo, e os embriões se alimentam de secreções uterinas da mãe. Duellman e Maness citam também o curioso caso de *Rheobatrachus silus*, um Myobatrachidae australiano, em que os ovos são incubados no estômago. Na família Dendrobatidae verificamos o mais elaborado comportamento social entre os anuros (WELLS, 1978). Machos e/ou fêmeas são territoriais em muitas espécies, onde, usualmente, constitui alguma forma de corte prolongada. Os ovos são postos no chão e os girinos são carregados para a água sobre o dorso de um adulto. Em algumas espécies o macho cuida dos ovos e transporta os girinos para a água, em outras é a fêmea quem faz. Constitui um exemplo as observações feitas por LESCURE & BECHTER (1982) em *Dendrobates quinquevittatus*, da Guiana Francesa, em condições de laboratório. A chegada de fêmea pronta para por ovos no campo visual de um macho libera a corte. O par sai a pro-

cura de um sítio de oviposição em bromeliácea. O macho "chama" a fêmea quando esta sai do seu campo de visão. Não há amplexo, mas uma fricção mútua, com movimentos de vai-e-vem das patas traseiras e, finalmente, a deposição de espermatozoides e, em seguida, de óvulos numa pequena coleção d'água na base de uma folha de bromeliácea. O macho visita a desova após cerca de 10 dias e a eclosão se verifica após cerca de 12 dias. Um ou dois girinos sobem no dorso do pai que os transporta e deposita cada um em uma coleção diferente de água. Os girinos dessa espécie, como nos de outras, são canibais. Os girinos permanecem de oito a dez semanas na água antes de completar metamorfose. Um outro caso de comportamento elaborado se observa em espécies da família Pipidae. RABB & SNEDIGAR (1960), RABB & RABB (1961 e 1963b) estudaram detalhadamente o comportamento reprodutivo em *Pipa pipa* da região neotropical. Existem informações sobre outras espécies dessa região, como em *Pipa parva*, por RABB (1969) e SUGHRUE (1969) e *Pipa carvalhoi*, por WEYGOLDT (1976). Informações sobre pipídeos africanos são relativamente abundantes, destacando-se as de RABB & RABB (1963) sobre *Hymenochyrus boettgeri*, de RUSSEL (1954 e 1959) sobre *Xenopus laevis* e algumas informações sobre *Hymenochyrus boulengeri* em YUHAS (1961) e *Xenopus tropicalis* e *Xenopus mulleri* em SUGHRUE (1969). Nós tivemos a oportunidade também de observarmos o comportamento reprodutivo em condições de laboratório de *Pipa carvalhoi* coligido no Estado da Bahia. Quando uma fêmea está pronta para por ovos, verifica-se um espessamento da pele do dorso e a cloaca fica entumescida. Nessa ocasião, provavelmente, por algum mecanismo de cheiro, os machos entram em intensa atividade de procura. Nessa ocasião a emissão do "canto nupcial" se intensifica. Quando há vários machos no mesmo aquário e apenas uma fêmea "preparada", todos procuram agarrá-la. O primeiro macho que chega entra em amplexo inguinal com a fêmea e os outros machos tentam agarrá-la ou agarram o macho que está em amplexo, podendo formar uma cadeia de machos. O primeiro macho empurra o que o está agarrando com as patas traseiras e pode tentar mordê-lo. Finalmente o casal se estabelece e nada em círculo vertical. Quando fica com o abdomen em posição superior, o macho afrouxa o amplexo e a fêmea elimina vários óvulos, seguida por um movimento de arqueamento da cloaca pelo macho em direção à da fêmea. Logo depois vão

para o fundo, quando o macho, com movimentos de extensão das patas traseira, comprime a superfície ventral do abdomen sobre os ovos, espalhando-os pelo dorso da fêmea. Toda essa seqüência é repetida várias vezes até que a fêmea vibra as paredes laterais do corpo, quando o macho a solta. Muitos ovos não são aderidos no dorso da fêmea, indo para o fundo e devorados pelos outros indivíduos. Em questão de dois dias os ovos afundam na pele. Os óvulos que, provavelmente, não foram fecundados são eliminados durante o afundamento na pele, assim como aqueles que ficaram sobrepostos a outros ovos. Após duas ou três semanas, a depender da temperatura ambiente, os girinos eclodem. Nem todos eclodem com rapidez e muitos não conseguem nadar até a superfície da água após a eclosão, sendo comidos pelos adultos. O número de ovos varia, desde alguns até cerca de 120. No dia seguinte ao término da eclosão dos girinos a fêmea sofre muda de pele e já se encontra pronta a entrar em novo amplexo. A mesma fêmea pode acasalar-se até seis vezes. Manobra em círculo também é encontrada em outros pipídeos, apenas com algumas variações. Em *P. pipa* o desenvolvimento é direto, eclodindo jovens metamorfoseados e em *P. carvalhoi* há incubação parcial. Nos pipídeos africanos a desova é feita em vegetação aquática em *X. laevis* e na superfície da água em *Hymenochirus*.

Interpretações sob o ponto de vista evolutivo do comportamento social, corte e comportamento reprodutivo são dados por alguns autores como WELLS (1977a e 1977b) e RABB (1973). Wells diz que a nossa compreensão sobre o comportamento social em anfíbios anuros é fragmentária e incompleta. Diz ele que, apesar de tudo, há numerosas revisões sobre o comportamento de anuros e comunicação, mas que nenhuma dá a base evolutiva para a compreensão da relação entre o comportamento social e ecologia desses animais. Em seu trabalho ele tenta dar o seu ponto de vista sobre os padrões de similaridade no comportamento social de anuros em famílias muito divergentes, contudo, diz que as suas generalizações podem ser modificadas à luz de pesquisas adicionais, particularmente em espécies tropicais. Este quadro reflete a falta de informações adequadas e o completo desconhecimento em muitas espécies. A maioria dos autores preferem dar suas interpretações sob o ponto de vista adaptativo dos diversos aspectos comportamentais. Fica clara a grande diversidade no comporta-

mento reprodutivo em anuros, com estratégias desde o mais generalizado até o mais elaborado. Nas florestas tropicais as adaptações encontradas em anuros vão desde o padrão mais generalizado, com desovas na água e girinos aquáticos, até desovas com desenvolvimento totalmente independente da água. Quando analisamos sob o ponto de vista filogenético, verificamos que muitos comportamentos surgiram independentemente em diversos grupos de anuros, como a desova em ninho de espuma encontrada em alguns gêneros da família Leptodactylidae da região Neotropical e o encontrado na família Rhacophoridae da África, Eurásia e Sudeste da Ásia. Em outros casos verificamos que determinados padrões comportamentais evoluíram a partir de um estoque primitivo, como no caso das manobras de rotação executada durante a oviposição em pipídeos da América do Sul e da África. Podemos deduzir que esse tipo de comportamento já havia se estabelecido antes da separação dos continentes. Por outro lado, verificamos que há variações nas manobras de rotação, como prova de derivação desse caráter. Além disso há variação que vai desde a oviposição, até o desenvolvimento direto.

BIBLIOGRAFIA

- BARRIO, A. 1964. Importancia, significacion y analisis del canto de batracios anuros. Cinquentenario del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fe, pp. 51-79.
- BOKERMANN, W.C.A. 1967. Notas sobre cantos nupciais de anfíbios brasileiros. II: O canto de *Elosia lateristrigata* e *Elosia glabra* (Anura). Rev. Brasil. Biol., 27(3): 229-231
- CARDOSO, A.J. 1981. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hílídeos no Sudeste do Brasil (Amphibia, Anura). Campinas. Dissertação, Mestrado Inst. Biologia, UNICAMP, 106p.
- CARDOSO, A.J. 1984. Interações sociais em anfíbios anuros. Ciênc. Cult., 36 (1): 36-42.
- COCHRAN, D.M. 1967. Living amphibians of the world. Doubleday & Company Inc., New York, 199p.
- COE, M. 1974. Observations on the ecology and breeding biology of the genus *Chiromantis* (Amphibia: Rhacophoridae). J. Zool. Lond., (172):13-34.
- CRUMP, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, (61):1-68.
- CRUMP, M.L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. In: SCOTT, Jr., N.J. (ed.) Herpetological communities. Wildlife Research Report 13, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., pp. 21-36.
- DOWLING, H.G. & W.E. DUELLMAN. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. Publ. Herp. (7): 1-118.
- DUELLMAN, W.E. 1967. Social organization in the mating calls of some Neotropical anurans. Am. Midl. Nat., 77 (1): 156-163.
- DUELLMAN, W.E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Mono gr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, (1):1-753.
- DUELLMAN, W.E. 1975. On the classification of frogs. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, (42): 1-14.
- DUELLMAN, W.E. & P. GRAY. 1983. Developmental biology and systematics of the egg-brooding hylid frogs, genera *Flectonotus* and *Fritziana*. Herpetologica, 39 (4): 33-359.
- DUELLMAN, W.E. & S.J. MANESS. 1980. The reproductive behavior of some marsupial frogs. J. Herpetol., 14(3): 213-222.
- HEATWOLE, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. In: SCOTT, Jr., N.J. (ed.). Herpetological communities. Wildlife Research Report 13, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., pp. 1-19.
- IZECKSOHN, E. 1972. Algumas observações sobre o desenvolvimento de *Eleutherodactylus venancioi* B. Lutz (Amphibia, Anura). Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J., 2 (1): 13-15.
- IZECKSOHN, E., J. JIM, S.T. ALBUQUERQUE & W.F. MENDONÇA. 1971. Observações sobre o desenvolvimento e os hábitos de *Myersiella subnigra* (Miranda-Ribeiro) (Amphibia, Anura, Microhylidae). Arq. Mus. Nac., 54: 69-72.
- JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). São Paulo. Tese. Doutorado - Inst. Biociências, USP., 332p.
- JIM, J. & U. CARAMASCHI. 1979. Uma nova espécie de *Hyla* da região de Botucatu, São Paulo, Brasil (Amphibia, Anura). Rev. Brasil. Biol., 39 (3): 717-719.
- LAMOTTE, M. & F. XAVIER. 1972. Les amphibiens anoures a development direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoides tornieri* (roux.). Bull. Soc. Zool. Fr., 97 (3): 413-428.
- LESCURE, J. & R. BECHTER. 1981. Le comportement de reproduction en captivité et le polymorphisme de *Dendrobates quinquevittatus* Steindachner (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) Rev. fr. Aquariol., 8 (4): 107-118.
- LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, (53): 1-238.

- PERRILL, S.A.; H.C. GERHARDT & R. DANIEL. 1978. Sexual parasitism in the green frog (*Hyla cinerea*). Science, (200): 1179-1180.
- RABB, G.B. 1969. Fighting frogs. Brookfield Bandarlog. Chicago Zool. Soc., (37): 4-5.
- RABB, G.B. 1973. Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frogs. In: VIAL, J.L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans. Columbia, University of Missouri Press, pp. 213-227.
- RABB, G.B. & M.S. RABB. 1971. On the mating and egg-laying behavior of the Surinan toad, *Pipa pipa*. Copeia, 1960 (4): 271-276.
- RABB, G.B. & M.S. RABB. 1963. Additional observations on breeding behavior of the Surinan toad, *Pipa pipa*. Copeia, 1963 (4): 636-642.
- RABB, G.B. & R. SNEDIGAR. 1960. Observations on breeding and development of the Surinan toad, *Pipa pipa*. Copeia, 1960 (4): 40-44.
- RUSSELL, W.M.S. 1954. Experimental studies of the reproductive behaviour of *Xenopus laevis*. I. The control mechanism for clasping and unclasping, and the specificity of hormone action. Behaviour, (7): 113-188.
- RUSSELL, W.M.S. 1960. Experimental studies of the reproductive behaviour of *Xenopus laevis*. II. The clasp position and the mechanism of orientation. Behaviour, (15): 253-283.
- SAZIMA, I. 1975. Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mystacinus* e *L. sibilatrix* (Anura, Leptodactylidae). São Paulo. Dissertação. mestrado - Inst. Biociências, USP., 71p.
- SUGHRUE, M. 1969. Underwater acrobats. Brookfield Bandarlog. Chicago Zool. Soc., (37): 6-10.
- VIZOTTO, L.D. 1967. Desenvolvimento de anuros da região Norte Ocidental de São Paulo. São Paulo. Tese. Doutorado - F.F.C.L., USP., 116p.

- WELLS, K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav., (25): 666-693.
- WELLS, K.D. 1977b. The courtship of frogs. In: TAYLOR, D.H. & S.I. GUTTMAN (eds.). The reproductive biology of amphibians. Plenum Press, New York, pp. 233-262.
- WELLS, K.D. 1978. Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). Herpetologica, 34 (2): 148-155 .
- WEYGOLDT, P. 1976. Beobachtungen zur biologie und ethologie von *Pipa (Hemipipa) carvalhoi* Mir. Rib. 1937. (Anura, Pipidae). Z. Tierpsycholo., (40): 80-99.
- YUHAS, P.J. 1961. Breeding the African water frog. Tropical Fish Hobbyst., 9 (8): 10-14.

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DAS SERPENTES

*Helena Ribas Lopes

O comportamento de serpentes não é fácil de ser observado, devido aos hábitos secretivos destes répteis na natureza e que muito pouco se manifestam em cativeiro. Além disso, como não possuem apêndices e são animais pouco visuais, o comportamento estereotipado apresenta poucos padrões comportamentais conspícuos ou característicos (Carpenter e Ferguson, 1977).

Para se entender o comportamento das serpentes, em especial o reprodutivo, é conveniente fazer algumas considerações sobre os órgãos dos sentidos com os quais os ofídios percebem os organismos circundantes e o meio. Segundo Bellairs e Underwood (1951), as serpentes devem ter evoluído a partir de lagartos de hábitos fossoriais, ápodas, semelhantes as cobras cegas ou anfisbenas, cujos olhos são atrofiados e não possuem ouvido externo. Neste caso, como sugeriu Walls (1940; 1942), parte do olho das serpente surgiu praticamente "de novo", daí a estrutura e funcionamento um tanto distintos dos demais répteis. O orgão volmero-nasal, no entanto, é bem desenvolvido nas serpentes.

O fato de a visão ser pouco desenvolvida na maioria das serpentes explica, ao menos em parte, porque o sistema comportamental destes répteis inclui poucas categorias de características visuais. O mesmo pode se dizer em relação a audição. As serpentes não possuem o ouvido externo e não percebem as vibrações transmitidas pelo ar. No entanto, podem responder a ondas de algumas frequências e vibrações transmitidas pela superfície do solo. Estas vibrações podem ser enviadas via mandíbula, osso quadrado e daí para o estribo ou columella auris. Acreditava-se que as serpentes "ouviriam" melhor se estivessem com a mandíbula apoiada ao solo, pelo tipo de transmissão da vibração do substrato até a columella auris. No entanto, estudos recentes demonstraram que o pulmão, geralmente único nas serpentes, parece importante na transmissão das vibrações. Portanto, a serpente enrodilhada

perceberia tais vibrações na mandíbula, via pulmão (Baird, 1969; Parker e Grandison, 1977). Nas inteirações intra-específicas, a audição não parece desempenhar nenhuma função de destaque.

As serpentes, como muitos outros Squamata e alguns quelônios, tem um órgão volmero-nasal, situado no palato. Esta estrutura, também denominada órgão de Jacobson, é separado das narinas. As serpentes exploram constantemente o ambiente, com a língua bífida, trazendo partículas em suspensão do ar, que são dirigidas ao órgão de Jacobson. Desta forma, a serpente vai "sentindo" o rastro deixado por uma presa ou indivíduos da mesma espécie. O órgão de Jacobson substitui, de uma certa forma, a gustação, uma vez que a língua e boca das serpentes são pobremente guarnecidas de corpúsculos gustativos e a olfação é pouco desenvolvida. É principalmente através do órgão de Jacobson que as serpentes se orientam nas várias fases do comportamento reprodutivo. As sensações tácteis e químicas desempenham papel fundamental na reprodução das serpentes, da mesma forma que a visão é importante para a maioria das espécies de lagartos estudadas.

DIMORFISMO SEXUAL NAS SERPENTES

As serpentes podem apresentar dimorfismo, que geralmente se manifesta com a maturidade, como características sexuais secundárias. A esta categoria, pertencem os corpúsculos da região gular, anal e caudal anterior descrito para várias espécies de serpentes da família Colubridae (Blanchard, 1931; Hoge e Garcia, 1948). O dimorfismo pode se manifestar também no tamanho, onde as fêmeas são geralmente maiores em quase todas as famílias de serpentes (Fitch, 1981). Com as cascavéis, no entanto, ocorre o contrário, os machos são geralmente maiores. Os boídeos, família de serpentes representadas entre nós pelas jibóias e sucúris, apresentam esporões, restos de cintura pélvica que só ocorre nos machos, ou neles é mais desenvolvido (Hoge, 1947).

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DAS SERPENTES

As serpentes, como exposto anteriormente, não são animais de orientação predominantemente visual e poucas são

* Colegio de Aplicação Pio XII - PUC - Campinas - UFSCAR - CAPES.

as características comportamentais que distinguem os grandes grupos, como famílias (Carpenter e Ferguson, 1977). Acresce ainda, a dificuldade de caracterizar os atos e sistemas comportamentais, uma vez que ficam reduzidos a movimentos da ca beça, língua, pescoço, tronco e cauda, ou seja, um repertório limitado, uma vez que muitos dos estímulos são de natureza química e não visuais (Carpenter e Ferguson, 1977).

São característicos do comportamento reprodutivo das serpentes o encontro do par, corte e cópula e, de uma certa forma, o combate ritualizado dos machos ou dança-comba te.

ENCONTRO DO PAR

Para o encontro do par, as serpentes valem-se muito do órgão de Jacobson. Estudos experimentais de Noble (1937) demonstraram que, mesmo privadas da visão ou com as narinas bloqueadas, as serpentes conseguiam localizar a fêmea. Todavia, quando a ponta da língua era extirpada, as serpentes pareciam desorientadas, não devido á injúria, mas pela falta dos estímulos que as norteavam. Nos casos observados, é sempre o macho que toma a iniciativa de perseguir a fêmea, que aparentemente tem uma participação passiva. Noble (1937) elaborou uma série de experimentos que evidenciavam a presença de uma substância secretada pela pele das fêmeas, que estimulava os machos. Assim, untando-se as fêmeas de vaselina, estas não despertavam o interesse dos machos, embora as glândulas anais estivessem livres. Quando as fêmeas eram besuntadas com outras substâncias, como ácido pícrico ou quini no, os machos as perseguiram.

Por muito tempo a aparente secreção de um feromônio pela pele das serpentes fêmeas causou estranheza, pois não existem glândulas epidérmicas ou dérmicas nestes répteis. Recentemente, porém, Garstka e Crews (1981) descreveram o mecanismo pelo qual, por efeito hormonal, a gordura da cavidade abdominal é transformada em vitelogenina, no fígado, e que circula pela pele. Esta vitelogenina é liberada nos espaços entre as escamas, agindo como feromônio e atraíndo os machos. Este mecanismo, descoberto em serpentes colubrídeas de região temperada, parece ocorrer em outras espécies, a julgar pelo padrão de procura e corte.

Em serpentes viperídeas, família a qual pertencem as cascáveis, jararacas e urutu, as glândulas anais parecem ter importante função na corte, o que não ocorre entre os colubrídeos (Porter, 1972).

CORTE E CÓPULA

Durante a corte as fêmeas permanecem passivas, cabendo aos machos a iniciativa de quase todo o ato. Os machos dardejaram a língua com frequência, provavelmente captando e excitando-se com o feromônio eliminado pela fêmea. Em espécies das regiões temperadas, onde frequentemente as serpentes se agregam em hibernáculos comuns, o encontro é facilitado ao emergirem na primavera, fato que facilita a observação nestas espécies. Nas formas que vivem em região tropical, os indivíduos vivem mais dispersos, dificultando este tipo de observação. Algumas espécies porém, manifestam o comportamento reprodutivo em terrários espaçosos, principalmente ao ar livre, como a boipeva (Xenodon merremii) e a cobra de água (Liophis miliaris).

Durante a corte, frequentemente os pares serpeiam em paralelos, com o macho ligeiramente recuado em relação a fêmea. Nestas ocasiões e em especial durante as esporádicas paradas, os machos dardejaram a língua com mais frequência. As espécies providas de tubérculos gulares procuram esfregar estas estruturas na porção dorsal das fêmeas (Carpenter, 1977). A cobra-rei (Ophiophagus hannah) eleva a porção anterior do corpo, executando movimentos nesta posição, conforme mostra a Fig. 1, baseado em fotografia de Oliver (1956). Durante a corte, os boídeos esfregam os esporões na região cloacal das fêmeas. Algumas espécies, como as boipevas, serpeiam sobre o corpo da fêmea, geralmente muito maior, sem progredirem, como se estivessem deslizando em uma superfície lisa. Durante esta fase, são comuns as contrações rítmicas do corpo, principalmente no terço posterior lateral dos machos.

Quando as fêmeas permanecerem imóveis por um período mais prolongado, os machos procuram enlaçá-las na região cloacal. Uma vez acoplada as cloacas, os machos evertem um dos hemipenis introduzindo-o na fêmea. Durante a cópula são comuns as vibrações do corpo, geralmente como ondulações espasmodicas pelo corpo. As boipevas vibram a região das clo-

acas acopladas a intervalos irregulares (Fig. 2). O mesmo tipo de movimento é observado na cobra de água Liophis miliaris e em algumas serpentes de gênero Philodryas. A cópula tem uma duração variável e pode se prolongar por várias horas. O tempo de gestação dura geralmente de 4 a 6 meses, mas as fêmeas podem parir ou ovipor ovos férteis 5 ou mais anos após a cópula (Magnussem, 1979).

As fêmeas desovam em buracos do solo, cavidade dos troncos, em abrigos de elevada umidade e temperatura relativamente constante. Muitas espécies de serpentes desovam em pa-nelas fungueiras de formigas, pelas condições ideais que aí encontram (Vaz-Ferreira et al., 1970). A cobra-rei é aparentemente a única espécie de serpente que constrói ninho, no sentido de transportar material para a sua elaboração. Com laçadas do corpo junta folhas secas e outros detritos vegetais e desova no meio deste ninho. A fêmea aparentemente monta guarda deste ninho (Oliver, 1956).

Algumas espécies de piton enrodam-se em torno dos ovos (Fig. 3) e a temperatura corpórea pode elevar-se 6°C acima da do substrato. Mesmo antes da desova a temperatura corpórea da fêmea é mantida 3°C acima da ambiental. A temperatura corpórea é mantida elevada por quase 50 dias, mas cerca de 10 dias antes da eclosão, volta ao normal, isto é, igual a ambiental. Durante o período incubatório, a temperatura corpórea eleva-se a cerca de 34°C (Van Mierop e Barnard, 1976). A temperatura corpórea da piton fêmea é mantida elevada por contrações musculares, (Vinegar et al., 1970), um processo semelhante ao tiritar dos mamíferos.

COMBATE RITUALIZADO

Em serpentes das famílias Boidae, Colubridae, Elapidae e Viperidae é descrita uma espécie de dança, mas que na realidade trata-se de um combate ritualizado. Em algumas espécies o combate pode ser inadvertidamente tomado como sendo do corte, mas à observação mais atenta sempre pode se constatar que os indivíduos envolvidos são machos. Várias tem sido as razões atribuídas ao combate, tais como territorialidade, dominância social, competição por alimento ou fêmea. As serpentes não são reptéis territoriais como muitos lagartos, quelônios e crocodilianos, embora algumas espécies possam o-

cupar um espaço domiciliar definido. A possibilidade de territorialidade como causa do combate ritualizado é, portanto, um tanto remota. O combate como forma de estabelecimento de ordem de dominância foi observado apenas em piton indiano (Python molurus) em cativeiro. Neste caso, os machos se estabelecem segundo uma hierarquia social e o sucesso da cópula estava relacionada ao desempenho nos combates e posição hierárquica (Barker et al., 1979). A disputa por alimento parece também pouco provável, pois neste caso as fêmeas também estariam envolvidas na disputa. O combate ritualizado pode estar muito relacionado a cópula, como no caso do piton indiano mas nem sempre a disputa da fêmea é evidente. Muitas vezes os machos são observados em combate, sem que haja fêmeas nas cercanias (Carpenter e Ferguson, 1977).

O combate ritualizado consiste basicamente na interação de contacto entre dois machos, com movimentação coordenada da cabeça, corpo e cauda, além do dardejamento frequente da língua. A duração do combate é variável dentro de uma mesma espécie de uns minutos até mais de uma hora. Carpenter e Ferguson (1977) reconhecem 4 padrões distintos de combate ritualizado. 1- os machos enrolam os corpos em forma de trança, mantendo o terço anterior livre e as cabeças próximas. Este padrão é frequentemente observado nas colubridae. 2- os machos mantêm os corpos como no caso anterior, mas mantêm a cabeça elevada e em posição horizontal em relação ao solo. Este padrão é encontrado nos elapídeos não especializados. 3- os machos combatentes vão enrolando o corpo e elevando a porção anterior, com as cabeças orientadas verticalmente, apontando para o alto. Este tipo de combate é observado nas mambas e cobras-rei, bem como em algumas colubridae e é considerado um padrão intermediário entre o das elapídeos não especializadas e as viperídeos. 4- os combatentes elevam a porção anterior do corpo, com meneios e pouco enlaçamento, principalmente da região posterior (Fig. 4). Os machos elevam e tombam a parte anterior do corpo repetidas vezes. É o tipo de combate observado nas cascavéis e outros viperídeos como a mocassim-da-água, víboras e caixaca

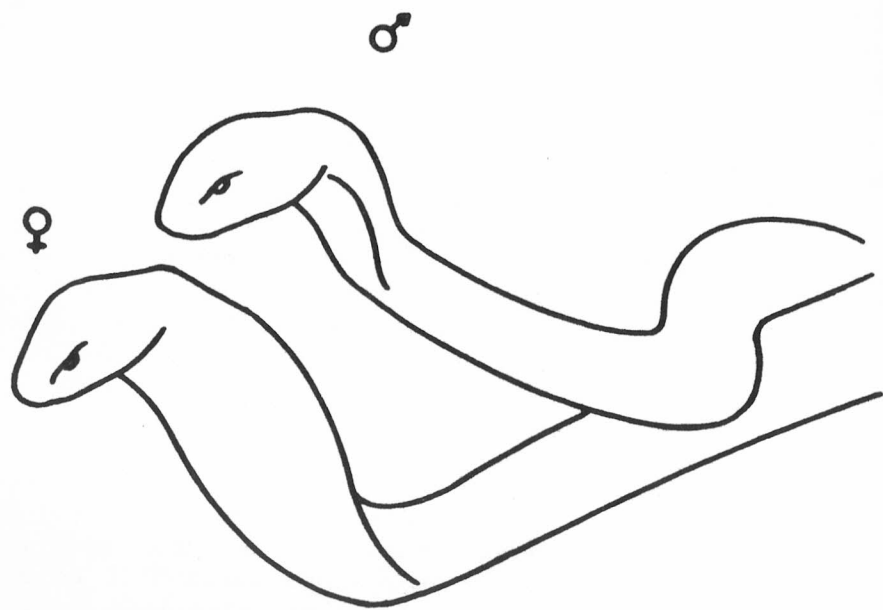


Figura 1 - Elevação do terço anterior do corpo durante a corte da cobra-rei, Ophiophagus hannah (Desenho segundo foto do trabalho de Oliver, 1956).

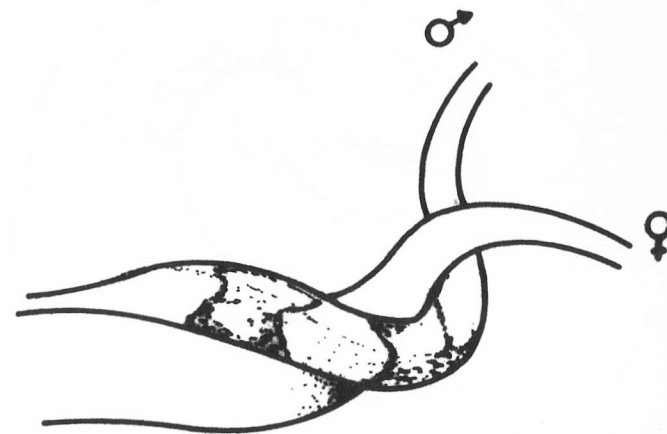


Figura 2 - Cópula em boipeva, Xenodon merremii. O macho vibra a região cloacal e caudal em movimentos espasmódicos intermitentes.

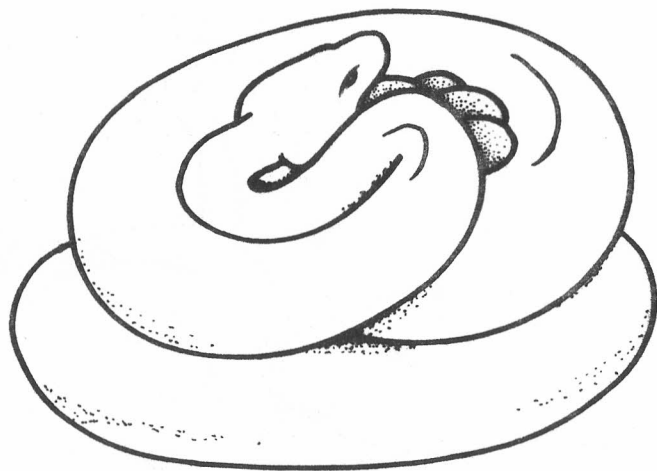


Figura 3 - Piton indiano, Python molurus, incubando seus ovos entre as espirais do corpo. A temperatura do ovos é mantida alguns graus acima da ambiental pelas contrações musculares da fêmea.

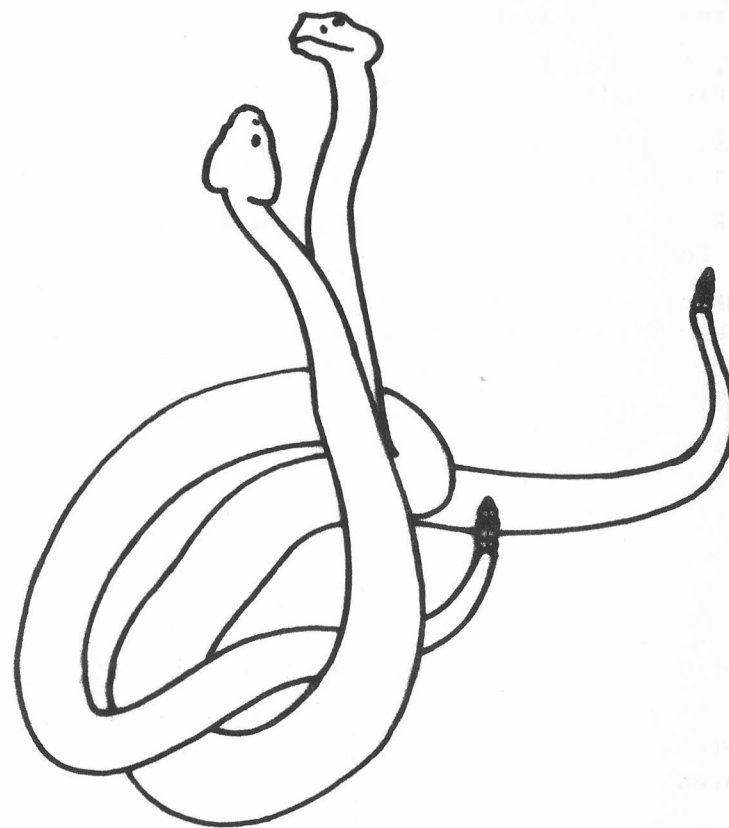


Figura 4 - Dança combate em machos de cascavél. As serpentes elevam gradualmente a parte anterior do corpo, até que um dos contendores tombe (Desenho baseado em foto apresentada em Klauber, 1972).

BIBLIOGRAFIA

- BAIRD, I. L. 1970. The anatomy of the reptilian ear. In "Biology of the Reptilia" Edit. Gans, C. e Parsons, T., Academic Press, Nova York, vol. ii, pp. 193-275.
- BELLAIRS, A. D' A. E UNDERWOOD, G. 1951. The origin of snakes. Biol. Rev., 26: 193-237.
- BLANCHARD, F. N. 1931. Secondary sex characters of certain snakes. Bul. Am. Inst. Ntiven., 4: 95-104.
- CARPENTER, C. C. 1977. Communication and display of snakes.. Amer. Zool., 17: 217-223.
- CARPENTER, C. C. E FERGUSON, G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In "Biology of the Reptilia", Edit. Gans, C. e Tinkle, D., Academic Press Nova York, pp. 35-554.
- FITCH, H. S. 1981. Sexual size differences in reptiles. Univ Kansas Mus. Nat. Hist. (70): 1-72.
- GARSTKA, W. R. E CREWS, D. 1981. Female sex pheromone in the skin and circulation of garter snake. Science, 214: 681-683.
- HOGGE, A. R. 1947. Notas herpetologicas 2. Dimorfismo sexual nos boideos. Mem. Inst. Butantan, 20: 181-188.
- HOGGE, A. R. E GARCIA, A. 1948. Notas herpetologicas 4. Sobre caracteres sexuais secundarios em serpentes. Mem. Inst. Butantan, 21: 55-66.
- KLAUBER, L. M. 1972. "Rattlesnakes, their habits, life histories and influence on mankind" 2 vols. Univ. California Press, Berkeley, 1476 pp.
- MAGNUSSEN, W. E. 1979. Production of an embryo of *Acrochordus javanicus* isolated for seven years. Copeia (4): 744-745.
- NOBLE, G. K. 1937. The sense organs involved in the courtship of *Storeria*, *Thamnophis* and other snakes. Bull. American Mus. Nat. Hist., 73: 673-725.
- OLIVER, J. A. 1956. Reproduction in the king cobra *Ophiophagus hannah* Cantor. Zoologica, 41: 145-152.
- PARKER, H. W. E GRANDISON, A. G. C. 1977. "Snakes, a natural history" . British Museum (Natural History), London, 108 pp.
- VAN MIEROP, D. H. S. E VARNARD, S. M. 1976. Thermoregulation in a brooding female *Python molurus bivittatus* (Serpentes Boidae). Copeia (2): 398-401.
- VAZ-FERREIRA, R., ZOLESSI, L. C. E ACHAVAL, F. 1970. Oviposicion y desarrollo de ofidios y lacertilios en hormigueros de *Acromyrmex*. Physis, 29: 431-459.
- VINEGAR, A., HUTCHISON, V. H. E DOWLING, H. E. 1970. Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus *Python* (Reptilia, Boidae). Zoologica, 55: 19-48.
- WALLS, G. 1940. Ophthalmological implications for the early history of the snakes. Copeia (1): 1-8.
- WALLS, G. L. 1942. "The vertebrate eye and its adaptative radiation" Hafner Publ. Co., Nova York, 785 pp.

REPRODUÇÃO DAS AVES

Introdução:

*Luiz O. Marcondes Machado

O período reprodutivo nas aves varia conforme a espécie e a latitude. Nas regiões temperadas ocorre na primavera e verão, estando relacionada na maioria das vezes ao fotoperíodo. Nas zonas tropicais e equatoriais, como no Brasil, o estímulo desencadeador dos ciclos reprodutivos varia, podendo em algumas espécies estar relacionado ao fotoperíodo, como em Sicalis flaveola (Marcondes-Machado, 1982), mas em outros, em especial nas espécies equatoriais, aos ciclos de chuvas, e à oferta de alimentação abundante, proporcionando uma maior facilidade nos cuidados à prole. Assim, o início das chuvas favorece as aves insetívoras, pelo grande aumento de insetos disponíveis. Nesta época também há fartura de frutos, aumentando a oferta de alimento para os frugívoros como os Cotingídeos. A existência de material para a construção do ninho, também é um fator limitante; Furnarius rufus só procria em alguns locais, após o início das chuvas, devido à oferta maior de barro, que será usado na construção do ninho (Sick, 1984).

TERRITORIALIDADE

No início do ciclo reprodutivo, na maioria das espécies de aves ocorre a delimitação do território pelos machos.

O território consiste de uma área limitada defendida por uma ave, especialmente contra membros de sua própria espécie e sexo durante ao menos parte da estação reprodutiva (Van Tyne & Berger, 1976).

Conforme a espécie, o território pode ser de diferentes tipos:

A) formado por uma grande área onde ocorre a corte, cópula, construção do ninho e alimentação. Ex.: maioria dos Emberizídeos, como Sicalis flaveola, Ammodramus humeralis, Sporophila lineola, etc.

B) formado por uma grande área, como a anterior, mas a alimentação se dá em outros locais. Ex.: algumas espécies do gênero Agelaius (Icteridae).

* Depto. Zoologia, Inst. Biologia, UNICAMP, 13100 Campinas-SP

C) formado apenas pela área ao redor do ninho (área ao alcance do bico da ave incubando). Ex.: Larus dominicanus

D) formado por uma pequena área onde ocorre a cópula. Ex.: Manacus manacus (Pipridae).

O território possui várias funções, como manter o recurso alimentar garantido durante todo o ciclo reprodutivo, sem haver super utilização, que comprometeria as reservas da região. É importante também na formação e manutenção do casal, reduzindo a interferência de indivíduos, da espécie, durante atividades reprodutivas. Diminui a densidade, favorecendo a conservação do habitat, como também reduzindo a predação e prevenindo a dispersão de doenças.

O tamanho do território vai variar conforme o tipo de espécie que o ocupa, sendo maior nas espécies que tem território do tipo A e estão no topo de cadeias alimentares como as grandes aves de rapina. Ex.: Harpia harpyja e Morphus guianensis (Accipitridae).

CORTE

Após haver a delimitação do território, com o macho já instalado, inicia-se a corte, que tem por função promover o encontro entre indivíduos de sexos opostos, mantê-los juntos e favorecer a cópula.

O canto presente na corte, é diferente em cada espécie, serve como mecanismo de isolamento reprodutivo, que atrai as fêmeas solteiras para os machos proprietários de territórios. A visão do macho cortejando induz a maturação das gônadas da fêmea, propiciando a sincronização da maturação de óvulos e espermatozóides.

FORMAÇÃO DO CASAL

A maioria das espécies de aves são monógamas, variando a duração da união do casal conforme a espécie. Em algumas espécies a união do macho com a fêmea se dá apenas para a cópula. Neste caso pode haver uma área de corte comunal, onde vários machos se exibem. Um belo exemplo é a dança dos machos do tangará-dançarino (Chiroxiphia caudata) da família Pipridae, onde tomam parte além de machos adultos, machos com plumagem juvenil e gônadas imaturas. As danças podem

ocorrer sem que haja alguma fêmea presente, embora quando presente as posturas dos machos se alterem e intensifiquem (Sick, 1984) (figura 1).

Estas exibições em "arenas" podem ocorrer também em espécies da família Cotingidae pertencentes aos gêneros Querula, Pyroderus, Perissocephalus e Phoenicircus (Sick, 1984). Em outras espécies o macho se exhibe isoladamente. Este padrão comportamental ocorre em algumas espécies de beija-flores como Melanotrochilus fuscus, em que tanto o macho como a fêmea realizam voos em zigue-zague, um de frente para o outro (Sick, 1984).



Fig. 1 - Os machos se dispõem em um ramo próximos a fêmea nº 10. Se aproximam desta com movimentos ritualizados, voam por sobre a fêmea indo a seguir para o início da fila, enquanto outro macho adota o mesmo padrão comportamental. Continuam seguidamente até que a fêmea ou o macho que iniciou a dança se afaste.

1
O casal pode também permanecer junto poucos dias, até o início da incubação. Nas espécies em que o macho incuba, a fêmea se afasta quando o macho inicia a incubação dos ovos postos por ela. Este último padrão é encontrado em espécies da família Tinamidae.

Na maioria dos Passeriformes o casal permanece junto durante toda a estação de reprodução. Como exemplo podemos citar Sicalis flaveola (Marcondes-Machado, 1980b).

Nos cisnes e albatrozes tem se evidências de que o casal permanece junto por toda a vida. (Van Tyne & Berger, 1976).

Como já foi dito, a maioria das espécies de aves é monógama, mas podem ocorrer casos de poligamia. No caso da união ser formada por um macho e várias fêmeas trata-se de poliginia; é o caso de Cairina moschata (Anatidae) e da ema (Rheidae). Se ao invés, a união ocorrer entre uma fêmea e vários machos, é a poliandria; este padrão ocorre em espécies da família Tinamidae, onde os machos mantêm cada um o seu território, e a fêmea se une a um macho de cada vez, produzindo alguns ovos que vão ser incubados por um macho e a fêmea sai deste território, indo ter a outro, onde se repete o comportamento.

CÓPULA

A cópula é a transferência do esperma da cloaca do macho para a da fêmea. A partir daí os espermatozoides ganham o oviduto, indo fecundar um óvulo. Em algumas famílias, como Anatidae, Rheidae, Tinamidae, ocorre um pênis cloacal, que aumenta a eficiência da transferência do esperma.

Além dessa função, a cópula também resulta na manutenção do casal. Em algumas espécies, como no pardal (Passer domesticus), ocorre cópula mesmo com a fêmea incubando (Van Tyne & Berger, 1976).

CORTEJAMENTO ALIMENTAR

Ocorre oferecimento de alimento do macho para a fêmea; esta costuma adotar uma postura de filhote sendo alimentado, enquanto emite piados. Este padrão comportamental pode ocorrer antes, durante e após a cópula, como também fazendo

parte da corte. Este padrão comportamental ocorre em várias espécies como Columba livia (Columbidae), Carduelis magellanicus (Fringillidae) etc.

OFERTA DE MATERIAL PARA O NINHO

O macho apresenta um comportamento ritualizado de oferta de material para ninho à fêmea, durante as exibições de cortejamento, podendo ocorrer mesmo durante o período de incubação, quando não tem mais valor prático para a ave (Darling & Darling, 1962). Tal padrão ocorre em algumas espécies, como Egretta alba (Ardeidae) e Sicalis flaveola (Emberizidae).

NINHO

Pode ocorrer reutilização do ninho a cada postura, ocorrendo então um acréscimo de material. Em Myiopsitta monachus (Psittacidae), a colônia utiliza sempre os mesmos ninhos havendo apenas uma forração entre uma ninhada e outra. Em Jabiru mycteria (Ciconiidae) o ninho é utilizado ano após ano. O ninho novo, que não é, relativamente, muito grande é acrescido de mais material a cada ano, tornando-se um amontoado de galhos, lodo e capim, atingindo às vezes 1,5 a 2,0m de diâmetro e de 1,0 a 1,5m de altura (Sick, 1984). A maioria das espécies constroem um novo ninho a cada postura, como as espécies do gênero Sporophila e Ammodramus (Emberizidae) (Marcondes-Machado, 1978 e 1980 a).

LOCALIZAÇÃO DO NINHO

O local para a construção do ninho varia com a espécie. Assim, há espécies como Speotyto cunicularia (Stringidae) que constroem o ninho em túneis no solo, aproveitando-se daqueles escavados por tatus ou por ela própria. Outros, como as juruvás (Baryphthengus ruficapillus; Momotidae), constroem o ninho em túneis que escavam em barrancos. Já Vannellus chilensis (Charadriidae) bota seus ovos sobre o solo em uma pequena concavidade. Grande número de aves constroem seus ninhos sobre galhos, como Tiaris fuliginosa e Sporophila albogularis (Emberizidae) (Marcondes-Machado, 1974 e 1982

b). Outras espécies utilizam-se de ocas de árvores, como Dryocopus lineatus (Picidae) (Dias-Camargo & Marcondes-Machado, 1982) e Sicalis flaveola (Emberizidae) (Marcondes-Machado, 1984).

CONSTRUÇÃO DO NINHO

Na construção do ninho pode haver participação do macho e da fêmea. Segundo Lorenz (1971) são poucas as espécies de aves nas quais apenas um dos membros do casal toma parte na construção do ninho. Normalmente quando o casal constroem o ninho, o macho leva o material grosseiro para a base, e a fêmea carrega material fino para o forro. Assim, os padrões de comportamento apresentados pelos dois são independentes entre si, porém complementares (Lorenz, 1971). A fêmea de Sporophila nigricollis (Emberizidae) constroem praticamente sozinha o ninho, recebendo ajuda do macho muito raramente (French, 1965), principalmente no início da construção (Alderton, 1961). Em Volatinia jacarina (Emberizidae), o casal constroem em conjunto, tendo o macho sempre a iniciativa (Alderton, 1962). No gênero Tiaris, normalmente o macho começa o ninho e a fêmea o termina (Austin & Singer, 1965).

Em algumas espécies como Coereba flaveola (Parulidae), o macho constroem um ninho para si, onde passa a noite e a fêmea constroem outro, onde incuba os ovos (Carvalho, 1953).

Pode ocorrer também que só a fêmea construa como em Scardafella squammata (Columbidae), e o macho forneça material (inf. pes., M.R. de Eston).

Nas espécies em que ocorre poliginia como em Chiroxiphia caudata (Pipridae) e Phaetornis petrei (Trochilidae) a fêmea constroem o ninho sozinha (Sick, 1984). Já em Corvus corax (Corvidae) a fêmea também constroem o ninho sozinha, mas tanto ela como o macho coleta o material para o ninho (Van Tyne & Berger, 1976).

Em espécie da família Fregatidae pode ocorrer que o macho construa o ninho e a fêmea forneça o material (Van Tyne & Berger, 1976). Sick (1984) relata que em Fregata magnificens os machos são mais ativos que as fêmeas na construção.

Nas espécies em que ocorre poliandria, como em

Rhynchotus rufescens (Tinamidae), o macho constroem sozinho escavando o solo e forrando a concavidade formada com palha seca (Sick, 1984).

Há também algumas espécies que não constroem ninho algum como Lurocalis semitorquatus (Caprimulgidae) colocando os ovos diretamente no solo.

NINHOS SOCIAIS

Entre as espécies de aves podem ocorrer dois tipos de ninhos sociais. Um é o ninho comunal, onde só um ninho é construído pelo grupo e todas as fêmeas aptas põem aí seus ovos, que são incubados por todo o grupo. É o que ocorre, por exemplo, com alguns Cuculidae como Crotophaga sulcirostris, Crotophaga ani e Guira guira. Outro ninho social é o cooperativo, onde cada casal tem sua câmara de incubação isolada dentro da construção conjunta. Um exemplo é Myiopsitta monachus (Psittacidae), onde pode ocorrer que vários casais constroem um ninho ao lado do outro, formando uma estrutura de gravetos com quatro a oito entradas, uma para cada casal. Tais estruturas chegam a atingir 1,0m de altura e um peso de 10 kg, podendo em alguns casos pesar até 220 kg (Sick, 1984);

Várias espécies de aves podem construir ninhos próximos formando uma colônia mista. Colônia deste tipo pode ser formada por um grande número de casais de duas ou mais espécies que aninham juntos. Neste caso estão os ninhos de Egretta alba, Egretta thula (Ardeidae), Ajaia ajaia (Threskiornitidae), Mycteria americana (Ciconiidae), Phalacrocorax olivaceus (Phalacrocoracidae) e Anhinga anhinga (Anhingidae), construídos sobre uma mesma copa de árvore ou ocupando várias copas vizinhas, formando extensos ninhais à beira d'água, onde as espécies nidificantes encontram sua alimentação (Sick, 1984). Em outro caso pode haver construção de ninho por um ou mais pares de uma espécie no meio de uma grande colônia de outra espécie. Este tipo de ninho social ocorre por exemplo quando em uma grande colônia de Pygoscelis adeliae (Spheniscidae), alguns casais de Stercorarius pomarinus (Stercorariidae) constroem seus ninhos por entre a colônia (Van Tyne & Berger, 1976).

Outro ninho social é o ninho protegido; neste caso pássaros pequenos aninham em ninhos de aves grandes, em al-

guns casos em ninhos de aves de rapina (Van Tyne & Berger, op.cit.). No Pantanal Matogrossense é comum estarem associados aos grande ninhos de Jabiru mycteria (Ciconiidae), ninhos de pássaros pequenos como Gnorinopsar chopi (Icteridae) e Pitangus sulphuratus (Tyrannidae) (Sick, 1984).

Interações entre aves e invertebrados também podem ocorrer. Assim, algumas aves podem escavar seus ninhos em cupinzeiros, como alguns Psittacidae, por exemplo Aratinga per tinax (van Tyne & Berger, 1976), que se utiliza de termiteiros arborícolas, e alguns Galbulidae, como Galbula ruficauda, que escava o ninho em cupinzeiros terrícolas (Sick, 1984). Outro tipo de associação é com o ninho de Himenópteros. Assim, algumas espécies de aves constroem seus ninhos nas proximidades de vespeiros, sendo protegidos contra predadores devido a essa proximidade. Esta associação ocorre em espécie de Icteridae coloniais como Cacicus cela e Psarocolius bifasciatus, ficando os ninhos em forma de bolsa próximos a um grande vespeiro (Sick, 1984).

POSTURA

O número de ovos por postura, isto é, os ovos postos por uma fêmea em um ninho apenas, entre dois períodos de incubação, varia conforme a espécie. De maneira geral parece haver uma relação entre diversos fatores tais como capacidade fisiológica da ave, número de placas de incubação, número de ninhos que os pais podem alimentar e razão de mortalidade da espécie (Van Tyne & Berger, 1976).

Parece também em relação ao último fator que o tipo de ninho influe no número de ovos. Assim ninhos em forma de taça que estariam sujeitos a uma maior predação, teriam menor número de ovos por postura, enquanto ninhos situados em cavidades e ocos, menos sujeitos a predação, teriam maior número de ovos. Os ninhos em bolsa e esfera estariam entre as duas categorias anteriores. Dentro da família Emberizidae temos Sporophila albogularis com ninho em forma de taça e postura de dois ovos (Marcondes-Machado, 1974) e Sicalis flaveola, com ninho em oco e postura de cinco a seis ovos (Marcondes-Machado, 1982 c).

RECONHECIMENTO DOS OVOS

Parece que na maioria das espécies de aves não há reconhecimento dos ovos, mas sim do local do ninho. Tinbergen (1953 apud Van Tyne & Berger, 1976) trabalhando com Larus argentatus (Laridae), testou o reconhecimento dos ovos, com modelos em madeira de diferentes cores e formas que eram aceitos se estivessem no ninho mas que, se fossem colocados junto ao ninho, eram ignorados. Isto favorece espécies parasitadas, que tem seus ovos aceitos pelo hospedeiro.

Por outro lado existem espécies, como alguns pica-paus e curiangos, que transportam seus ovos para outros locais quando sob ameaça de predadores ou devido a acidentes com o local do ninho (Van Tyne & Berger, 1976).

INCUBAÇÃO

A grande maioria das aves desenvolve placas de incubação, isto é, áreas na pele do abdome que ficam mais vascularizadas um pouco antes de começar a incubação, favorecendo o aquecimento dos ovos. A ave que incuba provoca a rotação do ovo com movimento do bico propiciando uma melhor distribuição de calor e evitando aderência do embrião à casca.

A participação do macho e da fêmea varia com a espécie. Na maioria das espécies é a fêmea que incuba sem auxílio do macho. Esse padrão comportamental ocorre em todas as espécies da família Emberizidae, à exceção talvez de Volatinia jacarina, na qual o macho é visto algumas poucas vezes pousado sobre os ovos (Marcondes-Machado, 1976).

Nas espécies poliandricas o macho incuba os ovos como em Tinamus solitarius (Tinamidae).

Pode ocorrer também que haja participação do macho e da fêmea, que se revezam para incubar. Nos Columbidae, como Columbina talpacoti, ocorre este padrão.

Nos Megapodidae, família restrita à Austrália e ilhas vizinhas não ocorre incubação. O casal escava uma grande depressão que é enchida de matéria vegetal morta. Os ovos são postos em meio a essa matéria, que apodrece liberando calor, que incuba os ovos. Ao macho cabe aumentar ou diminuir a cobertura dos ovos para manter a temperatura constante (Peterson, 1969).

NINHEGOS

Os embriões das aves, quando já estão formados, possuem uma pequena protuberância sobre o bico, que vai servir para romper a casca e assim possibilitar sua saída.

O ninhego pode ser nidífugo ou nidícola. No primeiro caso podem seguir os pais, mas achar o próprio alimento, como Cairina moschata (Anatidae), ou não achar o próprio alimento como Odontophorus capueira (Phasianidae) (Alessandre D'Angieri, com. pes.).

Nos Megapodidae os ninhegos são independentes dos pais desde que nascem (Van Tyne & Berger, 1976).

Os nidícolas são dependentes: permanecem no ninho, recebendo dos pais calor, (pois nos primeiros dias são pecilotérmicos), proteção e alimento. Possuem marcas nos bordos rictais, que atuam como estímulo para os pais os alimentarem. Os Passeriformes, como Pitangus sulphuratus (Tyrannidae) e outros pertencem a este grupo.

CUIDADOS PARENTAIS

Entre os cuidados parentais está a remoção das cascas dos ovos do ninho. Em algumas espécies como Sicalis flaveola, a casca é comida pela fêmea; em outras, como Scardafella squammata (M.R. de Eston, com. pes.), as cascas são levadas no bico e soltas longe do ninho. Como os ninhegos de aves nidícolas são pecilotérmicos, uma das funções dos pais é fornecer calor a eles. Assim, em Sporophila albogularis (Marcondes-Machado, 1978) apenas a fêmea permanece pousada sobre os ninhegos, enquanto Scardafella squammata (M.R. de Eston, com. pes.) o macho e a fêmea revesam-se nessa tarefa. Como uma regra geral os adultos que incubam os ovos também permanecem sobre os ninhegos.

Em algumas espécies, como Sicalis flaveola (Marcondes-Machado, 1980b) as fezes dos ninhegos são carregadas pela fêmea para fora do ninho; em outras, como nos Columbidae, as fezes não são retiradas e o ninho fica forrado por elas, que lhe dão maior resistência.

Os cuidados à maioria dos filhotes segue mais ou menos o mesmo padrão, com os pais protegendo-os e alimentando-os. Em algumas espécies, como nos pingüins e flamingos,

os filhotes se agrupam formando creches com alguns adultos cuidando deles, enquanto outros vão se alimentar e trazer alimento para seus filhotes. Filhotes de flamingo deixam seus ninhos com 3 a 4 dias e se juntam com outros da mesma idade formando creche (Van Tyne & Berger, 1976).

Em geral parece não haver reconhecimento entre Passeriformes adultos e seus próprios filhotes. Isto pode ser demonstrado transferindo-se ninhegos de um ninho para outro. Pode ocorrer também que ninhegos anilhados sejam eliminados do ninho por seus próprios pais, quando estes retiram a anilha do ninho. Já em Sicalis flaveola ocorre divisão em cuidados da prole, podendo o macho alimentar metade dos filhotes e a fêmea a outra metade. Os pais reconhecem os filhotes que alimentam, evitando ou agredindo os outros quando estes se aproximam (Marcondes-Machado, 1983).

Pode ocorrer em algumas espécies como Mimus saturninus (Mimidae), que mais adultos não pertencentes ao casal cuidem dos filhotes (M. Martha Argel de Oliveira, com. pes.). São chamados "helpers" ou ajudantes, podendo ser filhotes já emancipados de ninhadas anteriores.

Algumas aves têm se especializado em utilizar ninhos, incubação de ovos e cuidados da prole de outras espécies, chamadas de hospedeiras, para sua própria reprodução.

As aves parasitas podem utilizar de várias estratégias para se reproduzir. Há os parasitas não obrigatórios que podem se utilizar às vezes do ninho de outra espécie, como Legatus leucophaeus (Tyrannidae), Machetornis rixosa (Tyrannidae) Icterus icterus (Icteridae) entre outros (Van Tyne & Berger, 1976), ou outros que às vezes incubam os próprios ovos e outras vezes põe seus ovos em ninho de outra espécie, como Oxyura jamaicensis e Aythya americana (Anatidae). No caso desta última foi estimado que de 5 a 10% das fêmeas não são parasitas no início da estação de reprodução (Van Tyne & Berger, 1976).

Nos parasitas obrigatórios os ovos são sempre postos em ninhos de outras espécies, chamadas hospedeiras. No Brasil temos o conhecido exemplo do chopim (Molothrus bonariensis) (Icteridae), que parasita ninhos de tico-tico (Zonotrichia capensis) (Emberizidae). Além deste temos a marreca-de-cabeça-preta (Heteronetta atricapilla) que põe seus ovos em qualquer ninho a altura da água dum ave de porte aproxi-

mado ao seu (Sick, 1984), como Netta peposaca (Anatidae) e Fulica armillata (Rallidae) (Van Tyne & Berger, 1976). A família Cuculidae, que no velho mundo possui uma espécie parasita bem conhecida que é o cuco (Cuculus canolus), no Brasil tem também espécies parasitas como o saci (Tapera naevia). Além destes exemplos temos vários outros de parasitas obrigatórios como Scaphidura oryzivora, que parasita outros Icteridae como ela, como aqueles pertencentes aos gêneros Psarocolius e Cacicus (Van Tyne & Berger, 1976).

BIBLIOGRAFIA

- ALDERTON, C.C., 1961. The breeding cycle of the Yellow-Bellied Seedeater in Panamá. Condor, 63: 390-398.
- _____, 1962. Breeding of Blue-Black Grassquit. Condor, 65: 154-162.
- AUSTIN, O.L., JR. & SINGER, A., 1965. Birds of the world. London, Zim, 316p.
- CARVALHO, C.T. de, 1953. Notas ecológicas sobre Coereba flaveola (Passeres, Coerebidae). Bol. Mus. para. Emílio Goeldi, N.S. (10):1-21
- DARLING, L. & DARLING, L., 1962. Bird. 2nd ed. Boston, Mifflin, 261 p.
- DIAS-CAMARGO, C.E. & MARCONDES-MACHADO, L.O., 1982. Competição por local de aninhamento, entre Dryocopus lineatus (L. 1766) (Picidae, Piciformes) e Apis mellifera L., 1758 (Apidae, Hymenoptera). Ciênc. Cult. (resumos), S.Paulo, 34 (7) 552.
- FFRENCH, R.P., 1965. The nesting behaviour of the Yellow-Bellied Seedeater. Caraib. J. Sci., 5: 149-156.
- LORENZ, K., 1971. Studies in animal and human behaviour. Cambridge, Harvard University Press, 1, 403p.
- MARCONDES-MACHADO, L.O. 1974. Dados preliminares sobre o ninho de Tiaris fuliginosa (Aves, Emberizidae), em cativeiro. Ciênc. Cult. (resumos), S.Paulo, 26 (7): 338-339.
- _____, 1976. Alguns aspectos da biologia e do comportamento reprodutivo de Volatinia jacarina jacarina (Aves, Emberizidae), em cativeiro. Ciênc. Cult. (resumos). S.Paulo, 28 (7): 903-904.
- _____, 1980 a. Aspectos do comportamento e da biologia de Ammodramus humeralis (Bosc, 1792) (Passeriformes Emberizidae). Ciênc. Cult. (resumos), S.Paulo, 32 (7): 822
- _____, 1980 b. Alguns aspectos de comportamento e da biologia de Sicalis flaveola (Linnaeus, 1766) (Passeriformes, Emberizidae). Tese de Doutorado em Ciências

(Zoologia), Universidade de São Paulo.

_____, 1982 a. Relação do comprimento dos dias com a atividade reprodutiva em Sicalis flaveola (Linnaeus, 1766) (Passeriformes, Emberizidae). Bol.Zool. Univ. S.Paulo, 7: 213-223.

_____, 1982 b. Notas sobre a reprodução de Sporophila albogularis (Spix, 1825) (Passeriformes, Emberizidae) em cativeiro. Iheringia. Sér. Zool., Porto Alegre (61):81-89.

_____, 1982 c. Comportamento reprodutivo de Sicalis flaveola brasiliensis (Gmelin, 1789) (Passeriformes, Emberizidae). Resumos do 9º Congr. bras. Zoologia, Porto Alegre, RS, p.284-285.

_____, 1983. Divisão de trabalho em cuidados à prole em Sicalis flaveola (Linnaeus, 1766) (Passeriformes, Emberizidae). Resumos do 10º Congr. bras. Zoologia, Belo Horizonte, MG, p.345-346

_____, 1984. Escolha e competição por locais de construção de ninhos por Sicalis flaveola brasiliensis (Gmelin, 1789) (Passeriformes, Emberizidae). Resumos do 11º Congr. bras. Zoologia, Belém, PA, p. 318-319

PETERSON, R.T., 1969. As Aves. Rio de Janeiro, José Olympio, 208 p.

SICK, H., 1984. Ornitologia brasileira, uma introdução, Brasília, Editora Universidade de Brasília, 2V, 827 p.

VAN TYNE, J. & Berger, A.J., 1976. Fundamentals of ornithology, New York, Willey, 808 p.

ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE VACAS LEITEIRAS EM PASTAGENS NEO-TROPICAIS

Mateus José R. Paranhos da Costa*

Conforme FRASER (1980), o comportamento animal seria o resultado final dos processos funcionais tanto individuais como coletivos, de modo que a Etologia mostraria o caminho de racionalização dos cuidados com os animais e de otimização da exploração destes.

De fato, o comportamento animal é de fundamental importância na avaliação de técnicas de manejo, alimentação e instalações que são praticadas na exploração econômica dos animais e conforme relata EWBANK (1969), este campo de investigação está se tornando cada vez mais importante em Zootecnia, à medida que os sistemas de criação se tornam progressivamente intensificados.

No caso particular dos bovinos destinados à produção leiteira, as observações etológicas assumem um papel de grande importância, pois, as raças que apresentam boas médias de produção leiteira foram selecionadas em regiões caracterizadas pelo clima temperado e, no entanto, estes animais são largamente criados em regiões de clima tropical. Nestas condições tais vacas não apresentam uma resposta produtiva satisfatória em sistemas de exploração extensiva, o que faz com que se intensifique o processo criatório através de técnicas de manejo, alimentação e instalações que, por sua vez, aumentam sensivelmente os custos de produção.

Estas considerações nos permitem deduzir que as manifestações comportamentais das vacas leiteiras podem ser uma boa fonte de informações a respeito da capacidade adaptativa de determinados indivíduos, sendo interessante que se estabeleça correlações entre as características adaptativas (morfo-fisiológicas) e o comportamento, e de ambos com a produtividade.

Este aspecto é abordado por SILVA (1982) ao destacar 3 pontos de principal importância no estudo do comportamento de bovinos, conforme segue:

(a) no melhoramento de forrageiras e nos estudos

* Associação dos Zootecnistas do Estado de São Paulo.

de nutrição e alimentação animal, há necessidade de se bem conhecer os hábitos alimentares;

(b) o conhecimento preciso do comportamento dos animais possibilita a esquematização de métodos mais adequados de manejo, tanto dos animais como das pastagens, resultando em melhor desempenho dos rebanhos;

(c) a adaptação dos animais a determinados ambientes específicos se reflete no seu comportamento, o qual constitui então uma informação importante a ser obtida nos estudos de Bioclimatologia.

Mais resumidamente MIRANDA (1983) refere que as relações entre os animais e as pastagens são tão complexas que exigem a particularização de métodos de estudo do comportamento.

De fato, dada a distribuição extremamente cosmopolita dos animais domésticos em geral e das vacas leiteiras em particular, os resultados de inúmeros estudos do comportamento realizados até agora tem sido frequentemente bem diferentes uns dos outros, refletindo a diversidade das condições ecológicas a que os animais se acham sujeitos. Realmente o meio ambiente altera significativamente os hábitos das vacas leiteiras (DOMIGUES, 1968; FURLAN, 1973; HAFEZ, 1973a; FRASER, 1980).

A esse respeito deve ser destacado que vários autores, como HAFEZ (1973b) e MESSENGER (1980), se referem ao comportamento como um mecanismo adaptativo de grande importância e que apresenta um "custo" biológico relativamente baixo, pois permitiria a adaptação dos animais a condições ambientais inadequadas através de mudanças de posição e de atividades, evitando maiores esforços fisiológicos. Por exemplo, as vacas leiteiras podem responder a determinadas condições ambientais afastando-se ou aproximando-se de locais ensolarado ou sombreado.

É importante que se destaque, que, geralmente ao aplicar o manejo nas vacas leiteiras o criador não considera seus aspectos comportamentais. Isto leva as vacas a terem que se adaptar a um manejo inadequado além do ambiente desfavorável. Seria mais sensato adaptar o manejo aos hábitos dos animais. Este aspecto pode ser bem exemplificado: muitos criadores deixam seus pastos sem qualquer arborização ou cobertura que proporcione sombra aos animais, fator este impor-

tante se considerarmos a intensa radiação solar nos trópicos. Esta condição pode levar as vacas a assumirem um comportamento incomum aos bovinos, que seria o de mergulhar em represas ou lagos para manter a homeotermia. Esta manifestação comportamental reflete uma inadaptação das vacas ao ambiente tropical além de uma condição inadequada de manejo e instalações.

Existem algumas raças de bovinos adaptados às condições tropicais e que apresentam uma razoável aptidão leiteira. Estas raças que pertencem a espécie Bos indicus, mais conhecidos por Zebuínos, não sofreram uma seleção maciça para esta finalidade, apresentando, portanto, uma produtividade inferior a das raças especializadas em produção de leite da espécie Bos taurinus.

Em muitos casos a criação destes animais e seus mestiços se apresenta mais econômica, isto porque o custo de produção do leite com estes animais é inferior àquele despendido com as raças altamente especializadas.

Ambas as espécies apresentam manifestações comportamentais de forma bastante semelhante, principalmente no que se refere ao comportamento forrageiro, ocorrendo variações ocasionais devido principalmente a ação do meio ambiente. Entretanto não devemos nos esquecer que o Bos indicus não esteve sujeito a intensa pressão de seleção aplicada ao Bos taurus. Este fato leva a algumas variações comportamentais bastante evidentes: as vacas zebuínas apresentam um alto grau de habilidade materna enquanto que as taurinas geralmente não apresentam boa habilidade materna, fruto de uma seleção que buscou uma vaca que produzisse leite sem a presença da cria; os zebuínos apresentam um comportamento gregário mais evidente dos que os taurinos, além de outras diferenças.

Grande parte dos estudos sobre o comportamento de vacas leiteiras se referem aos seus hábitos de pastejo. A mais de 30 anos que este tipo de observação vem sendo realizado e a justificativa para sua realização é que várias variáveis afetam diretamente estas características, o que possibilita uma fonte de informações bastante interessante para avaliá-las.

Entretanto todos os aspectos comportamentais devem ser considerados importantes. Dependendo da finalidade do estudo e dos objetivos do pesquisador pode-se destacar esta ou aquela manifestação comportamental. Por exemplo, pode-se ava-

liar a fertilidade de touros ou de vacas através do seu comportamento sexual, ou avaliar a habilidade materna de uma vaca através de seu comportamento em relação ao bezerro, ou ainda, observar o comportamento social dos bovinos antes de agrupá-los em ambientes restritos.

Apesar da importância destes aspectos e de outros não enumerados, trataremos mais profundamente do comportamento forrageiro, que é o principal objeto de nossos estudos.

COMPORTAMENTO FORRAGEIRO

Nestes estudos geralmente são considerados os tempos de pastejo, de ruminação e de ócio. Alguns autores desdobram este último em tempo de ócio e tempo andando.

São vários os fatores que alteram estas manifestações comportamentais e dentre elas podemos destacar o clima, a espécie forrageira, o manejo, as instalações, a presença de outros indivíduos da própria espécie ou não, o estado fisiológico das vacas (lactação, cio, etc), entre outros.

TEMPO DE PASTEJO

Pastejo, para os bovinos, seria o ato de apreender a forragem entre a língua e o palato, arrancando-a num movimento lateral da cabeça e ingeri-la em seguida. Inclui o deslocamento do animal em busca de touceiras e, eventualmente, a ingestão de ração e forragens no cocho (SILVA, 1982). FRASER (1980) acrescenta ainda que as características desse ato são tais que, ao pastar, uma vaca só mastiga a forragem duas ou três vezes.

O pastejo não é uma atividade contínua nem apresenta características aleatórias. De acordo com a maioria dos observadores, os bovinos apresentam 3 a 5 períodos máximos de pastejo (SILVA et alii, 1967; HAFEZ, 1973b; VOISIN, 1974; FURLAN, 1976; FRASER, 1980; COSTA et alii, 1983). A duração e a ocorrência desses períodos de pastejo são alteradas pelas variações meteorológicas, pastagem, categoria dos animais, etc, mas em geral ocorrem 3 períodos principais, mais estáveis: o primeiro iniciando imediatamente antes do amanhecer, o segundo por volta das 15 horas até o anoitecer e o

terceiro em torno de meia-noite.

CASTLE et alii (1950), trabalhando com vacas leiteiras Shorthorn nos E.U.A., observou um tempo de pastejo médio de 6 horas e 31 minutos com uma variação de 4 horas e 33 minutos a 10 horas e 48 minutos por dia.

HANCOCK (1954), trabalhando com vacas em lactação na Nova Zelândia, observou que tempos mais longos de pastejo ocorriam quando as temperaturas eram mais elevadas. Destacou entretanto que elas foram variáveis, de baixas a moderadas, ocorrendo um período quente na 3ª quinzena de observação (27°C). Os tempos mais curtos de pastejo ocorriam quando as pastagens eram abundantes e de boa qualidade, ao passo que os períodos maiores de pastejo ocorriam com pastos abundantes mas de qualidade inferior. De maneira geral as vacas pastaram 503 minutos por dia.

WILSON (1961), observando vacas mestiças Zebu x Holstein, em Trinidad, verificou que estes animais despendiam um tempo de 7 horas e 36 minutos pastando, com ocorrência de um percentual de 64% durante o dia e 36% durante a noite. Destacou ainda que o comportamento normal seria constituído por três períodos principais de pastejo, o que está de acordo com as observações de vários autores entre eles SILVA et alii (1967) e NARDON (1976).

SILVA et alii (1967), ao observar vacas Holandesas e mestiças na Baixada Fluminense, relataram que, de um modo geral, englobando estação de chuva e seca, os animais pastaram 40,6% do período de 24 horas, num total de 9 horas e 42 minutos de pastejo, destacando que houve diferenças altamente significativas entre o tempo de pastejo nas duas estações do ano.

DOMINGUES (1968) destaca que os hábitos de pastejo, e consequentemente a eficiência da alimentação no pasto, podem ser influenciados: (1) pelo próprio pasto, (2) pelo animal e (3) pelos fatores climáticos, salientando que os animais pastam durante o dia e parte da noite, numa proporção de mais ou menos 65% para 35% respectivamente. O mesmo autor ressalta ainda que reses das raças Jersey e Holandesa, nos dias de altas temperaturas (29°C à sombra), pastaram somente 11% do dia, mas durante a noite com o arrefecimento da temperatura (27,2°C) o período do pastejo foi de 37%.

MIRANDA (1968) relata que foi verificado na Luízia

na que o consumo de pequenos quantidades de feno, nas horas de repouso, não reduziu o tempo total de pastejo. Entretanto, outros trabalhos indicam uma redução nesse tempo por este motivo (WAITE, 1977).

PAYNE (1968) sugere que a reação normal dos bovinos, e provavelmente da maioria dos ruminantes, à ação do calor é, em primeiro lugar, diminuir a ingestão de alimentos e aumentar a de água. Informa ainda que a ingestão de alimentos por parte de novilhas das raças Holandesa, Jersey, Schwyz e Brahman, declinou após a temperatura ambiente ter-se elevado a mais de 21,1°C, 23,9°C, 26,7°C, 35,0°C respectivamente. Variações diurnas de temperatura de 21,1°C a 37,8°C reduzem a ingestão de alimentos dos bovinos da raça Holandesa de 20 a 30%, no referido período mas esta variação teria pequeno efeito na ingestão total uma vez que ocorre uma compensação no sentido de aumentar o período de pastejo nas horas mais frescas do dia.

CHQUILOFF (1968) afirma que os animais em estado de hipertermia sofrem redução na sua capacidade de ingestão de alimentos, verificando-se ainda uma diminuição das atividades, tais como ruminância e locomoção, havendo procura de locais sombreados e aumento na ingestão de água.

LUCCI *et alii* (1969a) em observações realizadas por 72 horas consecutivas com vacas mestiças em Nova Odessa SP, relatam um tempo de pastejo de 7 horas e 14 minutos em 24 horas; ocorrendo em sua maior parte durante o dia. Destacam que a maior intensidade ocorreu nos períodos das 8:00 às 10:00 horas, entre 15:00 e 19:00 horas, por volta das 23:00 horas e, logo após, entre 01:00 e 02:00 horas. Deve-se salientar que, nesse trabalho, os autores não consideraram o período em que os animais ficaram estabulados (5 horas e 18 minutos), quando dispunham apenas de água.

Em um outro trabalho LUCCHI *et alii* (1969b), observaram 14 vacas mestiças, também em Nova Odessa - SP com alta razão no período que estes animais ficaram estabulados, sendo este período de 3 horas e 18 minutos, tempo necessário apenas para ordenha. Nessas condições observaram que o tempo despendido no ato do pastejo foi de 8 horas e 16 minutos, em 24 horas, 70,8% do mesmo ocorrendo no período diurno. A diferença entre os trabalhos realizados por LUCCHI *et alii* (1969a) e (1969b) é explicada neste último, devido à menor permanência das vacas no estábulo. Esses autores relatam ainda que vacas mais produtivas pastam durante períodos de tempo mais

longos, em regime exclusivo de pasto.

De acordo com HAFEZ & BOUISSON (1969), o bovino geralmente pasta em pé; os bezerros jovens, entretanto, muitas vezes pastam deitados. Ocasionalmente um animal adulto pode ajoelhar sobre suas patas dianteiras, para alcançar alguma forragem desejável que se encontre sob cercas ou quaisquer barreiras. Destacam que os maiores períodos de pastejo durante o dia ocorrem antes do amanhecer, durante o meio da manhã, no começo da tarde e próximo ao por do sol e que sob algumas condições, um ou dois períodos de pastejo ocorrem durante a noite, mas eles não são tão bem definidos como os períodos diurnos. Salientam ainda que o pastejo noturno pode ser mais frequente durante o verão e sob condições tropicais (gado Europeu), desde que, em climas quentes os animais preferem pastar durante as horas mais frescas. No calor do meio do dia, eles deitam, descansando ou ruminando. Os mesmos autores relatam ainda que diferenças nos padrões de pastejo entre raças são relacionadas com a adaptabilidade climática dos animais e, também, com a capacidade do trato digestivo, existindo então diferenças nos padrões de pastejo entre as raças europeias. Os bovinos das raças Holandesa e o Jersey, por exemplo, têm a mesma taxa de pastejo, em temperatura que representa conforto térmico, mas quando a temperatura ambiente se eleva acima da zona de conforto o gado Jersey pasta mais do que o Holandês; sob temperaturas extremamente altas há uma redução desta diferença.

LUCCI *et alii* (1972), trabalharam 72 horas consecutivas com vacas mestiças em regime exclusivo de pasto, todas elas em lactação, em Nova Odessa-SP. As vacas pastaram durante 11 horas e 6 minutos, com 63,9% deste período ocorrendo durante o dia. Este valor exagerado no tempo de pastejo foi relacionado à incidência de chuvas abundantes.

MUGERWA *et alii* (1973) trabalhando com vacas holandesas em diferentes estágios de lactação em Kabanyala-Uganda observaram que as vacas em lactação gastaram significativamente mais tempo pastando do que as vacas secas, o que vem em concordância com o relato de SILVA *et alii* (1967); destacam ainda que 60% do tempo dedicado ao pastejo foi durante o dia e que 85% desta atividade ocorreu entre 06:00 e 20:00 horas.

Com relação aos efeitos do pasto sobre o tempo de

pastejo FURLAN (1973) relata que há um grande efeito da quantidade e da qualidade da forrageira, destacando que em pastos bons os bovinos gastam 46% do tempo pastando, em pastos médios 56% e em pastos ruins 62%. O mesmo autor salienta que a maior parte dos animais faz um pastejo seletivo, rejeitando os pastos contaminados pelas fezes; ressalta, entretanto, que os bovinos podem aceitar forragens contaminadas se não há outra escolha.

A este respeito tem-se a informação de PAIN & BROM (1978) que, ao estudarem o efeito da adubação com esterco líquido, distribuído sobre a pastagem, no comportamento de vacas Holandesas, constataram que as vacas que estavam no pasto, que foi pulverizado com o esterco, gastaram 30% do tempo a menos que vacas em pastos onde o esterco foi incorporado ou que recebeu adubação nitrogenada a base de NH_4NO_3 e concluíram que o comportamento de pastejo foi muito alterado por esta prática.

YOUSEF (1973) destaca que, em condições de campo, o efeito deprimente do calor sobre a ingestão de alimentos é evidente, levando uma redução do tempo dedicado ao pastejo, salientando que a temperatura em que começa a declinar o consumo dos alimentos, é de 26 a 29°C para a raça Jersey.

STOBBS (1975) observou vacas Jersey nas pastagens de Queensland - Austrália e constatou que elas pastam 540 a 720 minutos diariamente, concluindo que as vacas leiteiras, em pastagens tropicais baixas podem ter dificuldade na "colheita" de alimentos, sendo insuficiente para que elas mantenham a produção estável.

SLEUTJES *et alii* (1976), trabalhando em Jaboticabal - SP com vacas da raça Holandesa, sendo 7 malhadas de preto e branco e 5 de vermelho e branco, todas em lactação, constataram um tempo médio de pastejo de 6 horas e 33 minutos, sendo que 69,5% deste período ocorreu durante o dia. Destacam que as vacas Holandesas, mesmo nos dias quentes preferem o pastejo diurno ao noturno, o que vem de encontro às observações de SILVA *et alii* (1967).

NARDON (1976), também trabalhando com vacas Holandesas em Jaboticabal-SP, constatou que o tempo de duração de pastejo foi de 7 horas e 45 minutos por dia, em média, com uma variação mínima entre o outono e o inverno e cerca de 2 horas a menos no verão. Esta diferença seria devida ao

fato dos animais usarem mais eficientemente o período de pastejo no verão.

Por outro lado, WAITE (1977) relata que no verão pode haver um aumento no pastejo noturno, em especial se os animais são molestados pelas moscas durante o dia. A este respeito, entretanto, SCHMIDTMANN & VALLA (1982) destacam que a presença de moscas não altera o tempo total de pastejo nas vacas, havendo apenas uma pequena diferença nos padrões de pastejo durante o dia.

Ainda WAITE (1977) observa que a chuva não altera a atividade de pastejo, porém, quando acompanhada de ventos vigorosos, tanto o pastejo como o descanso são interrompidos e os animais buscam resguardar-se ou, de pé, viram-se, com a frente para o lado contrário donde o vento sopra.

HEDLUND & ROLLS (1977) trabalharam com vacas da raça Holandesa em total confinamento, no Missouri - EUA, com iluminação artificial de 15 horas e observaram que durante este período as vacas comeram durante 26% do tempo, e que elas comeram em pé 98,4% do tempo gasto nessa atividade, constataram que a distribuição das atividades ocorreu de maneira semelhante ao das vacas em pastagens.

Segundo HAFEZ (1978), nos tropicos, os ruminantes reduziram a sua produção calórica por anorexia voluntária. Esta redução na ingestão de alimentos como meio de reduzir a carga calórica, se reflete no tipo de pastejo. Normalmente os animais pastam durante as horas de temperatura mais amena e quando submetidas a altas temperaturas diurnas os ruminantes tendem a aumentar o período de pastejo noturno. O mesmo autor destacou ainda que a restrição de água diminui a ingestão de matéria seca.

Entretanto, COWAN *et alii* (1978), trabalhando com vacas da raça Holandesa em Queensland - Austrália, observaram que os animais que tiveram acesso à água durante todo o dia e aqueles que tiveram esse acesso apenas 20 minutos antes das ordenhas, apresentaram tempos de pastejo semelhantes ainda que o padrão de pastejo tenha mudado ligeiramente.

WINTER *et alii* (1980), observando um rebanho constituído por vacas das raças Jersey, Holandesa, Sahiwal e bovinos nativos de Bangladesh, constataram que há uma intensa redução no período de pastejo quando as temperaturas são superiores a 30°C; notaram ainda que o período de pastejo não

foi aumentado quando houve um declínio na qualidade da forrageira, o que contrasta com a afirmação de outros autores, como MUGERWA et alii (1973).

TEMPO DE RUMINAÇÃO

A ruminação consiste na regurgitação do bolo alimentar, procedente do rume e sua subsequente mastigação. Ela pode ocorrer quando o animal está em pé, deitado ou mesmo andando.

CASTLE et alii (1950) observaram que as vacas ruminaram 5 horas e 36 minutos com um período de 4 horas e 31 minutos (81%) ocorrendo quando as vacas estavam deitadas, destacando que o tempo médio da duração da ruminação foi de 35 minutos ininterruptos.

Já HANCOCK (1954), trabalhando com gado leiteiro na Nova Zelândia, observou que tempos curtos de ruminação ocorreram sempre quando o pasto era abundante e de excelente qualidade. Este tempo foi bastante semelhante também quando as vacas estiveram sobre pastagem escassa mas de boa qualidade. Os tempos de ruminação foram pouco maiores quando as pastagens eram abundantes e de boa qualidade.

WILSON (1961) ao observar vacas leiteiras mestiças em Trinidad, constatou que elas ruminaram cerca de 7 horas e 24 minutos, com 68% deste período ocorrendo à noite; destaca ainda que há ocorrência de três períodos principais de ruminação que se iniciam logo após cada um dos períodos de pastejo. Vem em concordância com o relato acima as observações de SILVA et alii (1967), que ao trabalharem com vacas leiteiras na Baixada Fluminense, observaram que elas ruminam mais a noite e, principalmente, quando deitadas por períodos de até 40 minutos. Evidenciaram ainda que os animais permaneceram nesta atividade por 33,4% das 24 horas, com a ocorrência de 3 a 5 períodos principais que não são, entretanto, tão bem definidos como os períodos de pastejo.

EWBANK (1969) baseado em várias observações indica que a criação intensiva dos animais domésticos pode levar ao aparecimento de comportamentos anômalos. Destaca, entretanto, que não tem surgido qualquer relato sobre comportamento anormal em vacas leiteiras sujeitas a um confinamento constante e indica que talvez os longos períodos dedicados à ruminação,

(4 a 9 horas por dia), ocupem o tempo dos animais e não possibilitem o aparecimento de comportamento anormal. O mesmo autor salienta ainda que os bovinos alimentados com rações experimentais de feno moído diminuem o seu tempo de ruminação e mostram um aumento de movimentos mandibulares irregulares e não relacionados com a ruminação.

Já HAFEZ & BOUISSON (1969) relatam que os bovinos mostram uma marcada preferência para ruminarem deitados (65-80%). Entretanto, este processo ocorre com o animal em pé, parado, deitado ou andando vagarosamente. Com relação a esta última forma DOMINGUES (1968) ignora a ruminação andando, mas tem-se observado que pode ocorrer este tipo de comportamento, principalmente se os animais são molestados no momento da ruminação.

HAFEZ e BOUISSON (1969) observam ainda que, em períodos chuvosos os animais ruminam mais na posição em pé.

LUCCI et alii (1972), observando vacas mestiças em regime exclusivo de pasto, viram que os animais dedicaram 6 horas e 24 minutos por dia à ruminação, com a ocorrência de 58,8% deste período durante a noite.

MUGERWA et alii (1973), observando vacas leiteiras em diferentes fases de lactação, constataram que a porcentagem do tempo dedicado à ruminação tende a aumentar com o avanço do estágio de lactação; destacaram entretanto que as diferenças não são significativas.

De acordo com SLEUTJES et alii (1976), que trabalharam com vacas da raça Holandesa, a ruminação seria a principal atividade das vacas leiteiras, com duração de 10 horas e 35 minutos, correspondendo a 44,1% do período de 24 horas; destacaram ainda que 58% do tempo dedicado a esta atividade é realizada à noite.

Trabalhando com o mesmo rebanho, NARDON (1976) observou que o tempo de ruminação médio foi de 7 horas e 40 minutos por dia, havendo no verão um acréscimo neste período que chegou a 8 horas por animal por dia. O tempo médio de ruminação, correspondeu a 31,9% do tempo total, um valor bem abaixo do observado por SLEUTJES et alii (1976). Neste caso a comparação é válida, uma vez que ambos os autores trabalharam com o mesmo rebanho no mesmo local, variando apenas a época de observação o que, conforme pode-se notar, alterou bastante as manifestações comportamentais.

Observando vacas Holandesas em confinamento, HEDLUND & ROLLS (1977) notaram que, num período de 15 horas (com iluminação artificial), as vacas dedicaram 22% à ruminacão e que 59% desta atividade ocorreu com os animais deitados. Tais observações concordam com as colocações de FRASER (1980), ao relatar que os bovinos preferem ruminar deitados a não ser que chova, quando então permanecem ruminando em pé ou caminhando lentamente.

COSTA *et alii* (1983), trabalhando com vacas da raça Holandesa, observaram que as vacas ruminam cerca de 7 horas e 30 minutos por dia em média, dados bastante próximos dos relatados por NARDON (1976), que observou o mesmo rebanho.

TEMPO DE ANDAR

Vários autores entre os quais (CASTLE *et alii*, (1950), HANCOCK (1954), WILSON (1961), & SILVA *et alii* (1967), incluem o ato de andar como uma atividade de ócio. Entretanto CARTHY (1980) relata que "frequentemente, embora nem sempre, a locomoção é dirigida, pois um animal geralmente se movimenta de maneira orientada por uma fonte de estimulação ou de um modo que resulta no agrupamento dos animais no ambiente com respeito a uma fonte de estímulos".

Entretanto WILSON (1961) relata que a atividade de ócio envolvia principalmente o animal andando em direção ao estábulo ou voltando para as pastagens em função das ordenhas. Esta observação só vem a endossar a anterior, se considerarmos o estábulo e a pastagem como fontes de estímulo bastante expressivas.

DOMINGUES (1968) relata, com muita propriedade, que a extensão do pasto influi bastante no tempo que os animais se dedicam a andar, destacando que pastos maiores estimulam longas caminhadas que se restringirão em pastos limitados. Esta colocação vem de encontro ao relato de WAITE (1977), que ainda destaca que 80% da distância total é percorrida durante o dia.

Apesar de MUGERWA *et alii* (1973) também incluírem o tempo que os animais andam como uma atividade de ócio, eles observaram que as vacas andaram cerca de 15 a 28 minutos por dia, respectivamente quando em início de lactação e

quando não em lactação.

SLEUTJES *et alii* (1976) constataram que as vacas Holandesas andaram 50 minutos durante todo o dia, com ocorrência de 34 minutos durante o dia e 16 minutos à noite; destacam que a maior parte deste tempo, foi dedicado às idas e vindas do pasto para o estábulo e que o deslocamento no piquete foi mínimo, dados estes que vem a concordar com os de WILSON (1961). Entretanto, não se deve esquecer a influência que a distância entre estes dois pontos (estábulo-pasto) pode ter sobre este comportamento.

Já NARDON (1976) observou que as vacas Holandesas gastaram em média 17 minutos andando e que esta atividade aconteceu fundamentalmente durante o dia; salienta ainda que os animais andaram muito mais no outono do que no inverno e verão, 28, 15 e 10 minutos por dia respectivamente.

De uma maneira mais abrangente, HAFEZ (1978) relata que a distância percorrida ao pastar varia com o clima, topografia e a disponibilidade de forragens, assim como com a raça dos animais.

RUCKEBUSCH & BUENO (1980) observaram que o tempo que os animais gastam andando foi correlacionado com o tempo de pastejo ($r = 0,92$) e notou um tempo maior que o dedicado ao pastejo. Entretanto SILVA (1982) ao incluir a atividade andar como ócio, destaca que ela é assim considerada quando não se trate de deslocamento durante o pastejo, uma vez que o deslocamento dos animais em busca de touceiras é incluído como ato de pastejo. Este enfoque não foi estabelecido por RUCKEBUSCH & BUENO (1980), o que gerou uma alta correlação entre tempo andando e tempo de pastejo, além de um tempo maior dedicado a primeira atividade.

TEMPO DE ÓCIO

Vários autores (WILSON, 1961; SILVA *et alii*, 1967; LUCCI *et alii*, 1972; WAITE, 1977; COSTA *et alii*, 1983), definem como ócio toda atividade dos animais quando não estão pastando ou ruminando. Entretanto, deve-se considerar o ato de andar como uma atividade individualizada; o ócio seria o tempo dedicado ao descanso, em pé ou deitado, ou ainda o tempo dedicado aos cuidados corporais e a atividade lúdicas.

CUNHA (1965) refere-se à "vadiagem", do seguinte

modo: "A vadiagem parece comum a todo sistema orgânico, aparecendo como comportamento exploratório ou como o que o animal faz quando não tem nada especial a fazer. Na verdade tal comportamento pode ser muito útil, indiretamente porque pode levar o animal a adquirir uma representação dos arredores que depois lhe permitirá escolher, dada uma preguiça que parece ser uma característica fundamental de todo organismo, de várias rotas alternativas, a um objetivo vital, a que se verifica mais curta ou envolve menor esforço; paradoxalmente, é ao trabalhar para fins biológicos, geralmente considerados úteis, que o animal é essencialmente preguiçoso".

Como se vê este autor também incluiria o ato de andar como uma atividade de ócio, entretanto é necessário, mas nem sempre é possível, verificar-se a finalidade do comportamento de andar.

CASTLE et alii (1950) ao realizarem observações durante 24 horas contínuas constatou que a média de tempo com que o animal permaneceu em pé foi de 8 horas e 16 minutos e deitado, 9 horas e 13 minutos. Deve-se destacar, entretanto, que nestes tempos estão incluídas 5 horas e 36 minutos de ruminação, o que daria como tempo dedicado ao ócio cerca de 11 horas e 53 minutos por dia.

Por outro lado, WILSON (1961) observou um tempo médio gasto com o ócio de 8 horas e 18 minutos, com uma distribuição regular entre o dia e a noite, 51% e 49% respectivamente.

SILVA et alii (1967) relatam que de modo geral e englobando duas estações (chuvas e seca), os animais dedicam 26% do dia ao ócio.

LUCCI et alii (1972) observaram que os animais dedicam 5 horas e 52 minutos por dia ao ócio, com 45,3% deste período ocorrendo durante o dia.

FURLAN (1973) destaca que o tempo de descanso, principalmente à sombra, aumenta quando uma pastagem de má qualidade é oferecida durante o dia.

De forma geral VOISIN (1974) relata que as vacas descansam 8 horas por dia e tempos semelhantes a este são também dedicados ao pastejo e ruminação, o que faz com que afirme que "as vacas são sindicalizadas e se negam a fazer hora extra".

Entretanto SLEUTJES et alii (1976), observando va-

cas Holandesas, notaram que elas dedicam apenas 5 horas e 21 minutos a atividade de ócio que, neste caso, não incluem o tempo dedicado a andar.

NARDON (1976), trabalhando com o mesmo rebanho, observou que a atividade de ócio teve seu máximo no verão (9 horas e 47 minutos por animal por dia), mas que em média os animais gastaram 37,0% do período de 24 horas em ócio. Destaca ainda que, de maneira geral, os animais preferiram para o descanso a posição em pé à deitada, sendo a primeira predominante no período diurno e a segunda no período noturno.

De maneira geral, FRASER (1980) relata que os animais ocupam de 9 a 12 horas com descanso.

Finalmente, COSTA et alii (1983), ao observar vacas Holandesas, constataram que elas dedicaram 10 horas a atividades de ócio, aí incluída a atividade de andar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARTHY, J.D. Comportamento Animal. São Paulo, EPU/EDUSP, 1980. 79p.
- CASTLE, M.E.; FOOT, A.S. and HALLEY, R.J. Some observation on the behaviour of dairy cattle with particular reference to grazing. J. Dairy Research 17 (3): 215-230, 1950.
- CHQUILOFF, M.A.G. Introdução ao estudo da bioclimatologia animal, In: Seminário de Climatologia Animal, Viçosa - MG, 1968, p. 10-21.
- COSTA, M.J.R.P.; MESQUITA, J.C.; JUNQUEIRA FILHO, A.A.; PANZANI, J.C. e STEFANI, V.M. Comportamento de vacas holandesas em pastagens. In: Anais do I Encontro Paulista de Etologia, Jaboticabal-SP, 1983. p. 251.
- COWAN, R.J.; SHACKEL, D.; DAVISON, T.M. Water intakes, milk yield and grazing behaviour of friesian cows with restricted access to water in a tropical upland environment. Austr. J. of Exp. Agric. and Animal Husbandry, 18 (1): 190 - 195, 1978.
- CUNHA, W.H. de A. Convite justificativa para o estudo naturalístico do comportamento animal. Jornal Bras. de Psicologia, 1 (2): 37-57, 1965.
- DOMINGUES, O. Introdução à Zootecnia. Rio de Janeiro, Serv. Inf. Agrícola, Ministério da Agricultura, 1968. 392p.
- EWBANK, R. Behavioural implications of intensive animal husbandry. Outlook on Agric., 6 (1): 41-46, 1969.
- FRASER, A.F. Comportamiento de los animales de granja, Zaragoza (Espanha), Editorial Acribia, 1980. 291p.
- FURLAN, R.S. Hábitos de pastejo. In: Anais do I Simpósio sobre manejo de pastagem. Piracicaba-SP, 1973. p. 141-154.
- HAFEZ, E.S.E. and BOUISSON, M.F. The behaviour of cattle. In: HAFEZ, E.S.E., Behaviour of domestic animals, Londres, Baillière, Tindall & Cox. 1969. p. 203-244.
- _____. Principios de la adaptación animal. In: HAFEZ, E.S.E. Adaptación de los animales domésticos. Barce-

lona, Editorial Labor, 1973a. p. 13-30.

- _____. Adaptación de la conducta, In: HAFEZ, E.S.E. Adaptación de los animales domésticos. Barcelona. Editorial Labor, 1973b. p. 274-290.
- _____. Fisiologia de la conducta, In: DUKES, H.H. & SWENSON, M.J. Fisiologia de los animales domésticos, Madrid, Aguilar. 1978. p. 1340-1377.
- HANCOCK, J. Studies of grazing behaviour in relation to grassland management. I- Variation in grazing habits of dairy cattle. J. Agric. Sci., 44: 420-429, 1954.
- HEDLUND, L. and ROLLS, J. Behavior of lactating dairy cows during total confinement. J. Dairy Sci., 60 (11): 1807 - 1812, 1977.
- LUCCI, C.S.; SARTIN, H.J.; SOBRAL, J.P. e HEHFLED, O. Observações sobre hábitos de vacas leiteiras, em pastos de capim fino (*Brachiaria mutica*) e de capim napier (*Pennisetum purpureum*). I. Boletim Industria Animal, 26: 155-164, 1969a.
- _____; _____; PIRES, F.L. e MATTOS, J.C.A. Observações sobre os hábitos de vacas leiteiras em pastos de capim napier (*Pennisetum purpureum*). II. Boletim de Industria Animal, 26: 165-172, 1969b.
- _____; FREITAS, E.A.N.; MOURA, M.P.; FRANÇA NETO, B. G.; MENEZES, J.B.O.X. e CAVALCANTI, S.F. Observações sobre hábitos de vacas leiteiras em pastos de capim napier, *Pennisetum purpureum*, e de capim fino, *Brachiaria mutica*. III. Tempos de Pastejo e Ruminação. Boletim de Industria Animal, 29 (1): 59-65, 1972.
- MESSENGER, J.B. Nervos, cérebro e comportamento. São Paulo, EPU/EDUSP, 1980, 73p.
- MIRANDA, R.M. Comportamento do gado leiteiro, In: Seminário de Climatologia Animal, Viçosa-MG, 1968. p. 110-124.
- _____. Comportamento de bovinos em pastagens, In: Anais do I Encontro Paulista de Etologia, Jaboticabal-SP, 1983. p. 217-238.

MUGERWA, J.S.; CHRISTENSEN, D.A. and OCHETIM, S. Grazing behaviour of exotic dairy cattle in Uganda, East African Agric. and For. J. 39 (1): 1-11. 1973.

NARDON, R.F. Alguns aspectos do comportamento de vacas holandesas em pastagens. Jaboticabal, FCAV/UNESP, 1976, 39p. (Monografia de graduação).

PAIN, B.F. & BROOM, D.M. The effects of injected and surface spread slurry on the intake and grazing behaviour of dairy cows. Animal Production, 26 (1): 75-83, 1978.

PAYNE, W.J.A. Nutrição dos ruminantes nos trópicos. In: Seminário de Climatologia Animal, Viçosa-MG, 1968, p. 42-77.

RUCKEBUSCH, Y. & BUENO, L. An analysis of ingestive behaviour and activity of cattle under field conditions. Applied Animal Ethology, 4 (4): 301-303, 1978.

SCHMIDTMANN, E.T. & VALLA, M.E. Face-fly pest intensity fly avoidance behaviour (bunching) and grazing time in Holstein heifers. Applied Animal Ethology, 8: 429-439. 1982.

SILVA, R.G. da; GAMA, A.S.; NUNES, A.C. & JESUS, J.P. Contribuição ao estudo do comportamento de vacas leiteiras em pastagens nos climas tropicais, Veterinária, 20: 11-35, 1967.

. Comportamento de Bovinos nas Pastagens, II Congresso de Zootecnia do Estado de São Paulo, CIZIP-USP, Pirassununga-SP 1982, 4p (MIMEO).

SLEUTJES, M.A.; DELGADO, J.C.; e DONOLA, E. Observações sobre os hábitos da raça Holandesa em pastos de Napier (*Pennisetum purpureum Schum*) sob pastoreio em faixa, em dias de verão, no Brasil Central. Científica 4 (2): 142 - 147, 1976.

STOBBS, T.H. Components of grazing behaviour of dairy cows on some tropical and temperate pastures. In: Symposium animal behaviour. Proceedings of the Australian Society of Animal Production 1974. p. 299-302 Apud Nutrition Abstracts & Reviews 45: 4605, 1975.

VOISIN, A. Produtividade do Pasto. São Paulo, Mestre Jou, 1974. 517p.

YOUSEF, M.K.; HAHN, L. y JOHNSON, H.D. Adaptación del ganado vacuno. In HAFEZ, E.S.E. Adaptación de los animales domésticos. Barcelona, Editorial Labor, 1973, p. 317-333.

WAITE, R. Conducta de Pastoreo. In WORDEN, A.N.; SELLERS, K. C. y TRIBE, D.E. Salud Animal, Producción y Pasturas, Buenos Aires, Editorial Universitaria de Buenos Aires, 1977. p. 305-329.

WILSON, P.N. Observation on the grazing behaviour of cross breed zebu Holstein cattle managed on Pangola pasture in Trinidad. Turrialba, 11 (2): 57-71, 1961.

WINTER, P.; WENICER, J.H. and HUHN, J.E. Studies of the grazing behaviour of taurine and zebuine cattle in Bangladesh. Animal Research and Development, 12: 26-77, 1980.

ONTOGÊNESE DA INDIVIDUALIZAÇÃO COMPORTAMENTAL NO RATO EM DESENVOLVIMENTO

*Sílvia Mitiko Nishida
*Cristina M. Henrique Pinto
*Cristina Taeko Horikoshi
*Humberto Giusti
*Manuela Schmidek
*Werner Robert Schmidek

INTRODUÇÃO

Os relatos na literatura científica sobre a ocorrência de individualização comportamental tem se orientado basicamente em três linhas principais de pesquisa: a) Estudo comparativo entre linhagens de uma determinada espécie (3,6,7,13,14,21,22,25,39) ; b) Comparações intersexuais de desempenhos comportamentais (5,8,11,12,20,42) e c) Análises isoladas de uma única classe comportamental (4,16,18,31,41, 43).

O presente trabalho é parte de uma linha de pesquisa iniciada por SCHMIDEK e NEGRÃO, os quais atribuíram um significado biológico mais amplo para o fenômeno da variabilidade comportamental intraespecífica, fenômeno esse tido habitualmente como uma característica puramente casual.

No desenvolvimento dessa linha de pesquisa, tomando-se como objeto de estudo diversas espécies de roedores com diferentes tipos de organização social foi realizada uma análise comparativa dos processos de individualização em várias classes de comportamentos: foram avaliadas a evolução temporal dos desempenhos individuais e as relações entre os desempenhos de um mesmo indivíduo em diferentes comportamentos (26, 27, 28, 32, 33, 35).

De acordo com NEGRÃO e SCHMIDEK (23, 24, 35) ocorre nos ratos adultos (90 a 120 dias de idade), uma individualização de desempenho comportamental com uma tendência à estabilidade desses desempenhos ao longo de, pelo menos trinta dias.

* Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP/ Dept^o de Fisiologia. Apoio: FAPESP, FINEP, CNPq, CAPES.

Em quatro classes comportamentais observadas (cavar subterrâneo, carregar e armazenar alimento, explorar um ambiente complexo e predar insetos), o processo de individualização é específico para cada uma delas; em outras palavras os desempenhos de um mesmo animal nas várias situações teste se mostraram independentes.

Na presente tentativa de se investigar em que fase do desenvolvimento do rato este processo de individualização se manifesta ou se ele constitui uma característica "pré estabelecida" nos vários indivíduos de uma população, foram testados 28 animais (14 machos e 14 fêmeas) em condições experimentais semelhantes àquelas utilizadas para os animais adultos. Os animais foram submetidos quinzenalmente, dos 21 aos 90 dias de idade, a uma sucessão de quatro testes comportamentais.

OS TESTES COMPORTAMENTAIS

- A) - Teste de cavar - Os animais permaneciam individualmente, por 24 horas, em um terrário contendo 26.250 cm³ de terra de umidade relativa entre 300 e 330 g de água/ Kg terra seca. A avaliação do desempenho comportamental do animal era efetuada quantificando-se a extensão de escavações superficiais e subterrâneas e o respectivo volume destas.
- B) - Teste de carregar - A situação-teste para avaliar o desempenho do animal quanto ao transporte de alimento e confecção de depósito consistia de um sistema de dois compartimentos intercomunicantes que simulavam uma "toca", um "túnel" e um "ambiente". Após um período de adaptação de 7 horas, eram distribuídas ordenadamente no "ambiente", 165 unidades de ração (Papita-Purina) além de diversos tipos de material de ninho. Dezesesseis horas após, era efetuado um mapeamento da nova disposição destes materiais em ambos os compartimentos. O desempenho do animal era avaliado em termos de porcentagem relativa de ração transportada para a "toca", a sua distribuição por unidade de área e o grau de compactação do eventual depósito, avaliado pelo número máximo de pelotas encontradas em uma área contínua

de 100 cm² na "toca".

- C) - Teste de Exploração - A sessão de observação de atividade exploratória de cada animal durava 15 minutos. Previamente ao início do teste, o animal era adaptado por uma hora numa "toca"; completada esta fase o animal era liberado para um "ambiente" de exploração que se comunicava com a "toca" por meio de um "túnel". O "ambiente" apresentado ao animal era um conjunto de seis unidades interligadas em série; cada uma destas unidades tinha como assoalho, duas plataformas de 20 cm² separadas por um reservatório de água de 20 x 20 x 20 cm. A comunicação, por sobre o reservatório, era feita por "pontes" cujas larguras (entre 2,0 e 0,3 cm) decresciam proporcionalmente à medida que se afastavam da "toca" apresentando assim um gradiente crescente de dificuldade de acesso entre as duas plataformas. Paralelamente, este "ambiente" apresentava um gradiente de luminosidade, também crescente no mesmo sentido. As observações comportamentais eram descritas segundo um etograma previamente padronizado, contendo informações precisas sobre a posição do animal no espaço disponível e seus respectivos padrões motores. Por meio de um registrador de eventos (SCHMIDEK et al, 1983), era obtido um registro gráfico definitivo da atividade exploratória do animal com base no qual eram então quantificadas as variáveis descritivas do desempenho comportamental: tempo de deambulação, tempo de permanência do animal no "ambiente" e o número de vezes em que os diversos acessos foram atravessados.
- D) - Teste de Predação - Cada sessão durava 15 minutos e, previamente ao teste, o animal permanecia por 24 horas em fase de habituação na gaiola de observação. O teste era iniciado, introduzindo-se na gaiola 5 baratas adultas por meio de um "fornecedor de presas". O teste era gravado em vídeo-cassete (Sony-Betamax), acompanhado de descrição de um etograma contendo itens comportamentais de predação. Um registro gráfico definitivo era efetuado com o registrador de eventos já referido e o desempenho individual no comportamento de predação era avaliado, quantificando-se o número total de baratas abatidas,

a velocidade média de abate e o complemento do tempo médio de sobrevivência das cinco baratas..

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nas figuras 1,2,3 e 4, estão representados os valores médios de desempenho de machos e fêmeas nos quatro tipos de comportamento testados, ao longo das 4^a, 6^a, 8^a, 10^a, 12^a e 14^a semanas de idade. As fêmeas apresentaram desempenhos sistematicamente superiores ao longo de todo o desenvolvimento, exceto no teste de "predar". As diferenças intersexuais de desempenho (Tabela 1) no entanto, foram estatisticamente significantes (Mann Whitney U Test) (38) após a 6^a semana de idade, isto é, após a instalação da puberdade (29,30). Note-se que, particularmente para os comportamentos de "cavar" e de "carregar", as fêmeas tenderam progressivamente a aumentar de desempenho e os machos mantê-lo ou até a diminuir quando atingiam a idade adulta. É possível que estas diferenças intersexuais desempenhem uma função na estrutura social desta espécie levando a uma diferenciação nos papéis funcionais de cada um dos sexos.

Quando os valores médios das diversas variáveis no final do desenvolvimento (12^a semana de idade) são comparados com os dos ratos adultos (SCHMIDEK e NEGRÃO, 1981), carentes de experiência prévia, os primeiros se mostraram substancialmente maiores em ambos os sexos, sugerindo um efeito do aprendizado.

A análise de um eventual processo de individualização comportamental e de sua estabilidade temporal foi efetuada, comparando-se os desempenhos individuais na 12^a semana de idade (animal adulto) com aquele das demais etapas experimentais precedentes (Figura 5,6,7 e 8 e tabela 2). A aplicação do teste estatístico "Spearman Rank Correlation" (38) indicou-nos que os diversos desempenhos individuais observados na fase final do desenvolvimento, correspondem àqueles presentes a partir da 6^a semana de idade em todos os comportamentos. No entanto, este fenômeno de individualização comportamental apresenta particularidades quanto ao tipo de teste e ao sexo; a estabilidade temporal nos machos se manifestou mais precocemente para os testes de "explorar", "predar" e "cavar", isto é, a similaridade de desempenho comportamen-

tal com o observado na fase adulta já ocorre após a 4ª semana de idade. Visando-se elucidar a evolução das diversas respostas comportamentais na nossa amostra populacional, ao longo do desenvolvimento, os diversos grupos de valores de desempenho encontrados na 12ª semana de idade foram comparados com aqueles presentes nas faixas etárias precedentes (Fig. 8, 9, 10 e 11). Nota-se que o padrão de distribuição dos animais é semelhante nos testes de "cavar", "explorar" e "predar". A maioria dos animais apresenta desempenhos baixos na primeira série de testes, havendo a seguir uma gradativa dispersão devida ao aparecimento de desempenhos mais elevados após a 6ª semana de idade (terceira série de testes). Este padrão tende a se estabilizar, persistindo a dispersão elevada de desempenhos. Vale a pena ser assinalado ainda, que os diversos animais apresentam "perfis" comportamentais característicos. De fato, quando o desempenho de um determinado animal era comparado nos diversos testes (Tabela 3), havia forte tendência a uma independência entre os desempenhos em diferentes comportamentos, indicando que além de um determinado nível de atividade geral, cada animal parece apresentar estados motivacionais específicos para responder as diversas situações ambientais.

A despeito da necessidade de uma coleta e análise de informações ainda mais ampla e detalhada, surge, desde já, hipóteses sobre o possível significado biológico do fenômeno de individualização comportamental, particularmente quanto a constituir um eventual substrato para a estruturação e funcionamento das sociedades animais, influindo em características tais como hierarquização, divisão de trabalho, etc. Baseados nestes e em resultados de outros autores que descrevem diferenças individuais de comportamento, estatisticamente não casuais (1,2,9,10,15,17,19,26,27,28, 32, 33,34,37,40), chamamos a atenção para a provável necessidade de revisão do conceito de estereotipia comportamental. A resposta de um animal ao meio ambiente deveria ser encarada como algo mais amplo do que uma simples manifestação de "pa-drões fixos de ação" inatos ou de padrões motores exclusivamente condicionados.

Tabela 1 - Valores de U (Mann-Whitney U test) na comparação in-
tersexual de desempenhos comportamentais nos testes
de "CAVAR", "CARREGAR", "EXPLORAR" e "PREDAR" ao lon-
go do desenvolvimento.

	I	II	III	IV	V	VI
CV	76	82	67	60,5*	49**	11,5**
CR	77	91,5	67,5	39,5**	55**	17,5**
EXPL	82	81	38**	28,5***	26,5***	17**
PD	59*	53,5**	58	71,5	61*	21*

N = n1 = n2

p < 0,001***, p < 0.01 **, p < 0.05 *

Tabela 2 - Valores de rs (Spearman Rank Correlation) obtidos na análise de correlação de desempenhos comportamentais individuais da 12^a semana de idade com as demais etapas do desenvolvimento.

	rs FÊMEAS				rs MACHOS			
	I x V	II x V	III x V	IV x V	I x V	II x V	III x V	IV x V
CV	-.128	-.035	.484*	.770**	.220	.668**	.805**	.770**
CR	-.060	.296	.558*	.692**	.084	-.077	.728**	.485*
EXPL.	.015	.329	.581*	.653**	.188	.700**	.674**	.705**
PD	-.127	.537*	.217	.829**	.188	.725**	.654**	.745**

p<0.01 **

p<0.05 *

Tabela 3 - Valores de rs (Spearman Rank Correlation) obtidos na análise de correlação entre os desempenhos individuais entre os vários testes comportamentos.

	rs FÊMEAS					rs MACHOS				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
CV x CR	-.392	-.077	-.099	.253	.035	.615	.197	.432	.208	.463
CV x EXPL	.061	.066	-.316	-.718	.001	.449	-.075	.224	.231	.059
CV x PD	.444	.021	-.724	.112	-.178	.531	-.236	.054	.175	-.285
CR x EXPL	.090	.070	-.412	-.302	.405	-.638	.638	.336	.045	.121
CR x PD	.266	-.657	-.119	-.481	-.180	.253	.253	-.320	-.250	-.322
EXPL x PD	-.288	.098	.451	.103	.629	-.302	-.302	-.154	.183	-.061

p<0.01 **

p<0.05 *

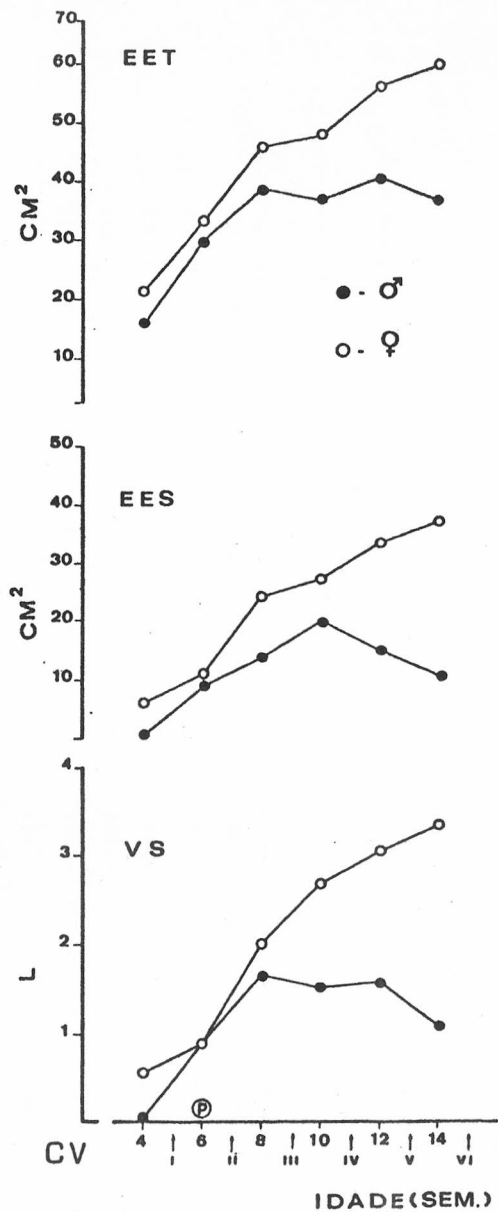


Fig. 1 - Evolução temporal do desempenho comportamental de CAVAR da amostra populacional de machos (N=14) e de fêmeas (n=14) ao longo da 4ª a 14ª semanas de idade, EET - extensão da escavação total. EES - extensão da escavação subterrânea. VS - volume do subterrâneo.

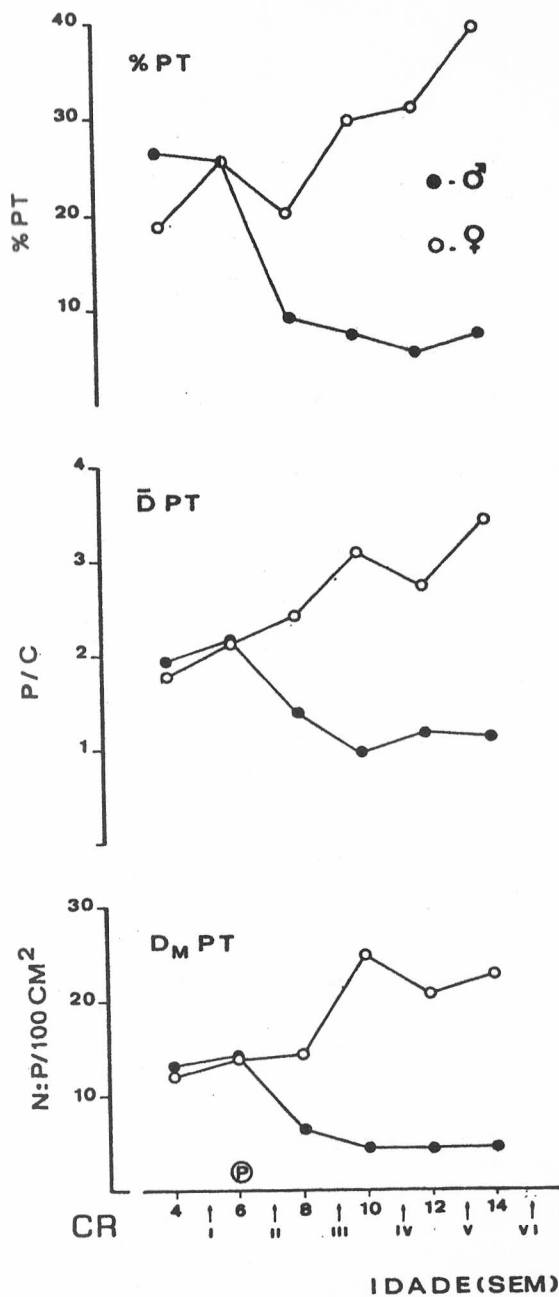


Fig. 2 - Evolução temporal do desempenho comportamental de CAVAR da amostra populacional de machos (N=14) e de fêmeas (n=14) ao longo da 4ª a 14ª semanas de idade, %PT - porcentagem relativa de pelotas na "toca" DPT - densidade média pelotas na "toca" D_MPT - densidade máxima de pelotas em 1100 cm² de áreas contínuas

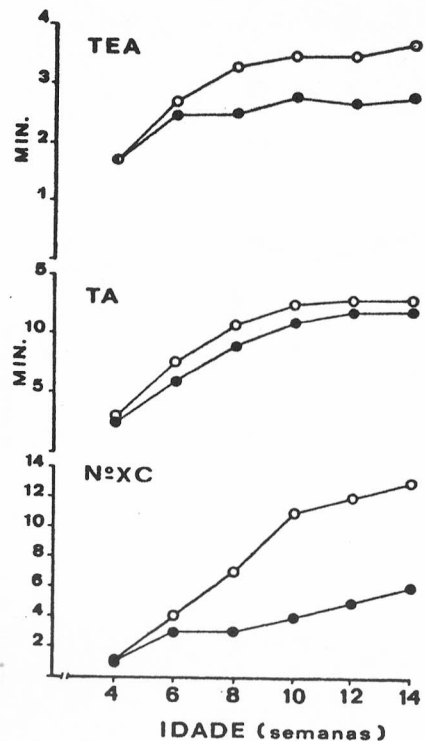


Fig. 3 - Evolução temporal do desempenho comportamental de EXPLORAR da amostra populacional de machos (N=14) e de fêmeas (N=14) ao longo da 4ª a 14ª semanas de idade,
 TEA - tempo de deambulação
 TA - tempo total de permanência do animal no "ambiente"
 NºXC - número total de vezes em que o animal atravessou para o plataforma posterior.

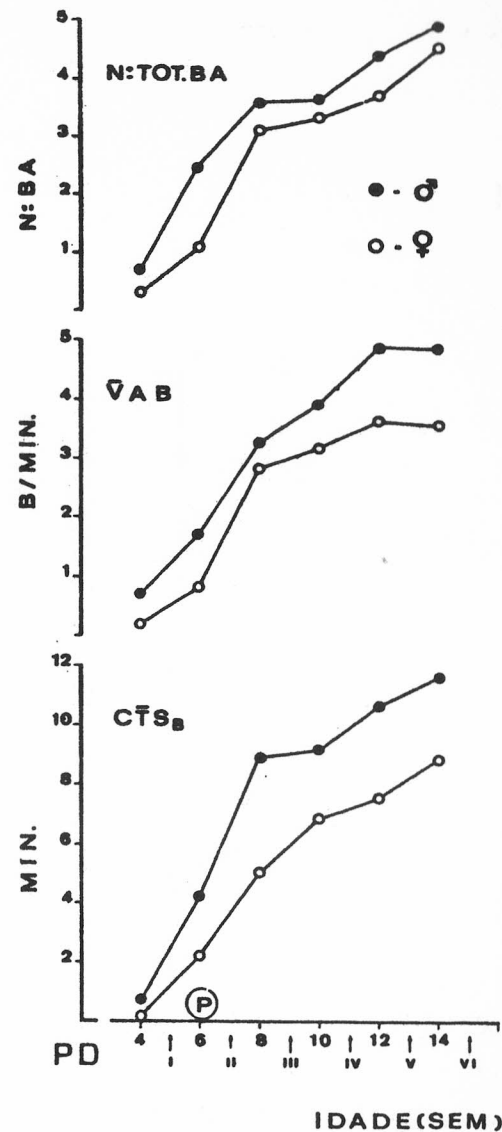


Fig. 4 - Evolução temporal do desempenho comportamental de PREDAR da amostra populacional de machos (N=14) e de fêmeas (N=14) ao longo da 4ª a 14ª semanas de idade,
 NºBA - número de baratas abatidas
 VAB - velocidade média de abate
 CTS_B - complemento do tempo médio de sobrevivência das 5 baratas.

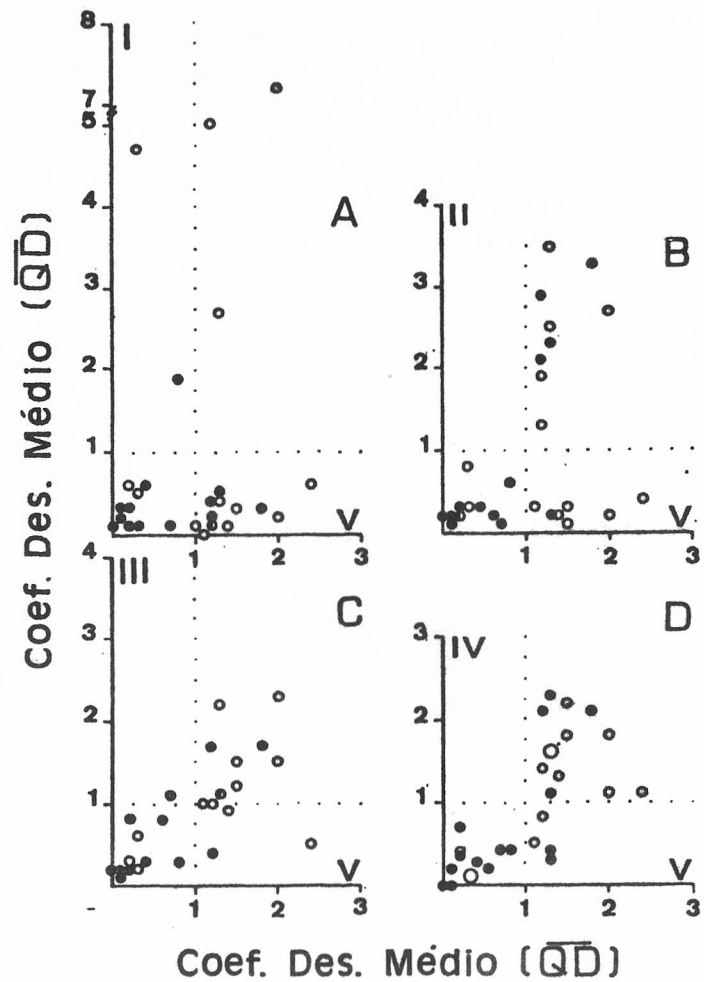


Fig. 5 - Análise de correlação (Spearman Rank Correlation) do desempenho individual da 14^a semana de idade (V) com as demais etapas precedentes do desenvolvimento no teste de CAVAR.

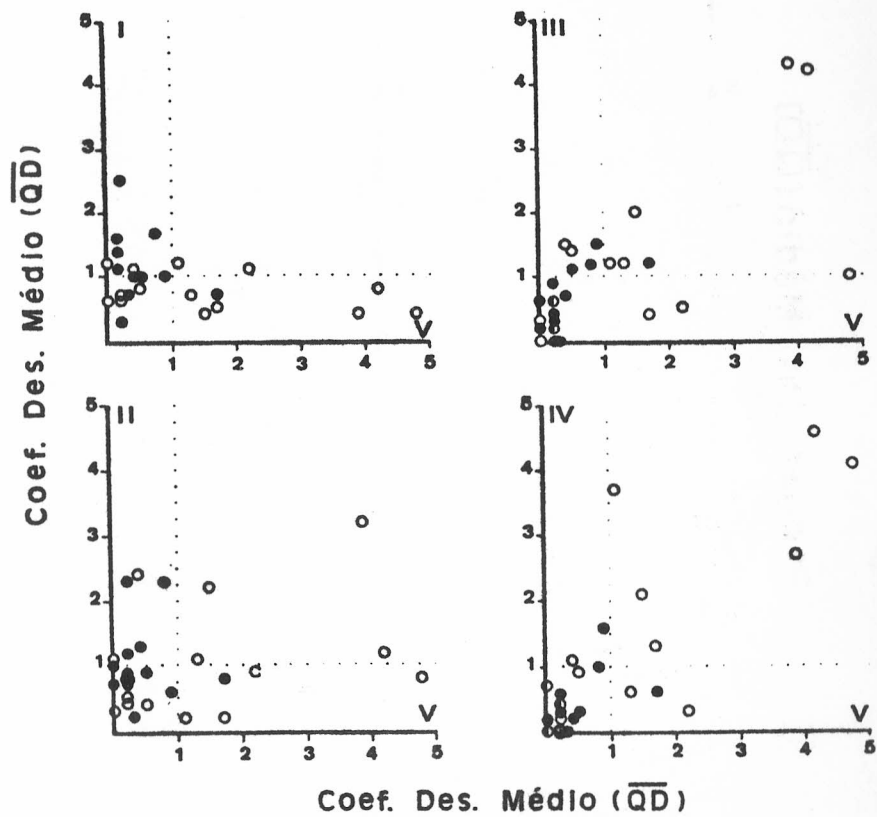


Fig. 6 - Análise de correlação (Spearman Rank Correlation) do desempenho individual da 14^a semana de idade (V) com as demais etapas precedentes do desenvolvimento no teste de CARREGAR.

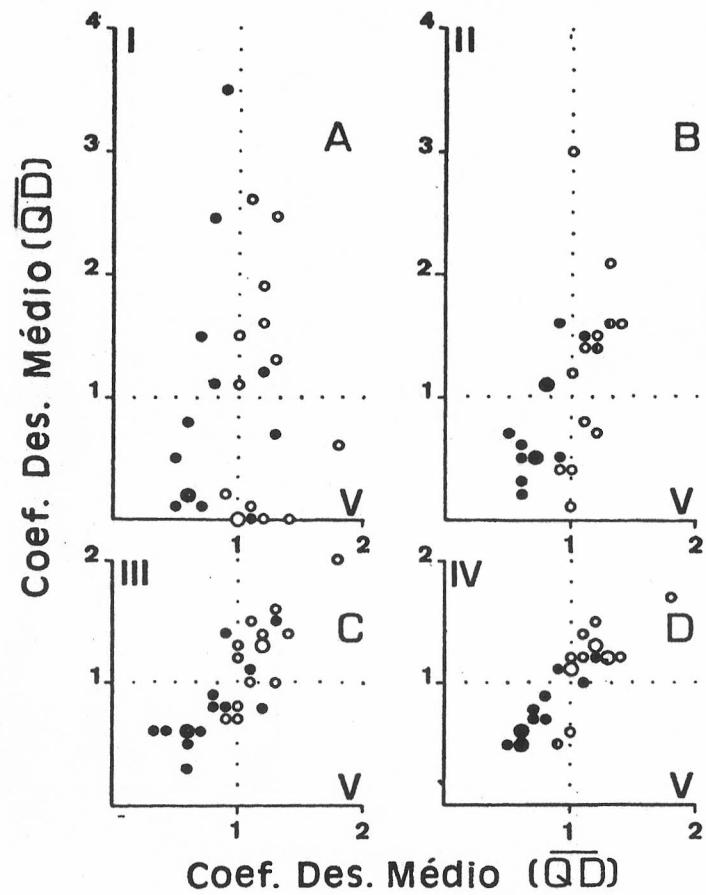


Fig. 7 - Análise de correlação (Spearman Rank Correlation) do desempenho individual da 14^a semana de idade (V) com as demais etapas precedentes do desenvolvimento no teste de EXPLORAR.

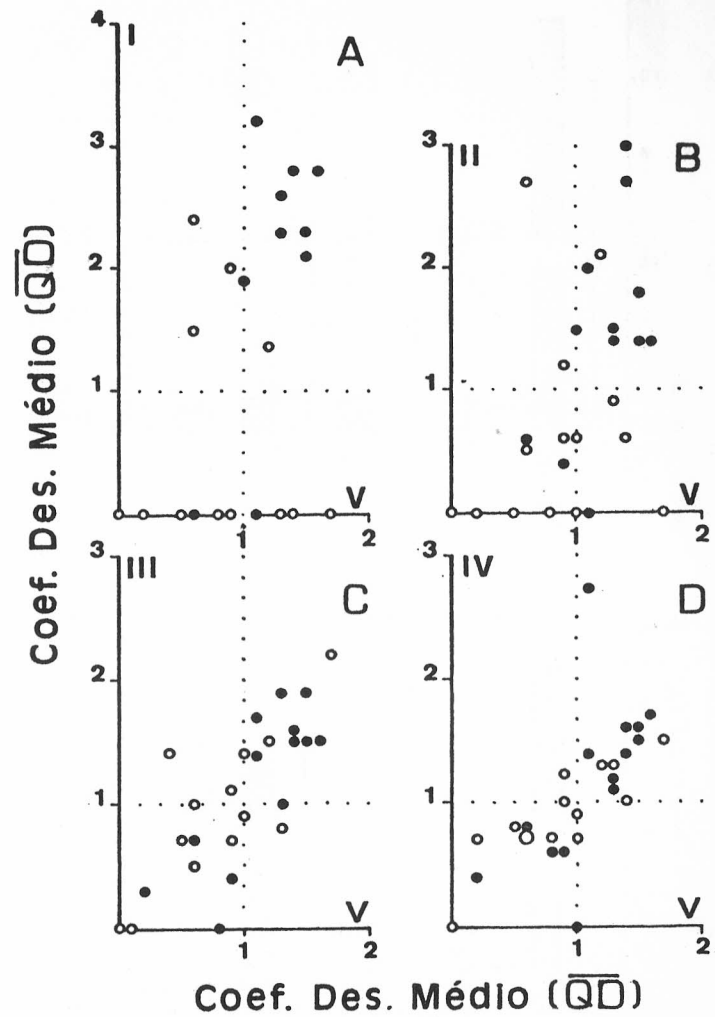


Fig. 8 - Análise de correlação (Spearman Rank Correlation) do desempenho individual da 14^a semana de idade (V) com as demais etapas precedentes do desenvolvimento no teste de PREDAR.

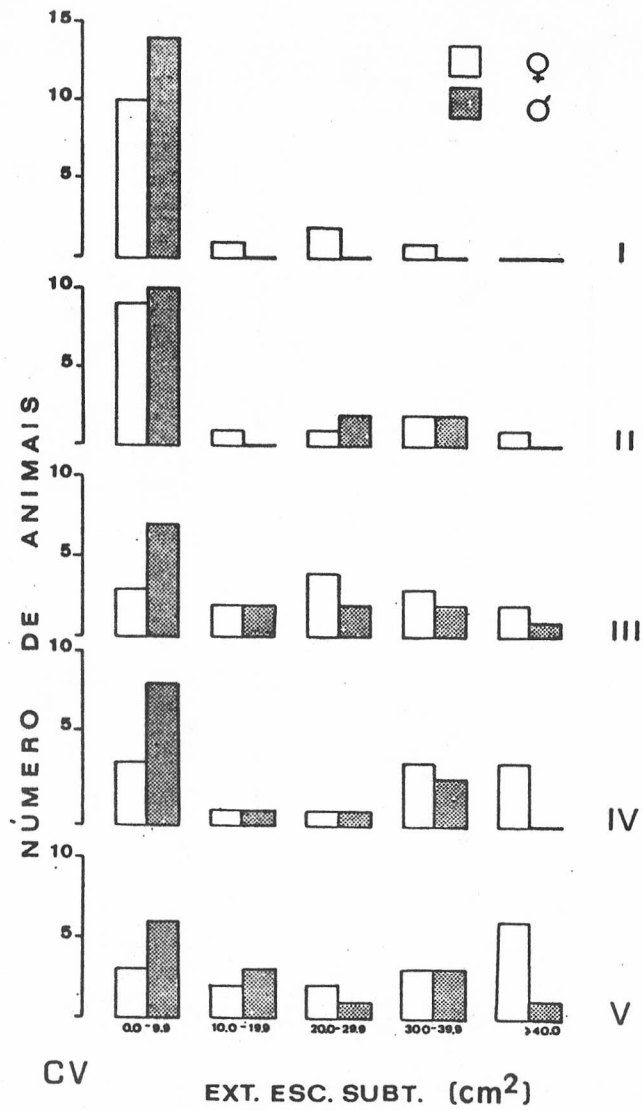


Fig. 9 - Distribuição dos intervalos de desempenho comportamental de CAVAR ao longo do desenvolvimento.

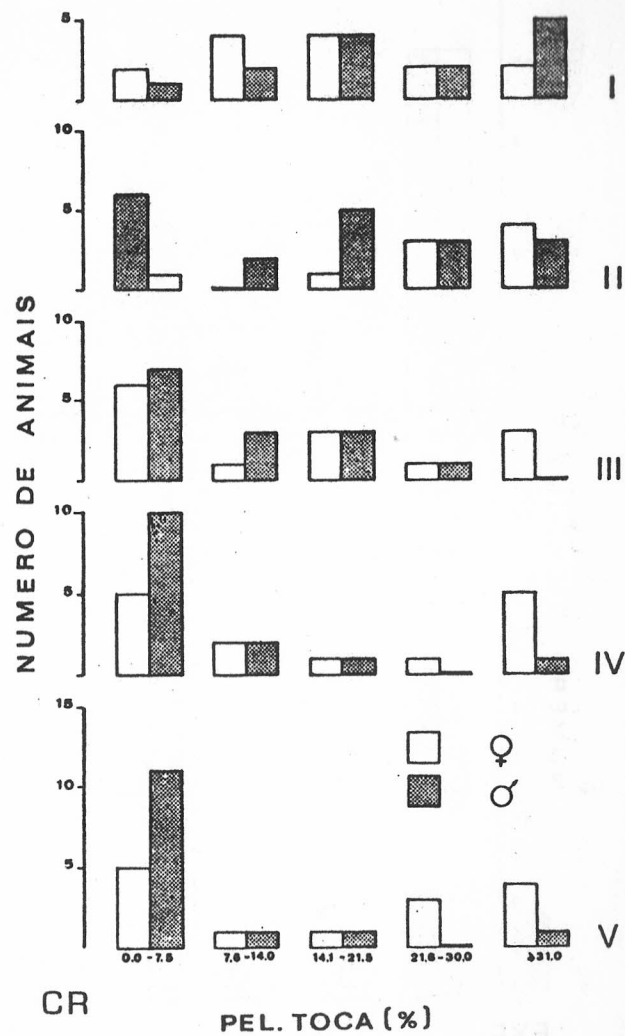


Fig. 10 - Distribuição dos intervalos de desempenho comportamental de CARREGAR ao longo do desenvolvimento.

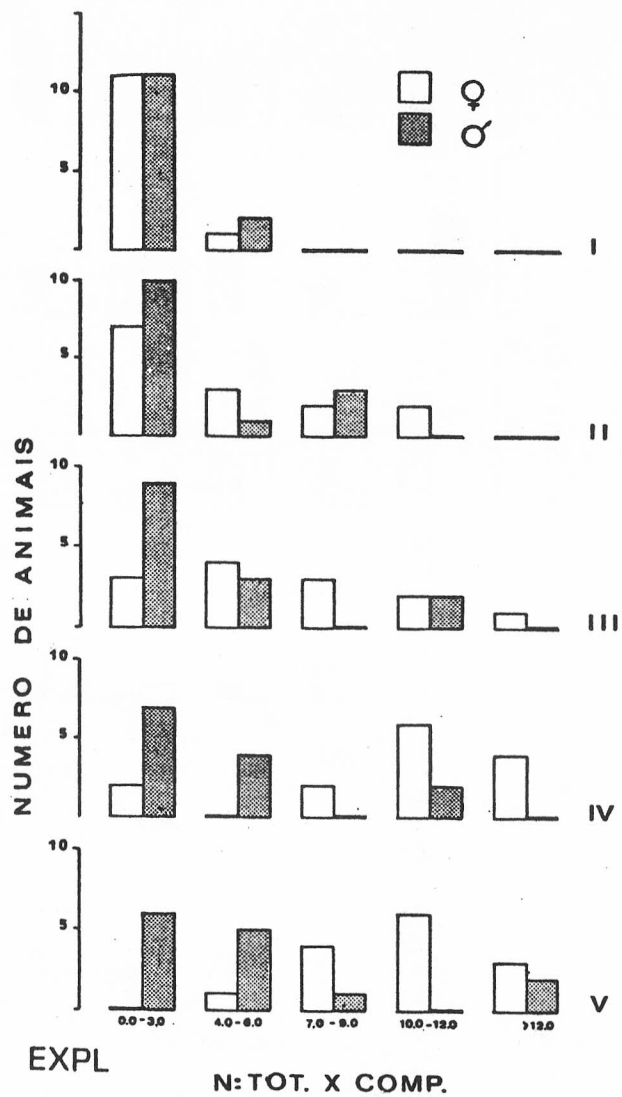


Fig. 11 - Distribuição dos intervalos de desempenho comportamental de EXPLORAR ao longo do desenvolvimento.

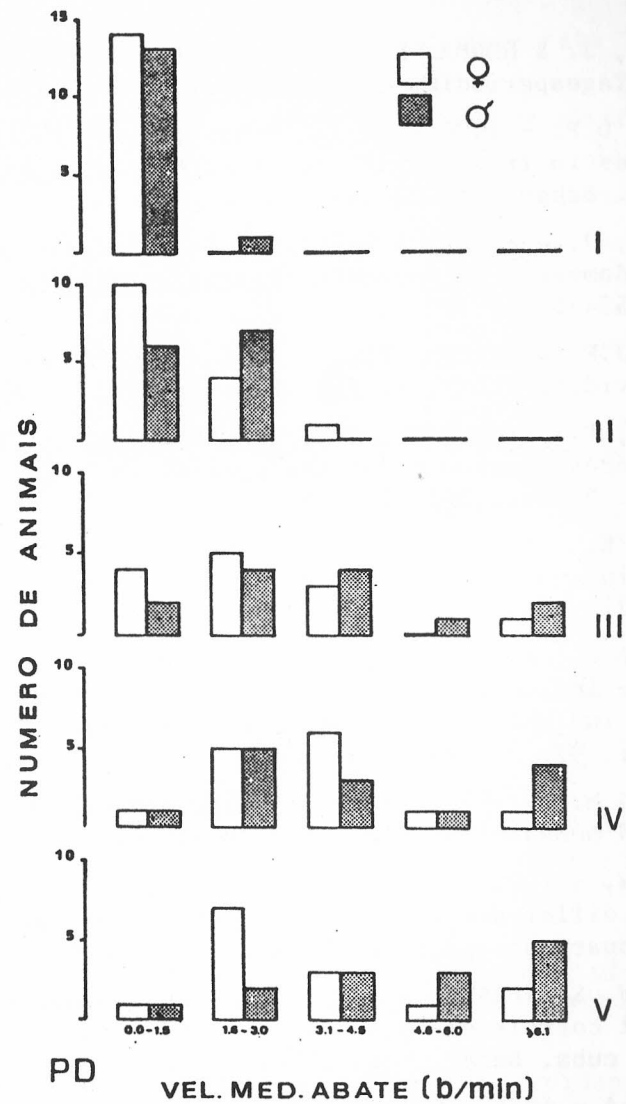


Fig. 12 - Distribuição dos intervalos de desempenho comportamental de PREDAR ao longo do desenvolvimento.

BIBLIOGRAFIA

1. ASCHOFF, J. & HONMA, K. - 1959 - Art-und Individual-Muster der Tagesperiodik. Zeitschr. Vergl. Physiol., 42: 383-392
2. BARASH, D.P. - 1976 - Social behavior and individual differences in free living alpine marmots (Marmota marmota). Anim. Behav. 24: 27-35.
3. BOREMAN, J. & PRICE, E. - 1972 - Social dominance in wild and domestic Norway rats (Rattus norvegicus). Anim. Behav 20: 534-543.
4. BRYAN, J.R. & LARKIN, P.A. - 1972 - Food specialization in individual trout. J. Fish Res. Br. Can., 29: 1615-1624.
5. BUIRSKI, P.; PLUTCHICK, R. & KELLERMAN, H. - 1978 - Sex differences dominance and personality in the chimpanzee. Anim. Behav., 26: 123-129.
6. BUTLER, K. - 1973 - Predatory behavior in laboratory mice strain and sex comparisons. J. Comp. Physiol. Psychol., 85: 243-249.
7. DUDEK, B.C.; ADAMS, N.; BOICE, R.; ABBOTT, M.E. - 1983 - Genetic influences on digging behaviors in mice (Mus musculus) in laboratory and seminatural settings. J. Comp. Psychol., 97 (3): 249-259.
8. FAURE, J.M. - 1979 - Strain and sex effects on the open - field behavior of the chick. Biol. Behav., 4: 19-24.
9. FOX, M.W. - 1972 - Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. Behav., 41: 298-313.
10. FOX, M.W. & ANDREWS, R.V. - 1973 - Physiological and biochemical correlates of individual differences in behavior of wolf cubs. Behav., 46: 129-140.
11. GRAY, J.A - 1971 - Sex differences in emotional behaviour in mammals including man: endocrine bases. Acta Psychol., 35 29-46.
12. GRAY, J.S. & LALJEE, B. - 1974 - Sex differences in emotional behaviour in the rat: correlation between open-field defecation and active avoidance. Anim. Behav. 22: 856-861
13. GUTMAN, R.; NAFTALI, G. & EVITAR, N. - 1975 - Aggression patterns in three chromosome forms of mole rats (Spalax ehrenbergi). Anim. Behav. 23: 485-493.
14. HALL, C.S. & KLEIN, S.J. - 1942 - Individual differences in aggressiveness in rats. J. Comp. Physiol., 33: 371-388.
15. HIRSCH, J. - 1963 - Behavior genetics and individuality understood. Science, 142: 1436-1442.
16. HOLMES, R.T.; SHERRY, T.W. & BENNETT, S.E. - 1978 - Diurnal and individual variability in the foraging behavior of American redstart (Setophaga ruticulla). Oecologia (Berlin), 36: 141-150,
17. MacDONALD, K. - 1983 - Stability of differences in behavior in a litter of wolf cubs (Canis lupus). J. Comp. Psychol. 97: 99-106.
18. MARQUES, D.M. & VALENSTEIN, E.S. - 1977 - Individual differences in aggressiveness of female hamsters: response to intact and castrated males and to females. Anim. Behav., 25: 131-139.
19. MEANEY, M. & FISH, J. - 1976 - An investigation of individual age and sexual differences in the play of Rattus norvegicus. (Mammalia: Rodentia). J. Zool. Lond., 179: 249 - 260.
20. MICHAEL, R.P. & SAYMAN, G.S. - 1967 - Individual differences in the sexual behaviour of male Rhesus monkeys (Macaca mulatta) under laboratory conditions. Anim. Behav., 15: 460 466.
21. MILLAR, R.D. - 1975 - Free operant comparison of wild and domestic Norway rats. J. Comp. Physiol. Psychol., 89: 913 922.
22. NAKAMURA, C.Y. & ANDERSON, N.H. - 1962 - Avoidance behavior differences within and between strains of rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 55: 740-747.
23. NEGRÃO, N. & SCHMIDEK, W.R. - 1981 - Diferenças individuais no desempenho comportamental de ratos. Ciência e Cultura,

24. NEGRÃO, N. & SCHMIDEK, W.R. - Individual differences in behavioral display in the rat. (enviado para publicação).
25. NIEDER, L.; CAGNIN, M. & PARISI, V. - 1982 - Burrowing and feeding behaviour in the rat. *Anim. Behav.*, 30: 837-844.
26. NISHIDA, S.M. & SCHMIDEK, W.R. - 1983 - Individual behavioral differences in the golden hamster (Mesocricetus auratus). *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 16: 474.
27. NISHIDA, S.M.; PINTO, C.M.H.; HORIKOSHI, C.T. & SCHMIDEK, W.R. 1984 - Behavioral individualization in the developing rat-preliminary results. *Braz. J. Med. Biol. Res.* (in press)
28. NISHIDA, S.M. - 1985 - Behavioral individualization in the developing rat. *Braz. J. Med. Biol. Res.* (in press)
29. OJEDA, S.R., AGUADO, L.I. & SMITH, S. Neuroendocrine mechanisms controlling the onset of female puberty; the rat as a model. *Neuroendocrinology*, 37: 306-313, 1985.
30. OJEDA, S.R.; SMITH, S.S.; URBANSKI, H.F. & AGUADO, L.I. The onset of female puberty: underlying endocrine mechanisms. In: Müller, E.E. & MacLeod, R.M. (eds). *Neuroendocrine perspectives*, 3: 225-278, 1984.
31. PARTRIDGE, L. Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences in captive great tits (Parus major). *Anim. Behav.*, 24: 230-240, 1976.
32. PINTO, C.M.H.; NISHIDA, S.M. & SCHMIDEK, W.R. Behavioral individualization in the golden hamster (Mesocricetus auratus). *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 17: 414, 1984.
33. PINTO, C.M.H.; HORIKOSHI, C.T.; NISHIDA, S.M.; SCHMIDEK, M.; GIUSTI, H.; BONAGAMBA, L.H., SCHMIDEK, W.R. Behavioral individualization in the mouse (Mus musculus) - Preliminary results. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 18:, 1985.
34. POOLE, T.B. & FISH, J. An investigation of individual age and sexual differences in the play of Rattus norvegicus. (Mammalia: Rodentia). *J. Zool., Lond.*, 179: 249-260, 1976.
35. SCHMIDEK, W.R. & NEGRÃO, N. Individual behavioral differences in the rat. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 14: 303, 1981.
36. SCHMIDEK, W.R.; NEGRÃO, N.; NISHIDA, S.M. & VIEIRA, R. An inexpensive event recorder for continuous behavioral recording. *Braz. J. Med. Biol. Res.*, 16: 161-164, 1983.
37. SHIPLEY, C.; HINES, M. & BUCHWALD, J.S. Individual differences in threat calls of Northern elephant seal bulls. *Anim. Behav.*, 29: 12-19, 1981.
38. SIEGEL, S. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw Hill, New York, 1956.
39. SILOCK, M. & PARSONS, P.A. Temperature preference differences between strains of Mus musculus, associated variables and ecological implications. *Oecologia* (Berlin), 12: 147-160, 1973.
40. SIMPSON, M.J.A. & HOWE, S. The interpretation of individual differences in Rhesus monkey infants. *Behaviour*, 72: 127-155, 1980.
41. STEVENSON-HINDE, J. & ROPER, R. Individual differences in the reinforcing effects of song. *Anim. Behav.*, 23: 729-734, 1975.
42. SWANSON, H.H. Sex differences in behaviour of the mongolian gerbil (Meriones unguiculatus) in encounters between pairs of the same or opposite sex. *Anim. Behav.*, 22: 638-644, 1974.
43. SYMES, D.; NEWMAN, J.D.; TALMAGE-RIGGS, G. & LIEBLICH, A.K. Individuality and stability of isolation peeps in squirrel monkeys. *Anim. Behav.*, 27: 1142-1153, 1979.

