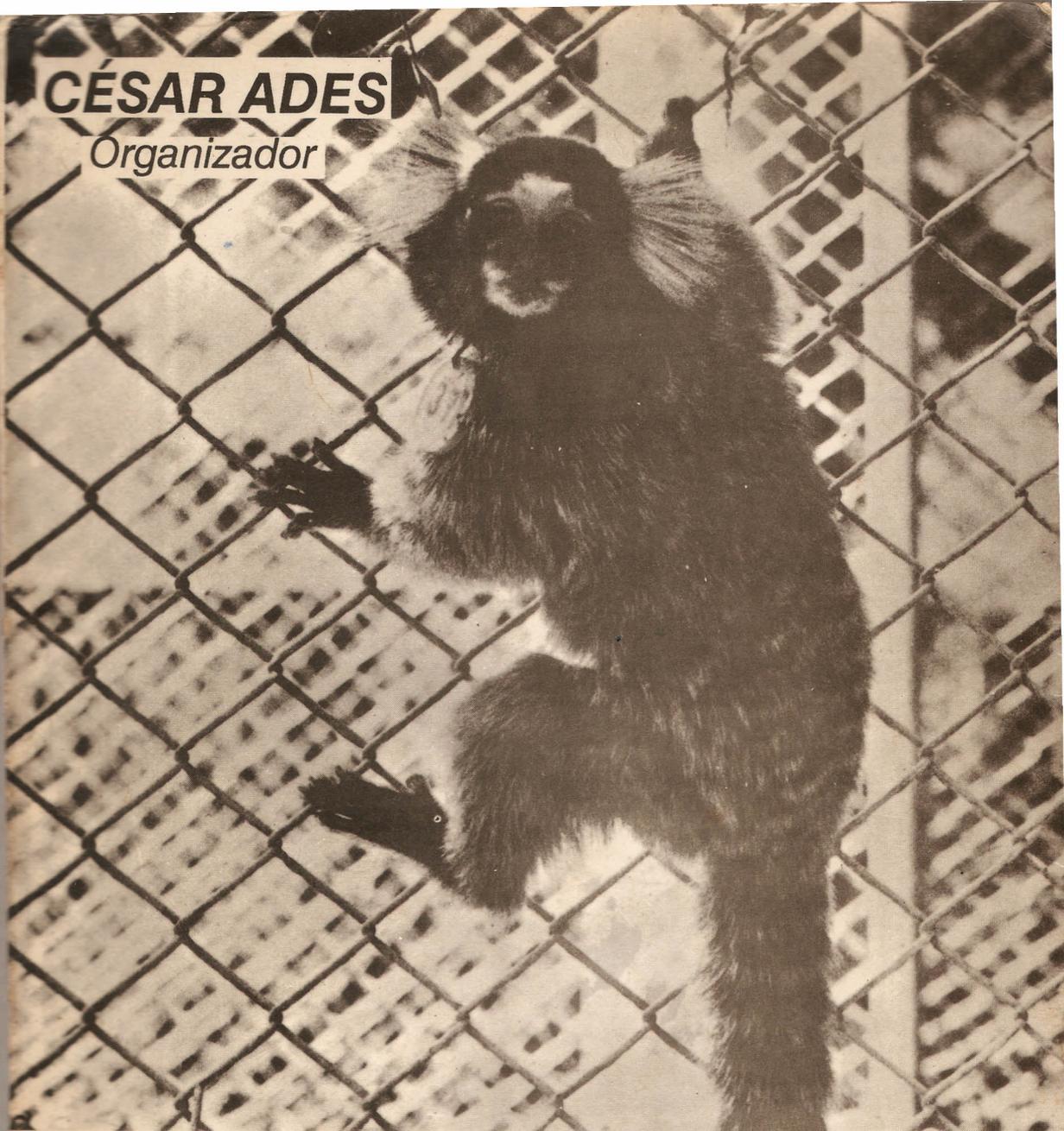


CÉSAR ADES

Organizador



ETOLOGIA

DE ANIMAIS E DE HOMENS


EDICON/EDUSP

Cresceu enormemente, nos últimos cinquenta anos, o interesse científico pelo comportamento animal e pelo uso de uma perspectiva ecológico/evoluiva na compreensão do comportamento humano. A Etologia ultrapassou as expectativas de seus primeiros defensores – Lorenz e Tinbergen, prêmios Nobel de 1973 – pela difusão, pelo volume de pesquisa em animais de todos os grupos zoológicos, pela sua influência sobre outras áreas, como a do comportamento da criança e da psiquiatria.

O desenvolvimento da Etologia no Brasil dependeu, numa primeira fase, da iniciativa de pesquisadores ou grupos isolados, provenientes de áreas diversas: psicologia, zoologia, ecologia, genética. O amadurecimento atual se marca, não só pelo aumento dos centros e grupos de ensino e pesquisa, como pela busca de integração de conhecimentos, numa perspectiva multidisciplinar.

Os ENCONTROS ANUAIS DE ETOLOGIA nasceram desta intenção de criar um foro para a interação de especialistas em torno de temas etológicos. O primeiro encontro deu-se em Jaboticabal, outros ocorreram em Ribeirão Preto, Botucatu, Florianópolis, tendo sido programado o próximo para Natal, Rio Grande do Norte.



ETOLOGIA

DE ANIMAIS E DE HOMENS



livraria brasiliense editora soc. an.
r. augusta, 2346
tel. 881 9980-sao paulo

CÉSAR ADES

Organizador

ETOLOGIA

DE ANIMAIS E DE HOMENS


EDICON
São Paulo

**Dados de Catalogação na Publicação (CIP) Internacional
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)**

E46 Encontro Anual de Etologia (4. : 1986 : São Paulo).
Etologia: de animais e de homens / César Ades
(org.). -- São Paulo : EDICON, 1989.

Trabalhos apresentados no IV Encontro Anual de
Etologia.

1. Animais - Hábitos e comportamentos 2. Compor-
tamento humano 3. Psicologia comparativa I. Ades,
César, 1943-

CDD-591.51

-156

-158

88-1878

Índices para catálogo sistemático:

1. Animais : Comportamento : Psicologia comparativa 156
2. Animais : Comportamento : Zoologia 591.51
3. Animais : Psicologia comparativa 156
4. Comportamento animal: Psicologia comparativa 156
5. Comportamento animal : Zoologia 591.51
6. Comportamento humano : Psicologia aplicada 158
7. Etologia 156

Todos os direitos reservados de acordo
com a legislação em vigor

Impresso no Brasil - *Printed in Brazil*



EDICON
Editora e Consultoria Ltda.

Rua Itapeva, 85 Fone 289-7477
Cep 01332 São Paulo SP

Ref.: 8.994

ÍNDICE

Introdução: temas de uma etologia em desenvolvimento.....	9
<hr/>	
ADES, C. O que aprendem e de que se lembram as aranhas	17
<hr/>	
FONSECA, V. L. I. Considerações sobre a dominância da rainha das abelhas sociais.....	39
<hr/>	
RANVAUD, R. Influência do campo magnético terrestre no comportamento de pombos correio	51
<hr/>	
XAVIER G. F. Memória espacial no rato	61
<hr/>	
ALHO, C. J. R. Comportamento no habitat natural como fator limitante de criação e manejo de capivaras	75
<hr/>	
RYLANDS, A. B. Evolução do sistema de acasalamento em Callitrichidae ..	87

<i>FARIA, D. S.</i> O estudo de campo do "mico-estrela" <i>Callithrix penicillata</i> do Planalto Central Brasileiro	109
<hr/>	
<i>YAMAMOTO, M. E.</i> Estudos de separação em primatas	123
<hr/>	
<i>OTTA, E.</i> Comportamento social de macacos Rhesus (<i>Macaca mulatta</i>) ...	145
<hr/>	
<i>BUSSAB, V. S. R.</i> Comportamento humano: origens evolutivas	173
<hr/>	
<i>SILVA, A. A.</i> Expressões faciais de emoção	189
<hr/>	
<i>CARVALHO, A.M.A.</i> Brincar juntos: natureza e função da interação entre crianças	199
<hr/>	
<i>CUNHA, W. H. A.</i> Insuficiência dos atuais princípios explicativos do comportamento. Proposição de princípios novos	211



Reitor: José Goldemberg

Vice-Reitor: Roberto Leal Lobo e Silva Filho

Obra co-editada com a

EDITORA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Presidente: João Alexandre Barbosa

Comissão Editorial:

Presidente: João Alexandre Barbosa

**Membros: Celso Lafer, José E. Mindlin, Luiz Bernardo
F. Clauzet e Oswaldo Paulo Forattini.**

INTRODUÇÃO

TEMAS DE UMA ETOLOGIA EM DESENVOLVIMENTO

1

*César Ades**

1936 foi um ano bom para a etologia, assim relata, cinquenta anos depois, Durant (1986). Naquele ano, foram fundadas não uma mas duas sociedades para o estudo do comportamento animal: a Deutsche Gesellschaft für Tierpsychologie, em Berlim; e o Institute for the Study of Animal Behaviour, em Londres. Pouco antes, Lorenz tinha publicado um artigo em que estavam muito claramente expostas as linhas mestras do pensamento etológico (Lorenz, 1935; ver também Ades, 1978); logo depois, Lorenz e Tinbergen (1938) publicariam seu trabalho sobre tatismo e instinto no comportamento do ganso. Começavam desta maneira a organizar-se os estudiosos do comportamento animal, afirmando o status autônomo de sua ciência em relação a outras áreas de investigação biológicas ou psicológicas.

A proposta – tomar o comportamento numa perspectiva biológica, naturalística – não era absolutamente nova. Podia-se descobrir-lhe as raízes em Darwin e em outros pioneiros (Hess, 1962). Mas ela era colocada de modo vigoroso, tinha apoio num conjunto de proposições e conceitos teóricos acerca de comportamento instintivo (que Tinbergen expôs em “The Study of Instinct”, 1951) e propugnava, mais uma vez, a necessidade de se ter, além dos estudos de laboratório, observações no habitat natural que permitissem aos animais “exibirem toda a variedade de seus comportamentos” (de uma circular de 1936, citada por Durant, 1986).

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

to psicológico. O indivíduo – formiga que corre pela trilha ou ser humano em qualquer de seus momentos corriqueiros – reage a um ambiente que ele próprio em parte determina através da recuperação e integração de ambientes previamente experienciados. Há mais, nisso, do que um simples cognitivismo tolmaniano, muito mais do que uma abordagem em termos de condicionamento. O sistema, construído a partir de conceitos como inércia regulativa, ambiente ad-inerente, reintegração, demanda, tem rigor e inventividade e, principalmente, força a repensar as noções que (por inércia regulativa?) nos acostumamos a tomar como líquidas e certas.

Outro dos temas que formam uma linha, de capítulo em capítulo, é o do comportamento social. A grande atenção que a pesquisa etológica dedica ao assunto provém do impacto das idéias sociobiológicas e de ecologia comportamental. Os desempenhos interativos, a própria estrutura dos grupos, são vistos como produto de evolução e como embasados em cálculo implícito de custos e benefícios adaptativos.

O comportamento agonístico e as hierarquias de dominância que dele decorrem são, assim, instrumentos da aptidão (darwiniana) individual. A alta agressividade dos machos de capivara, ressalta Cleber Alho, indicaria a competição pelas fêmeas (recurso limitante); o sucesso competitivo ou dominância propiciaria vantagens reprodutivas. O cuidado que fêmeas (“tias”) dedicam ao conjunto de filhotes, dos quais alguns não são seus, é um caso interessante de possível busca de “aptidão abrangente”.

A estrutura social em abelhas (Vera Fonseca) deve ser entendida como fruto de uma relação dinâmica de dominância da rainha em relação às operárias, em relação às rainhas virgens. A dominância pode estabelecer-se quimicamente, através de feromônios que atraem e inibem o desenvolvimento ovariano (como em *Apis*) mas pode envolver aspectos comportamentais: a perda da dominância da rainha, em *Bombus terrestris*, por exemplo, gera instabilidade, aumento de ataques e de vibrações de asa na colônia. Existem territórios preferenciais, dentro da colméia, muito bem defendidos.

Em macacos rhesus, embora o status de dominante ande junto com uma maior propensão em atacar os outros, ele parece muitas vezes prescindir de auto-afirmação. Os animais da colônia do Instituto Butantã, observados por Emma Otta, se afastavam, apenas houvesse aproximação do terrível macho M9, mesmo que ele não exibisse nenhum sinal explícito de ameaça. Observações como esta ressaltam a importância da aprendizagem e da cognição sociais na organização do grupo de primatas. Sobre esta “representação social”, escrevem Cheney, Seyfarth e Smuts (1986): “Primatas não humanos desenvolvem um relacionamento distinto entre si

em que são levadas em conta características individuais como idade, sexo, parentesco, status e história de interações prévias. Eles usam uma série de estratégias em que se combinam elementos de competição e afiliação e parecem aptos a ajustar seu comportamento a indivíduos e a circunstâncias particulares” (p. 1363). Cognição (Xavier, Cunha) e estrutura e comportamento social (Otta, Faria, Rylands, Yamamoto) se superpõem aí de modo bastante interessante.

“... Um pequeno animal, com cerca de 300g quando adulto, habitante quase invisível das matas... mais parecido a um roedor só que excepcionalmente ágil, curioso e inteligente, com padrões muito complexos de comportamento” (Faria), o sagüi se apresenta como um caso que merece atenção, entre os primatas, pelo seu modo de reprodução (um sistema monogâmico com poliandria facultativa, com nascimento sistemático de gêmeos e participação de pai e irmãos nos cuidados à prole) e pela estrutura social resultante.

Doris Faria nos faz acompanhar os passos gerais de uma pesquisa de campo sobre *Callithrix penicillata*, na Mata Ciliar do Córrego Capetinga, em Brasília e traz um conjunto de dados, que coteja com os relativos a outros calitriquídeos. O trabalho de campo com primatas, que exige especial paciência e habilidade, pode ser um desafio quando se trata de um macaco “quase invisível” que se desloca rapidamente no topo de árvores, mas é fonte imprescindível de conhecimento etológico.

O problema com o qual se defronta Anthony Rylands é dar conta, de um ponto de vista evolutivo, do caráter principalmente monogâmico dos calitriquídeos, “um sistema de acasalamento raro tanto em primatas como em mamíferos em geral”. Examina criticamente fatores hipotéticos, como a falta de fêmeas, a necessidade de o pai fornecer cuidados, a dificuldade de um macho defender recursos para mais de uma fêmea. O enigma não aceita solução simples mas sim, exige que se leve em conta uma rede de determinantes entre os quais o fator da abundância ou transitoriedade dos recursos ecológicos desempenha um papel preponderante. Rylands explica os possíveis motivos de uma passagem para um sistema poliândrico de acasalamento.

Como são criados e mantidos os laços de apego num grupo familiar, como o do sagüi *Callithrix jacchus*, em que, além da mãe, o pai e outros membros podem assumir parte do cuidado à prole? Maria Emília Yamamoto nos mostra que, a partir da segunda semana de vida, os filhotes são carregados mais pelo pai do que pela mãe! A retirada do pai em vários momentos do desenvolvimento, contudo, não cria carências nem o típico padrão depressivo, uma vez que há compensação: a mãe rejeitando menos, carregando mais seus filhotes. Esta equilibrção social/a-

fetiva merece ser investigada em seus diversos aspectos, um possível modelo para a compreensão da formação de vínculos múltiplos.

O fato de o IV Encontro Anual de Etologia ter-se realizado num Instituto de Psicologia talvez propiciou a inclusão do terceiro tema, o do estudo do comportamento humano numa perspectiva biológica. O texto de Vera Silvia Bussab retrança a história, à qual se acrescentam a cada dia, mais detalhes, e que se torna mais surpreendente, da evolução do homem. Mostra as especializações que o preparam para uma vida social e simbólica, como, por exemplo, a alta capacidade faríngea que lhe permite produzir sons articulados (mas que pode facilitar engasgos!), e as prontidões muitas do nenê para encertar “diálogos” faciais e vocais com os adultos.

A dimensão de prontidão para o social também aparece no “brincar junto” de crianças, de que nos fala Ana Maria Carvalho. A criança não é “um ser incompleto ou desorganizado que a educação moldará mas... uma criaturinha altamente organizada, dotada das complexidades, tendências e conflitos que caracterizam a sociabilidade humana”. Existe uma motivação intensa e autônoma que leva a criança a interagir com outras: no brinquedo, na luta de brincadeira, na imitação, na cooperação. Especialmente interessantes são as chamadas interações de cuidado em que uma criança toma conta de outra, geralmente mais nova, consolando ou ensinando ou entretendo, e durante as quais assume uma postura corporal que a “nivela” à outra, e que talvez tenha por função gerar apaziguamento.

As posturas e os padrões expressivos da face constituem uma área propícia para estudos comparativos. Darwin (citado por Ekman, 1973) já afirmava não ser possível entender as expressões emocionais do ser humano sem compreender as dos animais. Os padrões faciais como os que Emma Otta descreve nos rhesus – “exibição com exposição silenciosa dos dentes”, que indica submissão; “exibição com boca aberta sem exposição dos dentes” que indica animosidade – têm provavelmente algo a ver com o nosso sorriso ou nossa face de raiva. Quando uma vez eu disse a Izard, estudioso norte-americano da manifestação facial da emoção no ser humano, que minha pesquisa com animais, na época, visava entender os chamados comportamentos instintivos, ele não hesitou em responder que também em sua área era importante avaliar os programas, de certo modo prontos, que governam as contrações dos músculos da face.

Sem rejeitar a hipótese da pré-programação do comportamento facial, Ailton da Silva acredita ser necessário complementá-la com informações sobre a maneira como as expressões se desenvolvem, inclusive através de experiência e aprendizagem, novamente a superação da dicotomia instinto/aprendizado. Mas o aspecto de produção do comportamento facial não é o único aspecto relevante: cumpre estu-

dar sua decodificação por outras pessoas, fechando o ciclo interativo. As pesquisas de Silva mostram que a capacidade de julgamento de expressões também é sujeita a melhora mediante treino, mas principalmente (e curiosamente) se forem as de emoções chamadas “puras”.

Orientação espacial, memória, aprendizagem e uso de processos cognitivos na organização do comportamento, interação entre filhotes e adultos, vínculos afetivos, comunicação por movimentos expressivos relações de dominância/submissão, estrutura de grupo, inserção do comportamento no contexto ecológico, estão entre os temas básicos abordados no presente livro, numa perspectiva em que os aportes de ciências diversas, como o psicologia, a zoologia, a ecologia, se justapõem, e em que as linhas de comparação entre espécies diversas e, principalmente, entre primatas e ser humano podem tornar-se perceptíveis. Se o livro suscitar interesse no leitor, vontade de saber mais, a respeito dos animais ou dos processos e a consciência de que a etologia está acontecendo no Brasil, então eu diria (tomando as palavras que Durant usou para se referir ao ano de 1936) que 1986, o ano em que foi realizado o IV Encontro Anual de Etologia, foi um bom ano para a etologia brasileira.

Terminando esta introdução, sobra apenas a lástima de não ter sido possível contar, neste livro, com os trabalhos de Adão Cardoso, do Departamento de Zoologia da Unicamp, (“Sistema de comunicação sonora durante a reprodução de anfíbios anuros”) e de Ivan Sazima, também do Departamento de Zoologia da Unicamp (“Estudos etológicos de piranhas: problemas e perspectivas”) de Sérgio de Almeida Rodrigues, do Departamento de Ecologia Geral da USP (“Ecologia e comportamento de *Calianassa*”) e de José Fernando Piva Lobato, da Faculdade de Agronomia da UFRG (“Aprendizagem em animais de fazenda: benefícios na produção”), de Hannelore Fuchs, do Departamento de Psicologia da FMU (“Interações entre ser humano e animal”). Teriam certamente trazido mais etologia e mais interesse para estas páginas, como trouxeram na época do Encontro.

Cabe-me agradecer ao grupo de psicoetólogos – Emma Otta, pela organização da concorrida e boa sessão de painéis, e pela ajuda durante a organização dos textos, Vera Sílvia Raad Bussab, Ana Maria Almeida Carvalho, Hannelore Fuchs, Walter Hugo de Andrade Cunha, Takechi Sato – a Mateus José Rodrigues Paranhos Costa, autor da boa idéia de se organizar encontros de etologia, pela colaboração durante o planejamento e a realização do IV Encontro: Sandro Caramaschi, Iara Borges, Carlos Camargo Alberts, Zysman Neiman, Hilton Japyassú e especialmente Paula Maria de Almeida Frioli por assumirem tarefas de revisão, assim como ao Instituto de Psicologia da USP, à Sociedade Brasileira de Psicobio-

logia, à Associação dos Zootecnistas do Estado de São Paulo, que patrocinaram o evento; e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelos auxílios concedidos, ao CNPq e à FINEP pelo apoio ao meu trabalho próprio de pesquisa.

REFERÊNCIAS

- ADES, C. 1978. A permanência de uma estrutura teórica: algumas reflexões sobre o capítulo "Etologia" de W.M. Schleidt. *Interamerican Journal of Psychology*. 12: 93-102.
- BURCKHARDT, R.W. Jr. 1987. The Journal of Animal Behavior and the early history of animal behavior studies in America. *Journal of Comparative Psychology*. 101: 223-230.
- CHENEY, D., SEYFARTH, R. & SMUTS, B. 1985. Social relationships and social cognition in nonhuman primates. *Science*. 234: 1361-1366.
- DURANT, J.R. 1986. The making of ethology: the Association for the Study of Animal Behaviour, 1936-1986. *Animal Behaviour* 34: 1601-1616.
- EKMAN, P. (Org.). 1973. Darwin and facial expression: a century of research in review. New York: Academic Press.
- HESS, E.H. 1962. Ethology: an approach toward the complete analysis of behavior. Em BROWN, R., GALANTER, E., HESS, E.H. e MANDLER, G. *New directions in Psychology I*. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- LORENZ, K.Z. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*. 83: 137-213, 289-413. Traduzido como: Companionship in bird life: fellow members of the species as releasers of social behavior, em C.H. SCHILLER (Org.) 1957. *Instinctive behavior*. New York: International University Press.
- LORENZ, K.Z. & TINBERGEN, N. 1938. Taxis und Instinkthandlung in der Eirofbewegung der Graugans. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 2: 1-29.

O QUE APRENDEM E DE QUE SE LEMBRAM AS ARANHAS*

2

César Ades*

Impressiona, nas aranhas, a diversidade dos modos de vida. *Scaptosa raptoria*, uma tarântula freqüente em nossos jardins, captura insetos que passem perto dela, ou a toquem, por um bote rápido acompanhado de flexão de patas e mordida (Ades, 1969); já a aranha "cuspidreira" *Scytodes longipes*, quando detecta a presa, sobre ela projeta, por uma abertura da quelícera, uma substância viscosa que a prende ao substrato (Nentwig, 1985); *Dinopis longipes* estica os fios de uma rede que segura nas patas dianteiras para apanhar formigas (Robinson e Robinson, 1971), etc.

Não há como deixar de reconhecer nestes comportamentos, típicos da espécie, o controle por pré-programas de origem genética. O teste crucial, que consiste em criar os animais sem oportunidade para o desempenho de uma certa atividade, favorece, quando aplicado, a hipótese instintivista. Impedidas de caçar e alimentadas desde pequenas com uma dieta de drosófilas mortas, as aranhas de teia *Argiope argentata* e *Argiope aemula* reagem, no primeiro contato com gafanhotos e mariposas, com as respostas de sua espécie: lançam jatos de seda, de longe, sobre os gafanhotos e atacam as mariposas prendendo-as com as patas e dando-lhes uma picada demorada (Robinson e Robinson, 1976).

Mas as aranhas não são apenas animais de automatismos e de reações este-reotipadas. Uma observação atenta revela efeitos de experiência passada que *modulam* o desempenho e o ajustam aos aspectos variáveis do ambiente. Quando caçam, constroem sua teia, se espaçam de outros indivíduos da mesma espécie, rea-

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

gem a sinais de perigo, etc., as aranhas podem aproveitar informações anteriormente adquiridas, integrando-as às informações que colhem no contexto presente. Aprendizagem e memória são, em aranhas como em outros animais, parte de uma estratégia geral de adaptação.

Por que aprendizagem, por que memória? Se o ambiente fosse inteiramente previsível, se cada evento carregasse um significado constante, o mais eficiente seria, para um animal, reagir de forma fixa e também previsível, como simples máquina estímulo-e-resposta. Uma quase fixidez das condições ambientais pode ser a regra em certas condições, havendo, então, fixidez comportamental. Mas a variabilidade predomina em muitas outras, na distribuição pelo habitat, na presença ou ausência de predadores, nas características propícias para a construção de um ninho ou de uma teia, etc. A informação relevante não está, nestes casos, toda contida no ambiente imediato e o desempenho adaptativo depende, então, de um uso da experiência passada. A formação de associações entre estímulos que ocorrem em momentos diferentes, a preservação na memória de informações passadas, representam uma maneira de o organismo aproveitar tanto quanto possível a regularidade presente no seio de um ambiente aparentemente aleatório.

Talvez por aparentarem ser animais de instinto, ou pela dificuldade de manipulação experimental, as aranhas não têm sido muito estudadas do ponto de vista da memória e da aprendizagem. Muitas delas, predadoras do tipo *sit and wait* "sentar-e-esperar", passam boa parte do tempo imóveis: dir-se-ia que só reagem, que lhes faltam os comportamentos apetitivos que, em outras espécies, servem de base para o condicionamento.

Tilquin (1942), arguto observador de aranhas, relatou seu fracasso em treinar orbitelas: "Tentei, em vão, com *Argiope bruennichi*, associar minha chegada à queda de drosófilas numa região determinada da teia. Embora os experimentos, realizados com quarenta aranhas, tenham tomado cinco meses de sua vida livre, eu nunca pude notar a mais leve antecipação: longe de se precipitar, quando eu chegava, à região da teia em que deveria ter-se acostumado a encontrar suas presas, a aranha permanecia imóvel no centro de sua teia" (p. 6).

Os resultados negativos de Tilquin são instrutivos. Não significam que a aranha seja incapaz de aprender, mas sim que não se pode associar eventos quaisquer na experiência do animal, que é preciso, como primeira estratégia de estudo, rastrear a aprendizagem nos contextos onde tem sentido, do ponto de vista das adaptações ecológicas. Se uma aranha não consegue ligar a chegada do cientista ao aparecimento de uma mosca num local de sua teia (uma seqüência de eventos deveras artificial), talvez possa demonstrar possuir flexibilidade comportamental

se testada em circunstâncias mais próximas das que costumam vigorar em seu habitat.

Apresentarei aqui estudos que sugerem haver, em vários contextos adaptativos, um aproveitamento da experiência passada: na resposta a estimulações repetitivas que sinalizam alimento ou perigo, na maneira de capturar insetos ou construir a teia e, especialmente, na orientação espacial.

Em sua maioria, estes estudos não aplicam, de forma sistemática, os procedimentos utilizados no laboratório de condicionamento inclusive com invertebrados (Woody, 1986). Nada impede que a aranha venha a constituir-se em "preparação" para a investigação de processos básicos da memória e aprendizagem. Por enquanto, as observações com aranhas cumprem a primeira, e essencial, tarefa de descrever as mudanças comportamentais no contexto das estratégias típicas da espécie, no contexto do ecologicamente relevante (Ades, 1983).

APRENDER A NÃO RESPONDER

Uma teia, presa à vegetação, sofre uma série de perturbações aleatórias, sopros, vibrações, impactos, às quais a aranha aprende a não reagir. Em meu laboratório, as aranhas *Argiope argentata* recém-capturadas exibem uma resposta defensiva típica (deixar-se cair da teia, na ponta do fio de caminhada) a quase qualquer sacudida de suas caixas. Com o manejo repetido, desaparece a fuga. Diz-se que houve *habituação*. A habituação é uma aprendizagem simples, porém genuína; seus efeitos perduram, às vezes, de forma permanente, como os de outras aprendizagens.

A fim de seguir de maneira precisa o desenvolvimento da habituação, Szlep (1964) punha um diapasão de 256 ou 512 ciclos por segundos a vibrar num dos fios da teia de *Uloborus* sp. ou de *Araneus* sp. As aranhas reagem como a um inseto, e, quando alcançavam o ponto estimulado, freqüentemente eram vistas sacudindo os raios, em "busca". Com a repetição, a seqüência de caça se tornava morosa, interrompia-se nos elos iniciais, até o momento em que a aranha não mais reagia. Se mudasse o local da vibração, a aranha habituada voltava a reagir, uma prova de que o simples cansaço muscular não estava envolvido no decréscimo de desempenho; se fosse interrompida a estimulação por um tempo, a aranha voltava a ser sensível a ela (recuperação espontânea). A Figura 1 mostra resultados semelhantes, obtidos com *Argiope argentata*.

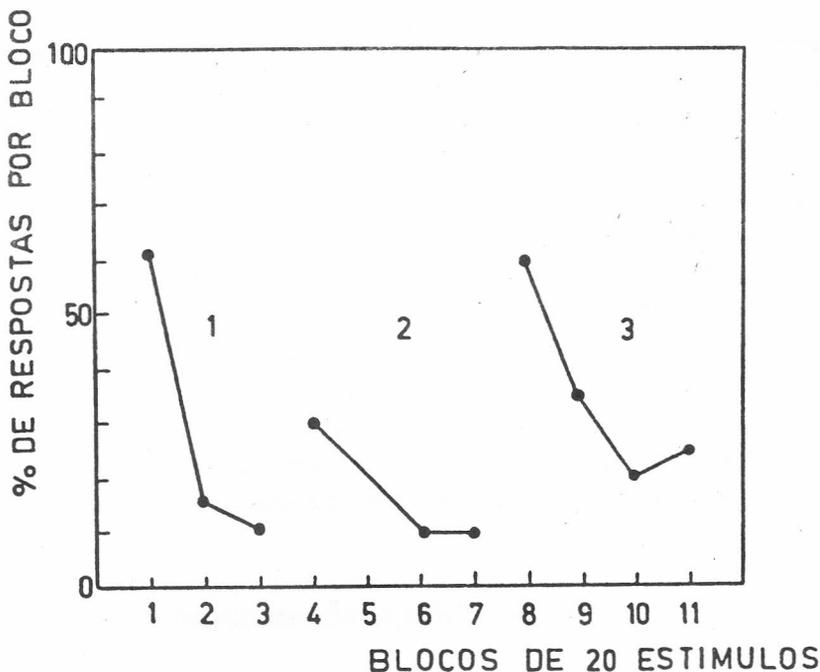


Figura 1 – Frequência da resposta de orientação/locomoção de uma aranha *Argiope argentea* quando estimulada com um diapasão de 256 cps, colocado na tela, a intervalos de 30 segundos, próximo à extremidade distal da pata 1. (1) Decréscimo inicial da frequência; (2) recuperação espontânea da resposta, após intervalo de 10 minutos sem estimulação; (3) recuperação da resposta por mudança do ponto estimulado (diapasão colocado perto da pata 1 esquerda ao invés de perto da pata 1 direita).

Aranhas saltícidas, como *Epiplenum scenicum*, também apresentam habituação em suas seqüências predatórias, quando atraídas sucessivas vezes para modelos de insetos (Dress, 1952, em Lahue, 1973). O curioso é que certos elos da seqüência podem inibir-se antes dos outros: a aranha que parou de pular sobre o modelo de inseto (resposta terminal da seqüência), ainda se orienta em direção a ele e o segue (respostas iniciais). Isso indica que os estímulos envolvidos na segunda etapa da seqüência diferem dos envolvidos na primeira: a aranha talvez reaja, de início, a feições relativamente simples do estímulo, contrastes entre uma mancha e o fundo mais escuro: entende-se que esta reação tarde a habituar-se, uma vez que, num ambiente variável como é o da saltícida, existe a eventualidade de um estímulo positivo surgir após outros neutros ou negativos. Na segunda etapa, a discriminação do estímulo seria mais precisa e levaria a uma habituação específica.

A estimulação repetida também pode predispor a aranha a responder com maior intensidade, uma habituação às avessas! Este fenômeno, chamado *sensibilização*, costuma aparecer em respostas defensivas. A uma sacudida brusca de um dos raios de sua teia, *Argiope argentata* reage balançando-se e à teia, tão intensa e rapidamente que seu contorno perde em nitidez: talvez seja uma maneira de a aranha se tornar menos localizável ou de desorientar o predador. Descobri que a duração do comportamento aumenta ao invés de diminuir, se reapresentado o estímulo a intervalos. Quais seria o motivo ecológico desta intensificação? Será que aumenta a probabilidade de um predador estar presente em caso de repetição de uma perturbação da teia? Não sabemos.

A função da sensibilização parece mais clara em episódios como o que descrevo a seguir. A aranha *Scaptocosa raptoria* costuma reagir com uma resposta predatória fulminante, se tocada numa das patas por uma mosca. Se, contudo, entrar em contato com uma saúva – inseto que ela rejeita, quando acima de um certo tamanho – ela passa a reagir defensivamente, durante algum tempo, a qualquer mosca que aparecer. Generalizando sua resposta da formiga para a mosca, a aranha mantém uma postura defensiva, talvez de valor adaptativo num ambiente em que uma saúva significa a proximidade de outras saúvas.

APERFEIÇOAR UMA SEQUÊNCIA DE RESPOSTAS, COM O TREINO

Seqüências instintivas nem sempre vêm perfeitas: sua própria execução constitui um treinamento através do qual as coordenações se tornam mais precisas e os aspectos relevantes da situação vão ganhando maior controle. Por paradoxal que pareça, o instinto incorpora aprendizagem.

O aperfeiçoamento de um desempenho com a prática decorre, em parte, da atuação dos princípios da aprendizagem instrumental ou operante. Respostas seguidas de uma conseqüência positiva ou reforço aumentam em freqüência, nas mesmas circunstâncias. O desempenho de tarefas complexas, como caçar ou construir a teia, é variável: através de “ensaios-e-erros” ou de variações sistemáticas do comportamento, vão sendo selecionadas e se tornando cada vez mais fortes, as respostas mais eficientes. Supõe-se que o animal tenha critérios para discriminar a conseqüência mais positiva da menos positiva e que disponha de mecanismos de memória para reter as alternativas comportamentais melhores.

Forster (1982) observou como filhotes de *Trite auricoma* (Salticidae) reagem à primeira presa de sua vida e às subseqüentes. No primeiro contato com uma

drosófila, 44% dos filhotes orientavam-se para a presa mas somente 5% a perseguiriam: não havia pulos, nem capturas. Na segunda oportunidade, quase todas as aranhas se orientavam e metade exibiu perseguição e pulos, sendo completadas algumas capturas. Mas a melhora era nítida depois da primeira captura: diminuía significativamente a taxa de orientações e pulos por captura até que fosse alcançado o grau ótimo de captura imediata. Escreve a autora: "Parece que os filhotes de aranha aprendem rapidamente; uma vez que tenham executado certos atos em circunstâncias apropriadas, o desempenho destes mesmos atos melhora, interconexões e cordenações com outros atos se desenvolvem e o conjunto inteiro das unidades é assim eliciado de maneira mais rápida e segura, em condições semelhantes" (p. 169). Cabe uma cautela: a de distinguir melhoras no desempenho decorrentes do treino das que dependem apenas do crescimento ou maturação do organismo. Caberia replicar as observações de Forster, com os controles necessários para garantir que os filhotes realmente aprendem.

Estudos preliminares feitos em meu laboratório, com Maurício M. Fraga, Jesus Landeira-Fernandez, Iara Borges e Francisco Dyonisio Cardoso Mendes (1986) parecem indicar a existência de flexibilidade num comportamento normalmente tido como de extrema rigidez: a construção da teia. A feitura da teia geométrica obedece a pré-programas genéticos estritos e há demonstrações de que não se deixa afetar, por exemplo, por um "treino" de construção em ambientes exigüos ou amplos (Ades, 1986; Ades & Rosseto Jr., 1984). Forçando a orbitela *A. argentata* a construir na horizontal (na natureza, sua teia é quase sempre vertical), constatamos que ela produzia teias de relativa irregularidade, mas que, com o construir repetido, estas teias se tornavam mais simétricas, com uma proporção menor de ângulos discrepantes, cada vez mais parecidas com as teias normais. Nossa hipótese é que, num contexto em que estímulos decorrentes da gravidade sofrem uma mudança drástica, por passagem de um espaço de construção vertical para um horizontal, a aranha aprende novas coordenações e tende a melhorar o produto final. Seria interessante verificar se, após longa permanência em suportes horizontais, *A. argentata* tem seu programa de construção perturbado ao voltar ao contexto vertical, que é a condição ecologicamente normal.

APRENDER A ESCOLHER OU REJEITAR UMA PRESA

Turnbull (1960), registrando o tipo de presas que entravam na teia de *Linyphia triangularis*, notou que aranhas acostumadas a capturar certas espécies, rejeitavam outras. Em outras épocas do ano, contudo, essas mesmas aranhas fre-

qüentemente passavam a rejeitar as presas anteriormente aceitas e a ingerir as que rejeitavam, uma indicação de que as preferências alimentares não são fixas e de que dependem de um ajustamento aprendido às características do habitat. Além disso, constatou Turnbull que os primeiros indivíduos da maioria das espécies de insetos a entrarem na teia não eram aceitos com tanta facilidade como os que nela percutiam mais tarde. A experiência que uma aranha tem com sua presa vies-a a favor da mesma, um fenômeno que lembra a preferência de mamíferos por alimentos familiares e sua cautela (neofobia) em relação a alimentos novos.

Em situação de laboratório, Bays (1962) manipulou o paladar de moscas mortas oferecidas à aranha orbitela *Araneus diadematus* mergulhando algumas delas em água com açúcar e outras numa solução de quinino, substância bastante amarga. Usou uma vibração de 262 ciclos por segundos para atrair a aranha à mosca/doce e uma de 523 ciclos por segundos para atraí-la à mosca/amarga. Nota-se que a vibração desempenha o papel de um estímulo condicionado (CS) pareado com um estímulo incondicionado (US), o paladar da presa, num procedimento semelhante ao do condicionamento pavloviano ou respondente. Em experimentos pavlovianos, o CS costuma adquirir algumas das características eliciadoras do US. No começo, as aranhas picavam tanto a mosca/doce quanto a mosca/amarga; com o treino, passaram a sistematicamente lançar esta para fora da teia, sem sequer mordê-la. Quando se invertia os CSs (523 cps para a mosca/doce, 262 para a mosca/amarga) as aranhas rapidamente invertiam suas reações. Como teste conclusivo para uma hipótese de aprendizagem, Bays substituiu as moscas por contas de vidro: a conta de vidro sinalizada por um CS apetitivo era sempre mordida; a que era sinalizada por um CS aversivo sempre rejeitada.

ORIENTAR-SE DE VOLTA AO CENTRO OU REFÚGIO

O centro da teia é um referencial espacial básico para a aranha orbitela *A. argentata*. Para ele sempre volta a aranha após deslocamentos à periferia ou mesmo quando sai da teia durante episódios de fuga ou construção de ooteca. O centro talvez represente segurança; é certamente um ponto privilegiado para a captação de vibrações de insetos enredados e para o início de ataques rápidos.

Minha curiosidade ficou despertada pela eficiência com a qual se efetua o retorno ao centro; em milhares de seqüências predatórias, nunca vi *A. argentata* perder-se ou hesitar. Uma série de observações feitas em meu laboratório (Ades, 1983) permitiu-me entender o sistema de orientação da aranha como baseado em indicadores múltiplos que atuam de modo organizado. Verifiquei que alguns des-

tes indicadores estão contidos na situação presente, funcionam como controles sensoriais e que outros, ao contrário, envolvem a retenção de informações obtidas no passado. A aranha que retorna ao centro usa um sistema de navegação duplamente determinado, o mnêmico estreitamente integrado à leitura dos estímulos presentes.

Uma mosca cai na faixa de fios viscosos que circunda o centro, se debate, vibra. A aranha se locomove em sua direção e efetua a captura, seja mordendo-a e arrancando-a, seja envolvendo-a em seda que as patas do quarto par vão puxando em profusão, havendo, neste caso, necessidade de o casulo ser destacado, por corte dos fios que o prendem ao local, antes do transporte para o centro (Ades, 1973). São três os momentos básicos do episódio predatório: a ida, a captura, a volta.

As observações mostram que a aranha é capaz de por em uso, ao voltar, informações sobre seu trajeto colhidas durante a ida. A utilidade destas dicas mnêmicas dura apenas enquanto dura o episódio de caça. Num episódio subsequente, outras informações serão colhidas, usadas e descartadas. Eu diria que a aranha possui uma memória operacional ("working memory") de natureza provisória e presa à tarefa, comparável, neste sentido, à memória operacional de roedores, ou de outros vertebrados em tarefas espaciais (Olton, 1979).

A aranha orbitela dispõe além disso, como sugerem os resultados de Le Guelte (1969), de uma memória de referência ("reference memory") mais duradoura, trans-episódica em sua utilização.

O fio de caminhada: um fio de Ariadne

Argiope sempre prende um fio ao centro da teia, um pouco acima do miolo e o estica e prolonga ao afastar-se do centro. Este fio de caminhada, de acordo com a hipótese mais simples a respeito da orientação no retorno, indicaria o caminho, como uma espécie de fio de Ariadne. De fato, se oferecermos uma mosca na parte inferior de uma teia suficientemente inclinada em relação à vertical, a aranha, após mordê-la, soltar-se-á na ponta do fio de caminhada e sobre ele subirá de volta ao centro. A fim de verificar quão automático é o uso do fio, cortei (Experimento 1) o fio de caminhada de aranhas em repouso, puxando em seguida com uma pinça sua extremidade ainda ligada às fiandeiras. A simples tração encompri- da o fio, sem causar fuga. Grudava a extremidade distal do fio ao teto da caixa-viveiro. As aranhas eram então atraídas para a parte de baixo da teia com uma mosca em vibração. As aranhas todas usaram o fio de caminhada para retornar e todas

foram parar no teto da caixa, muito longe do centro. Através deste procedimento, é possível levar aranhas aos locais mais arbitrários: teias de outras aranhas, suportes situados a mais de um metro acima do centro, etc. O retorno sobre o fio de caminhada processa-se, portanto, cegamente.

Como seria a orientação de uma aranha privada do fio de caminhada? Argiopes (Experimento 2) cujo fio é cortado e que são atraídas para a parte inferior da teia, têm todas um retorno reto e direto ao centro.

A geometria da teia como guia

Talvez possua a aranha, exímia discriminadora de estímulos tácteis, uma espécie de "conhecimento" dos aspectos estruturais da teia que lhe permite, de qualquer ponto, alcançar o centro. Por exemplo: seguir dois raios sucessivos, no sentido de sua convergência, leva sempre ao centro.

Aranhas (Experimento 3) foram transportadas do centro para regiões periféricas (1) de sua própria teias; (2) da teia de outras aranhas da mesma espécie. Passada a fase de imobilização ou de fuga provocada pelo transporte, houve orientação correta seja na teia/própria, seja na teia/alheia. Algumas argiopes se dirigiam diretamente ao centro, outras andavam em trajetos irregulares antes de localizá-lo. *A. argentata* dispõe, aparentemente, de uma discriminação táctil de aspectos da geometria da teia que lhe permite, sem registro de memória nem fio de caminhada resolver seu problema de orientação espacial.

Somente se esperaria que existisse uma discriminação dessas em aranhas orbitelas ou em aranhas que construíssem teias dotadas de uma estrutura regular. *Agelena e Tegenaria*, aranhas de teia com aspecto de "pano", sem raios, se desorientam totalmente se, em plena escuridão, forem levadas do refúgio a um ponto qualquer da teia. É verdade que, ao atingir casualmente a borda da teia, podem utilizá-la como guia até o refúgio (Mittelstaedt, 1985).

A memória dos passos já dados (orientação por dicas c)

A tentativa seguinte (Experimento 4) consistiu em eliminar tanto o fio de caminhada quanto as dicas geométricas. Destruindo-se com uma agulha quente os segmentos de espira viscosa e alguns raios adjacentes, isolou-se em parte um dos raios da parte inferior da teia, pondo-^o depois a vibrar. As aranhas eram assim le-

vadas a se locomover num raio único não dispondo das indicações que, na teia intacta, provêm da disposição espacial de vários fios (convergência de raios, etc.) As aranhas eram observadas em condições de caça incompleta (mosca retirada do raio antes de ser alcançada) ou de caça completa. Houve orientações rápidas de retorno, tanto numa como noutra condição. Tal eficiência espacial significa provavelmente que a aranha registra, durante sua ida ao inseto, feedbacks cinestésicos, isto é, decorrentes de seus próprios movimentos, e que, efetuada a captura (ou após perda do inseto na condição de caça incompleta) ela se baseia nestes registros para inverter sua direção, para dar meia-volta. A um direcionamento destes, baseado em dicas internas ao organismo, dá-se o nome de orientação "idiotética", distinguindo-o do direcionamento por estímulos externos ou orientação "alotética" (Gorner e Claas, 1985).

As aranhas e outros aracnídeos possuem, no exoesqueleto, pequenas fendas que abrigam receptores especializados em detectar mudanças de pressão e distorções mecânicas, os receptores de fenda ("slit sensilla"). Encontram-se principalmente nas pernas e nos palpos, às vezes agrupados, perto das articulações, para formar os chamados órgãos liriformes. *Cupiennius salei*, por exemplo, uma aranha da América do Sul, tem aproximadamente 3.300 fendas, das quais 86% nas pernas e nos palpos (Barth e Libera, 1970). Os órgãos liriformes fornecem à aranha "uma imagem muito precisa dos eventos mecânicos que ocorrem no exoesqueleto" (Barth, 1985), em particular dos eventos cinestésicos, isto é, ligados à movimentação.

Quando afastada da mosca que, em superfície horizontal, acaba de atacar e picar, *Cupiennius salei* a ela retorna, mesmo que não possa usar dicas externas, controlada apenas pela memória dos movimentos previamente executados. Num experimento de Seyfarth, Hergenroder, Ebbes e Barth (1982), aranhas desta espécie, os olhos cobertos com verniz opaco para eliminar a possibilidade de orientação visual, eram levadas a afastar-se da presa, a distâncias de 20, 25, 30, 35, 40 e mais de 40 centímetros, em trajetória retilínea. Parte das aranhas tinham destruídos, por cauterização, os órgãos liriformes dos fêmures. *C. salei* costuma retornar à presa usando um caminho aproximadamente reto, feito de diversos segmentos, com pausas intervenientes. Quando nas cercanias do local de captura, começa a dar voltas, como se estivesse "buscando". Em aranhas intactas, as estimativas de direção e distância eram excelentes, após afastamento de 20 cm: todas elas chegavam a quase 3 cm do local onde tinham abandonado a mosca. Os acertos diminuam com maiores afastamentos. O recorde foi um retorno de uma distância de 77 cm! Nas aranhas operadas, o desempenho era significativamente pior, embora não

casual de todo: erravam no ângulo de retorno e na distância percorrida. Os órgãos liriformes fornecem, portanto, parte da informação cinestésica que a aranha armazena na ida e que usa na volta. Chamarei, por conveniência de discussão, as dicas cinestésicas idiotéticas de dicas c e as trajetórias por elas guiadas de trajetórias c. *Argiope argentata* provavelmente faça uso, para reencontrar o centro da teia na ausência de indicações geométricas e do fio de caminhada, de dicas c semelhantes às de que se vale *C. salei*. Seria interessante saber se perde o rumo em condições de lesão dos órgãos liriformes.

Importa lembrar, contudo, que *A. argentata* poderia ter usado, no seu retorno em raio único, quando este fosse vertical, uma informação proprioceptiva especial, relativa à posição no campo gravitacional, uma informação a respeito de "estar indo para cima" ou "estar indo para baixo". As dicas gravitacionais, que se distinguem de simples dicas c, darei o nome de dicas g e, à trajetória por elas guiada, o de trajetória g.

A distinção entre dicas c e dicas g é bastante relevante. Aranhas que caçam geralmente em planos horizontais, como *C. salei* (Barth, 1985; Barth e Seyfarth, 1971; Seyfarth et al. 1982) dependem talvez apenas de registros c. Aranhas de teia quase vertical, como *A. argentata*, provavelmente tenham desenvolvido sensibilidade às informações gravitacionais, ou dicas g.

Uma memória gravitacional (orientação por dicas g)

Para por a teste a existência de uma memória de dicas gravitacionais, utilizei um procedimento semelhante ao de Peters (1932) com *Araneus diadematus*. Aranhas (Experimento 5) cujo fio de caminhada tinha sido cortado eram levadas a caçar numa região pré-determinada da espiral viscosa, geralmente na parte de baixo ou de cima da teia. No momento da captura, graças a um dispositivo especial, a teia recebia uma rotação de 45, 90 ou 180 graus, dentro de seu próprio plano (condições 45, 90 e 180, respectivamente). Rotações destas, é claro, não modificavam a distância da aranha ao centro, nem a direção correta de retorno: Alteravam, porém, a posição da aranha no campo gravitacional. Aranhas testadas sem rotação (condição 0) serviam de controle.

Qual seria a trajetória de retorno de uma aranha privada do fio de caminhada cuja teia sofresse, por exemplo, uma rotação de 90 graus após uma descida ao inseto (Figura 2)? Se houvesse uso de estímulos de geometria da teia, ou se fossem mobilizadas dicas c, a aranha deveria acertar imediatamente o caminho do

casual de todo: erravam no ângulo de retorno e na distância percorrida. Os órgãos liriformes fornecem, portanto, parte da informação cinestésica que a aranha armazena na ida e que usa na volta. Chamarei, por conveniência de discussão, as dicas cinestésicas idiotéticas de dicas c e as trajetórias por elas guiadas de trajetórias c. *Argiope argentata* provavelmente faça uso, para reencontrar o centro da teia na ausência de indicações geométricas e do fio de caminhada, de dicas c semelhantes às de que se vale *C. salei*. Seria interessante saber se perde o rumo em condições de lesão dos órgãos liriformes.

Importa lembrar, contudo, que *A. argentata* poderia ter usado, no seu retorno em raio único, quando este fosse vertical, uma informação proprioceptiva especial, relativa à posição no campo gravitacional, uma informação a respeito de "estar indo para cima" ou "estar indo para baixo". As dicas gravitacionais, que se distinguem de simples dicas c, darei o nome de dicas g e, à trajetória por elas guiada, o de trajetória g.

A distinção entre dicas c e dicas g é bastante relevante. Aranhas que caçam geralmente em planos horizontais, como *C. salei* (Barth, 1985; Barth e Seyfarth, 1971; Seyfarth et al. 1982) dependem talvez apenas de registros c. Aranhas de teia quase vertical, como *A. argentata*, provavelmente tenham desenvolvido sensibilidade às informações gravitacionais, ou dicas g.

Uma memória gravitacional (orientação por dicas g)

Para por a teste a existência de uma memória de dicas gravitacionais, utilizei um procedimento semelhante ao de Peters (1932) com *Araneus diadematus*. Aranhas (Experimento 5) cujo fio de caminhada tinha sido cortado eram levadas a caçar numa região pré-determinada da espiral viscosa, geralmente na parte de baixo ou de cima da teia. No momento da captura, graças a um dispositivo especial, a teia recebia uma rotação de 45, 90 ou 180 graus, dentro de seu próprio plano (condições 45, 90 e 180, respectivamente). Rotações destas, é claro, não modificavam a distância da aranha ao centro, nem a direção correta de retorno: Alteravam, porém, a posição da aranha no campo gravitacional. Aranhas testadas sem rotação (condição 0) serviam de controle.

Qual seria a trajetória de retorno de uma aranha privada do fio de caminhada cuja teia sofresse, por exemplo, uma rotação de 90 graus após uma descida ao inseto (Figura 2)? Se houvesse uso de estímulos de geometria da teia, ou se fossem mobilizadas dicas c, a aranha deveria acertar imediatamente o caminho do

centro. Mas se fossem registradas e depois utilizadas, dicas g, deveria ocorrer um erro de orientação. Tendo descido na ida, a aranha voltaria subindo, isto é, inverteria sua trajetória inicial usando a gravidade como critério e perderia o centro. A hipótese gravitacional previa, para rotações da teia de 45, 90 e 180 graus, trajetórias de retorno com 45, 90 e 180 graus, respectivamente, de desvio em relação à direção correta.

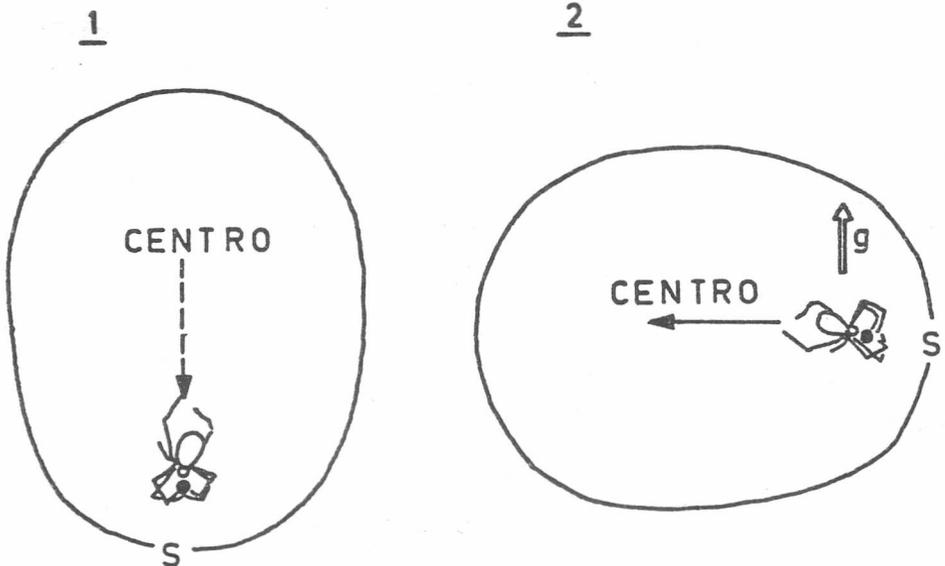


Figura 2 – (1) teia em posição normal. *A. argentata* capturou uma presa na parte inferior, S (Sul) da teia. (2) Teia depois de uma rotação de 90 graus em seu próprio plano. Duas são as trajetórias possíveis de retorno: retorno direto guiado por dicas geométricas ou mediante reação de meia-volta (seta preta); retorno guiado por dicas mnêmicas gravitacionais, direção g (seta branca).

O comportamento de retorno foi classificado nos seguintes tipos: (1) direto: trajetória reta até o centro, pelos raios mais próximos; (2) com desvio leve: a aranha, no início ou no meio do retorno, tem uma rotação do corpo, exploratória, corrigindo o rumo logo em seguida; (3) com desvio pronunciado: há um ângulo maior de 20/25 graus entre a trajetória e a direção correta, o trajeto seguido até o centro pode ser mais ou menos complexo; (4) com extravio: a aranha não consegue encontrar o centro, dentro do prazo estipulado de 60 minutos.

Os resultados mostram que, de fato, as aranhas se deixam influenciar por informações gravitacionais. Quanto maior a rotação da teia, menor a porcentagem de retornos diretos e maior a porcentagem de trajetórias com desvios leves, desvios acentuados ou extravios.

Na condição 45, a maioria das aranhas voltavam rápido ao centro; os desvios eram leves, geralmente na direção g. Em alguns casos (aranha 88, Figura 3), os desvios se davam no meio do caminho, como se aranha estivesse sob controle de duas tendências conflitantes: a de seguir os estímulos da configuração da teia (ou as dicas c) e a de se guiar pelas dicas g. Na condição 90, os desvios acentuados apareciam, levando às vezes a aranha à periferia da teia (aranha 37, Figura 3). Trajetos irregulares, oscilações podiam surgir, indicando conflito. Na condição 180, os erros de orientação eram sistemáticos. Todas as aranhas, quer tivessem descido, quer tivessem subido antes da rotação, engajavam-se no raio certo, porém no sentido errado (aranha 769, Figura 3). Iam, assim, com 180 graus de desvio, subindo quando deviam descer, descendo quando deviam subir, algumas chegavam a sair da teia e se perder, no retículo de fios irregulares que a circunda.

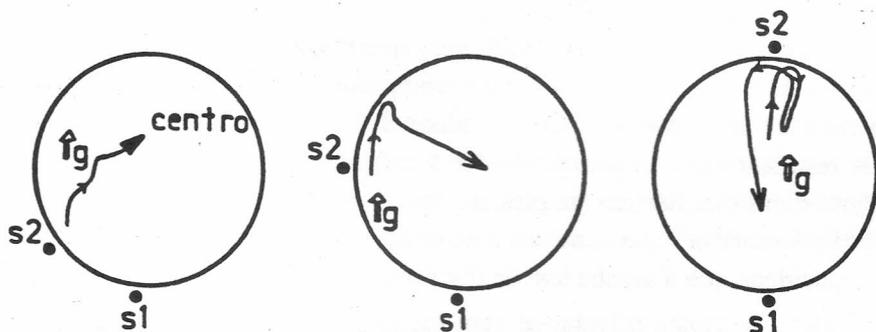


Figura 3 – Trajetórias de retorno, com desvio, tomadas após rotações de 45, 90 ou 180 graus da teia, dentro de seu plano. Na posição inicial da teia, a presa era colocada perto de s1 e lá era capturada; s2 indica a posição da aranha e da presa, após a rotação. A seta branca indica a direção g.

Os resultados replicam os de Peters (1932) com *Araneus diadematus* e demonstram de maneira convincente a existência de um controle gravitacional da orientação. Cabe notar, contudo, que, em *A. argentata*, a orientação é fruto de uma integração de influências. A gravidade não tem ação absoluta: se tivesse, todas as aranhas deveriam afastar-se do centro e perder-se. Isto não acontece porque elas corrigem sua trajetória à medida que andam e que colhem informações sobre a disposição dos fios. Poucos erros ocorrem em 45 graus porque a orientação mnêmica e a orientação por estímulos da teia não divergem muito, há correção já no ponto de partida. Em 90 graus, as orientações de um e outro tipo discrepam, predominando inicialmente a trajetória g. Mas, como esta trajetória corta transversalmente os raios, gera uma locomoção difícil e um contato com estímulos da teia

propício para a correção de rumo. Em 180 graus, o afastamento do centro é regra absoluta porque a aranha não distingue, muitas vezes até alcançar o quadro, entre os sentidos centrípeto e centrífugo de um raio.

Especialmente interessante é a constatação de “erros tardios” isto é, que se manifestam quando a aranha já efetuou um segmento da volta na direção, ou “erros repetitivos”, quando a aranha retoma a direção errada após ter efetuado uma correção. Estes “erros” apontam para a existência de um genuíno controle de memória e são incompatíveis com interpretações do retorno em termos de uma resposta inicial reflexa de “dar meia volta”.

Contextos de atuação das dicas c e g

Afirmam Gomer e Claas (1985) que, apesar da informação trazida pelos experimentos de Peters (1932), não existe ainda prova clara de que aranhas orbitelas sejam capazes de se orientar pela gravidade. Não me parece justificado o ceticismo. Os resultados dos Experimentos 4 e 5 sugerem que a aranha possa registrar e usar tanto dicas cinestésicas simples, do tipo c, como dicas g, ligadas à gravidade. A questão é saber em que contexto predomina o uso desta ou daquela dica, e sondar a capacidade que a aranha tem de discriminar entre elas.

Poderia a aranha orientar-se num espaço sem “cima” nem “baixo”? Para eliminar dicas de gravidade, coloquei teias de aranhas em plano aproximadamente horizontal. Apesar de um tanto canhestamente as aranhas conseguiram caçar nesta condição onde não subiam nem desciam, e orientavam-se quase sempre corretamente em relação ao centro. As dicas g não são, portanto, essenciais. A orientação idiotética (dicas c) talvez constitua um sistema primitivo e primordial, mesmo em orbitelas de teia vertical. Suponho que, se colocada em uma cápsula espacial, em condições de imponderabilidade, uma aranha sairia do centro e para ele voltaria com a maior tranquilidade.

Em busca de maior confirmação para a hipótese de uma memória gravitacional planejei, junto com Sandro Caramaschi, uma situação experimental em que aranhas tivessem acesso a dicas g na ida ao inseto, mas não na volta ao centro; e a situação inversa, em que, desprovidas de dicas g na ida, as aranhas as encontrassem disponíveis na volta. Raciocinamos que, se houvesse realmente registro do “cima” e do “baixo”, como critério prioritário de orientação, as aranhas, no primeiro caso, perderiam o rumo do centro.

Numa das condições (a condição VH), aranhas caçavam uma mosca na parte inferior de uma teia vertical mas tinham a teia posta na horizontal durante a volta

ao centro. Assim, as informações g tornavam-se inúteis para o retorno, uma vez que neste era praticamente abolida a dimensão "cima/baixo". Na condição HV, ao contrário, as aranhas corriam, na ida, em uma teia horizontal - sendo apenas capazes de registrar dicas c - e, na volta, numa teia vertical.

Os resultados mostram uma taxa nula de desorientação no condição HV, o que prova, mais uma vez, que a aranha se guia perfeitamente através de dicas c, não se perturbando muito com a introdução repentina de um diferencial gravitacional. Na condição VH, ao contrário, uma proporção significativa de animais se desviou ou se perdeu: quando a trajetória de ida de uma aranha se dá dentro ou próximo da vertical, ela lança mão, portanto, de um registro específico de memória, baseado em dicas gravitacionais.

Tudo parece indicar que *A. argentata* possui uma estratégia básica de orientação espacial, em que é aproveitada uma memória dos próprios movimentos, ou memória idiotética, mas que, em contextos dotados de "cima" e de "baixo", ganha prioridade o registro mnêmico gravitacional.

Qual a função adaptativa de se ter um registro de memória, seja ele idiotético ou de informação gravitacional? A retenção de uma informação colhida durante a ida ao inseto poupa ao animal um tempo precioso de uma exploração topográfica a cada saída do centro, é certo que a aranha perderia em eficiência predatória e defensiva.

Integração de informações, na memória espacial

Um experimento simples mostra que a orientação de retorno da aranha envolve mais do que um fiel repisar nas próprias pegadas. Seyfarth et al. (1982) afugentaram espécimes de *Cupiennius salei* para longe da mosca capturada, forçando-os a andar num corredor semi-circular. Se as aranhas usassem de forma simples a informação cinestésica para voltar à presa, repetiriam em sentido oposto sua trajetória de ida usando um trajeto curvo. Descobriu-se, contudo, que tomavam um atalho quase reto economizando aproximadamente 50% da distância percorrida na ida! Só se pode entender este encurtamento de caminho supondo que a aranha armazena uma informação relativa à curvatura de seu trajeto de ida e que dispõe de meios para compensá-la no desempenho subsequente. Há integração de uma sequência de estímulos.

Obtive resultados semelhantes com *A. argentata*. Atraía-se as aranhas até um ponto p1 da periferia da teia (Figura 4). A fonte de vibração era então transferida, de maneira a levar a aranha a se deslocar, seguindo um arco irregular, até um ponto p2. De p2 ao centro, dois trajetos se abriam: uma inversão simples, a aranha

“pisando nas próprias pegadas“, ou uma ida direta, pelo raio mais próximo a p2. Em 16 aranhas testadas, apenas 3 deram meia volta, e 13 seguiram direto para centro. Não é possível eliminar de todo a hipótese de que as aranhas, no segundo caso, estivessem usando dicas geométricas locais, mas a velocidade de sua volta sugere que estivesse em jogo um processo de integração de estímulos.

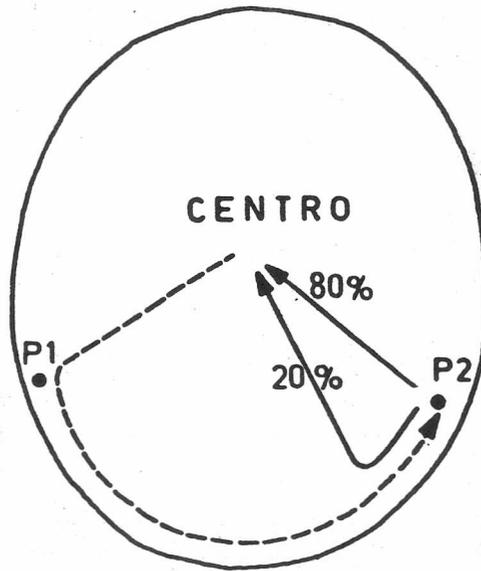


Figura 4 – Aranhas (*A. argentata*) foram atraídas para o ponto p1, na periferia da teia e seguiram então uma trajetória curva até p2. As setas indicam o retorno direto, seguido por aproximadamente 80% das aranhas e o retorno (com reação de meia volta) seguido pelo restante dos animais.

Outro caso interessante de integração de estímulos foi descrito por Hill (1979), a partir de observações da saltícida *Phidippus*. Esta aranha detecta sua presa visualmente e a rastreia, por entre folhas e galhos, tendo muitas vezes que seguir trajetórias irregulares e mesmo caminhar durante trechos inteiros sem ver o alvo. Apesar disso, ela conserva, como escreve Hill, “a memória da posição relativa da presa, a cada instante“. Usa sua direção presente de locomoção como referência, avalia os desvios que foi levada a tomar e compensa por eles, reorientando-se na direção esperada da presa. Informações memorizadas são, por assim dizer, atualizadas a partir de entradas sensoriais subsequentes. Isto representa, sem dúvida, um ganho de eficiência para o comportamento predatório.

Memória de referência na aranha

Os registros mnêmicos espaciais de que tratei até o momento se marcam pela sua transitoriedade. Controlam o comportamento apenas durante um episódio de retorno (à presa, ao centro) e sofrem um processo de supressão antes do episódio seguinte. São típicos da chamada "memória operacional", feita para atuar pelo prazo de vigência de uma tarefa determinada. Registros mais duradouros, para uso numa situação recorrente, que costumam ser atribuídos à chamada "memória de referência", também podem ser postos em evidência no comportamento espacial de aranhas.

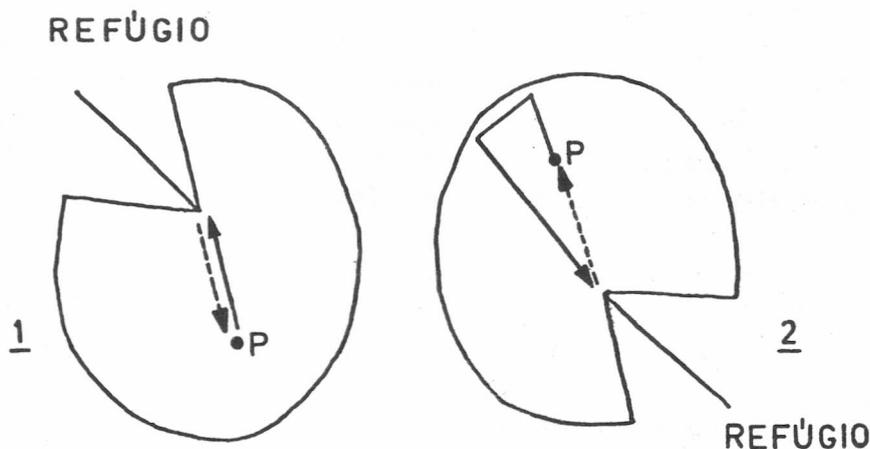


Figura 5 - (1) Posição normal da teia de *Zygiella-x-notata*. Se uma mosca for depositada em p, a aranha se locomove até ela, saindo do refúgio e passando pelo centro. O retorno (seta inteira) é direto e rápido. (2) A teia foi girada em 180 graus antes de se colocar a mosca. O trajeto de volta (seta inteira) começa para cima, na direção em que a aranha sempre encontrou o refúgio. Há desvio e demora na localização do refúgio (Segundo Leguelte, 1969).

Tomo como exemplo a pesquisa de Le Guelte (1969) com a aranha orbitela *Zygiella x-notata*. Esta aranha tem como peculiaridade construir um refúgio fora da teia, ligado à mesma por um único raio. Se, na posição normal da teia (Figura 5.1), uma mosca cair na espiral viscosa, a aranha sai do refúgio, captura a presa e retorna muito rapidamente - em questão de um ou dois segundos - ao refúgio. Se a teia for girada em 180 graus dentro de seu próprio plano (Figura 5) antes de ser colocada a mosca, a aranha, feita a captura, se dirige para cima, isto é, rumo à posição anterior do refúgio e somente o reencontra após extenso comportamento de busca. O resultado é surpreendente: se a aranha se orientasse a partir de dicas c ou

g colhidas durante a ida ao inseto, ela deveria retornar sem hesitação ao refúgio. A tendência em "ir para cima" se deve provavelmente à experiência passada da aranha com um refúgio sempre situado em cima.

Para confirmar a hipótese de aprendizagem Le Guelte criou filhotes de *Z. x-notata* (1) sem experiência de construir teias nem de caçar; (2) com experiência de caça e de retorno a um refúgio situada na parte superior da teia. Deixava-se, quando tinham alcançado 45 dias de idade, que aranhas em ambas as condições construíssem uma teia e caçassem após rotação desta em 180 graus, o refúgio sendo então posto na parte inferior. Essa manipulação perturbou muito mais as aranhas que tinham experiência prévia em subir para retornar.

Verificou Le Guelte, além disso, que a perturbação causada por uma rotação da teia ia diminuindo com o treino, como se houvesse aprendizagem da nova localização do refúgio. Na medida em que esta aprendizagem sobrevive a intervalos razoáveis de tempo, na medida em que o desempenho não depende apenas de dicas cinestésicas ou outras colhidas durante o episódio considerado, justifica-se considerar que estejam em jogo processos típicos de uma "memória de referência", para o armazenamento e uso, a longo prazo, de informações relevantes.

UMA DUPLA TRAJETÓRIA PARA A PESQUISA

Há mais coisas, no trajeto de ida e volta da aranha, do que prevê nossa ciência. As bases para o retorno ao centro são várias: o fio de caminhada, como guia automático; a discriminação da posição dos fios e, o que constitui o motivo de grande parte deste capítulo, o controle por dicas cinestésicas e gravitacionais memorizadas. E há outros fatores envolvidos que pesquisas futuras poderão desvendar (como a posição da luz, que aranhas-de-funil usam como referência, Mittelstaedt, 1985).

Esta multideterminação não deve causar surpresa: a redundância do sistema o torna seguro e o protege de perturbações acidentais. Tampouco deve surpreender a convergência entre automatismo e estratégias mais "cognitivas", baseadas em memória ou aprendizagem. São respostas ao mesmo desafio de adaptação. Pela maneira como une, em seu comportamento, o plástico ao estereotipado, a aranha constitui um modelo interessante para uma análise que pode e deve ser ecológica e experimental.

Abordagem naturalística

Os etólogos e ecólogos do comportamento têm se preocupado tradicionalmente em descrever e analisar os comportamentos típicos da espécie. Cabe também descrever e analisar as formas pelas quais, no habitat natural, atua a experiência passada: memória e aprendizagem não são fenômenos de laboratório! A observação de episódios naturais de comportamento nos põe na pista de possíveis efeitos mnêmicos.

Um exemplo: Jackson (1986) nos fala de uma curiosa saltícida, *Portia fimbriata* que, além de construir teias, hábito nada comum entre aranhas de sua família, ataca outras saltícidas e orbitelas. Na periferia da teia de uma orbitela, *P. fimbriata* faz vibrar os fios de maneira a simular uma presa enredada. A aranha residente se aproxima e, picada, tenta fugir, se debate a alguma distância enquanto, como escreve Jackson, "*Portia* fica atenta esperando que o veneno tenha efeito e abata a aranha". No fim, a invasora atravessa a teia para buscar sua presa. O "ficar atenta" talvez esteja sob controle mnêmico, talvez tenha a aranha predadora um registro da direção onde, previamente, sentiu debater-se sua presa. Para saber se entra ou não memória, caberia experimentar. Sugiro a retirada da orbitela picada do local para onde fugiu: teria *Portia*, assim mesmo, movimentos de busca? dirigir-se-ia às cercanias de onde estava a outra aranha?

A descrição e manipulação dos episódios "cognitivos" da vida natural de um animal fornecem um complemento imprescindível para o etograma e para a análise dos comportamentos típicos da espécie. Tenho proposto uma nova maneira de se considerar a questão da rigidez/flexibilidade comportamental, colocando "instinto" e "comportamento aprendido", não como elementos dicotômicos, mas como dimensões capazes de coexistir no mesmo desempenho (Ades, 1987).

A análise dos processos básicos. Subjacentes à diversidade de episódios observados em condições naturais estão processos básicos, formas de percepção e aprendizagem, modos de captação e utilização de informação, que podem ser investigadas escolhendo-se um episódio representativo de comportamento e variando sistematicamente os fatores que nele atuam. As perguntas são as que teóricos dos campos de memória e aprendizagem costumam fazer (por exemplo: qual é a duração do controle mnêmico? Quais as condições em que se produz esquecimento? etc.) e o objetivo maior é elaborar uma teoria geral, que, abstraída do fluxo de eventos naturais, possa ser aplicada novamente a ele, como forma de verifi-

car sua validade ecológica. Cabe estabelecer, entre a análise experimental e o estudo naturalístico, relações de feedback e de incentivo recíproco.

O poder mental das aranhas: 1887 - 1987

Cem anos antes de ser redigido este texto, um casal de pesquisadores (Peckham e Peckham, 1887) publicavam um trabalho sobre o que chamavam de "poder mental das aranhas". Surpreende encontrar nele uma viva preocupação pela plasticidade do comportamento. Relatavam, por exemplo, os Peckhams, a progressiva diminuição de frequência de uma resposta defensiva de queda da teia, quando era repetida a estimulação com um diapasão. Hoje, falaríamos em habituação. Também se referiam à "memória" que tarântulas, papa-moscas e aranhas de canto de parede teriam acerca da própria ooteca: privadas desta, ainda a aceitavam se não demorasse muito o intervalo entre retirada e devolução.

Estes relatos, como outros da mesma época, pecam por serem pouco sistemáticos e por deixarem às vezes a interpretação mais solta do que o desejável. Mas instauram uma preocupação pelo que há de flexível no comportamento de animais geralmente tidos como simples autômatos. Esta preocupação merece, mais do que nunca, ser cultivada.

REFERÊNCIAS

- ADES, C. 1969. A caça nas aranhas *Argiope argentata* e *Lycosa erythrognatha*. Trabalho apresentado durante a XXIª Reunião Anual da SBPC, Porto Alegre, 1969. *Ciência e Cultura (Resumos)*, 21: 306.
- ADES, C. 1973. *A teia e a caça da aranha Argiope argentata*. Tese de doutoramento apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- ADES, C. 1983a. Experiência passada e integração do comportamento em invertebrados. *Ciência e Cultura*, 35: 137-147.
- ADES, C. 1983b. Memória em *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae): o retorno ao centro da teia. Trabalho apresentado durante o Xº Congresso Brasileiro de Zoologia, Belo Horizonte, 1983. *Resumos do Xº Congresso Brasileiro de Zoologia*, 110-111.
- ADES, C. 1986. *A construção da teia geométrica como programa comportamento*. *Ciência e Cultura*, 38: 760-775.
- BARTH, F.G. 1985. Slit sensilia and the measurement of cuticular strain. Em: F.G. BARTH (org.) *Neurobiology of arachnids*. Springer-Verlag, Berlin.

- BARTH, F.G., & LIBERA, W. 1970. Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Ciennius saei* Keys. Chelicerata (Araneae). *Zeitschrift für Morphologie des Tiere*, 68: 343-369.
- BAYS, S.M. 1982. Training possibilities of *Araneus diadematus*. *Experientia*, 18: 423.
- DRESS, O. 1952. Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Spriggninnen (Salticidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 9: 12-207.
- FORSTER, L. 1982. Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. *American Scientist*, 70: 165-175.
- FRAGA, M.M., LANDEIRA-FERNANDEZ, J., BORGES, I., MENDES, F.D.C., & ADES, C. 1986. A teia de *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) em planos horizontais e verticais. Trabalho apresentado durante o IV^o Encontro de Etologia, São Paulo.
- GORNER, P. & CLAAS, B. 1985. Homing behavior and orientation in the funnel-web spider *Agelena labyrinthica* Clerck. Em: F.G. BARTH (org.) *Neurobiology of arachnids*. Springer-Verlag, Berlin.
- HILL, D.E. 1978. Orientation by jumping spiders of the genus *Phidippus* (Araneae: Salticidae) during the pursuit of prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 301-322.
- JACKSON, R.R. 1985. A web-building jumping spider. *Scientific American*, 253: 106-113.
- LAHUE, R. 1973. The chelicerates. Em: W.C. CORNING, J.A. DYAL & A.O.D. WILLOWS (orgs.) *Invertebrate Learning, 2: arthropods and gastropod mollusks*. Plenum Press, New York.
- LE GUELTE, L. 1969. Learning in spiders. *American Zoologist*, 9: 145-152.
- MITTELSTAEDT, H. 1985. Analytical cybernetics of spider navigation. Em: F.G. BARTH (org.) *Neurobiology of arachnids*. Springer-Verlag, Berlin.
- NENTWIG, W. 1985. Feeding ecology of the tropical spitting spider *Scytodes longipes* (Araneae, Scytodidae) *Oecologia (Berlin)* 65: 284-288.
- PECKHAM, G.W. & PECKHAM, E.G. 1887. Some observations on the mental power of spiders. *Journal of Morphology and Physiology*, 1: 383-419.
- PETERS, H. 1932. Experimente über die Orientierung der Kreuzspinner *Epeira diademata* cl. Im Netz. *Zoologische Jahrbuch Abteilung Allgemeine Zoologie und Psychologie*, 51: 9-11.
- ROBINSON, M.H., & ROBINSON, B. 1976. Discrimination between prey types: an innate component to the predatory behavior of araneid spiders. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41: 266-276.
- ROBINSON, M.H., & ROBINSON, B. 1971. The predatory behavior of the ogre-faced spider *Dinopis Longipes* F. Cambridge (Araneae: Dinopidae). *American Midland Naturalist*, 85: 85-96.
- SEYFARTH, E.A., M HERGENRODER, R., EBBES, H., & BARTH, F.G. 1982. Idiopathic orientation of wandering spider: compensation of detours and espitmates of goal distance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 139-148.
- SZLEP, R. 1964. Change in the response of spiders to repeated web vibrations. *Behaviour*, 23: 203-239.
- TILQUIN, A. 1942. *La toile géométrique des araignées*. Presses Universitaires de France, Paris.
- TURNBUL, A.L. 1960. The prey of the spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). *Canadian Journal of Zoology*, 38: 859-873.

CONSIDERAÇÕES SOBRE A DOMINÂNCIA DA RAINHA DAS ABELHAS SOCIAIS

3

Vera Lucia Imperatriz-Fonseca*

A socialidade nos insetos é caracterizada pela presença de uma casta reprodutiva, sobreposição de gerações e cuidado com a prole (Wilson, 1971). Nas abelhas e em outros Hymenoptera sociais, a casta reprodutiva é formada por uma fêmea, chamada de fundadora ou rainha, que mantém uma dominância sobre as outras fêmeas da colônia, chamadas de operárias. A dominância pode se manifestar fisicamente, por agressões e ritualizações, por feromônios que atuam na fisiologia das operárias e por oofagia diferencial.

Falar da dominância da rainha das abelhas é, sem dúvida, tratar de um tema muito interessante e que, na verdade, conhecemos ainda superficialmente. Vários campos de pesquisa são utilizados para esta análise, sendo que o desenvolvimento da química e as observações comportamentais, aliadas a considerações genético-evolutivas, são da maior importância. As espécies de abelhas sociais pertencentes à família Apidae que serão mencionadas aqui pertencem à sub-família Apinae (abelha europa), Bombinae (mamangavas) e Meliponinae (abelhas indígenas sem ferrão). Vamos iniciar esta análise abordando *Apis mellifera*, a espécie de abelha melhor estudada e ponto de partida para análises comparativas.

* Departamento de Ecologia Geral, Instituto de Biociências, USP.

APIS MELLIFERA (APINAE)

As colônias de *Apis mellifera* são formadas por uma rainha, por várias operárias que constituem a força de trabalho e por machos, cuja única função é a de fecundar as rainhas.

O fato de a rainha de *Apis* estar constantemente cercada por operárias que lhe fazem a corte chamou a atenção de três equipes de pesquisadores, na década de 50: a inglesa, com C. G. Butler (1954), a francesa, com J. Pain (1954), a holandesa, com de Groot & Voogd (1954).

Descreverei rapidamente os experimentos de Pain (1961) mostrados de maneira muito didática no filme "Poder de atração da rainha das abelhas" (1967). Pain utilizava caixas experimentais, mantidas em estufas, contendo cada uma 50 operárias recém-eclodidas. Os grupos de controle nunca haviam tido contato com uma rainha. Os experimentos foram iniciados com a apresentação de uma rainha morta há dois anos, mantida na coleção, ao grupo de operárias recém-eclodidas, que imediatamente a circundaram, mostrando que a rainha ainda era atrativa. Rainhas cortadas em pedaços, oferecidas às operárias, eram também atrativas: a atratividade independia da forma do corpo da rainha. Rainha vivas, envoltas por um tubo de vidro não atraíam operárias, passando a fazê-lo assim que o tubo fosse retirado. Para reponder à questão de qual das partes do corpo da rainha era mais atrativa, foram separadas cabeça, tórax e abdomen, oferecidos simultaneamente às operárias. O interesse maior foi pela cabeça que, dissecada, apresentava glândulas mandibulares muito desenvolvidas. O principal composto dessas glândulas foi identificado como sendo o ácido 9-oxo-trans-decenóico. Essas glândulas seriam a sede dos feromônios I e II, que inibiriam o desenvolvimento ovariano das operárias e a construção de células reais. A esses experimentos e aos desenvolvidos por outras equipes seguiram-se inúmeras considerações sobre a importância dos feromônios, tendo o campo se desenvolvido enormemente. Resumindo, nas colônias de *Apis* a rainha produz substâncias químicas que, absorvidas pelas operárias durante o processo de corte, inibem-lhes o desenvolvimento ovariano e controlam o tipo de célula que será construída.

As colônias de *Apis mellifera* são perenes e se propagam por enxameagem. Quando os feromônios da rainha não são suficientes para controlar toda a população, ocorre o desenvolvimento do ovário das operárias e células reais são construídas, nas quais a rainha põe ovos. Uma vez completada a fase larval, a colônia decidirá para que finalidade vai usar a rainha-reserva: substituir a rainha que não está mais atrativa ou enxamear. Muitas vezes as células reais são destruídas pelas

operárias. Na colônia, a primeira rainha a eclodir mata as outras que ainda estão nas células. Caso eclodam duas rainhas virgens ou mais simultaneamente, elas lutam até que apenas uma delas permaneça na colônia: será fecundada, iniciando um novo ciclo.

AS MAMANGAVAS

São muito bem representadas no hemisfério Norte, sendo as únicas espécies sociais que conseguem sobreviver às condições climáticas da região ártica. Lá possuem ciclos anuais. No hemisfério sul também estão presentes, com seis espécies brasileiras, consideradas polinizadores eficientes.

A fundação do ninho é efetuada na primavera, por uma rainha fecundada no final do outono. Uma vez encontrado um local adequado ao estabelecimento do ninho, a rainha, totipotente, inicia a construção de uma semi-taça, feita com uma mistura de cera e própolis, sobre a qual colocará a primeira bateria de ovos. Essa fêmea coleta néctar e pólen para alimentar as larvas. As primeiras operárias que nascem auxiliam nas tarefas do ninho.

Os Bombinae não apresentam trofalaxis* entre os adultos, como acontece nos Apinae e Meliponinae. A dominância da rainha está relacionada à oviposição: para manter o status de rainha existe a necessidade de inibir o desenvolvimento do ovário das operárias ou de comer os ovos postos por elas (oofagia). Nas mamangavas, a rainha é dominante até o aparecimento de sexuais (machos e fundadoras filhas), quando algumas fêmeas desenvolvem ovários e atacam umas às outras.

Roseler (1977) discutiram com detalhes a dominância nas mamangavas. A rainha caracteriza-se por ser poedeira. Ocupa um território preferencial no ninho: as rainhas de *Bombus hypnorum* e *Bombus terrestris* sempre repousam sobre as baterias de ovos ou "favos" de larvas jovens.

Quando uma rainha perde o seu "status" freqüentemente vai para a periferia do ninho, escondendo-se às vezes em potes ou casulos vazios. Em condições normais, a rainha move-se lentamente pela colônia, e as operárias evitam contactos com ela. Oofagia pela rainha é observada com freqüência, quando outras fêmeas conseguem por ovos, perto da época do final do ciclo da colônia. Comportamentos agonísticos surgem. Uma revisão sobre a dominância das rainhas em mamangavas nos indica que não há diferenças de castas entre as fêmeas. Uma operária que tenha adotado o papel de rainha exibe comportamento de rainha (muitas espécies não apresentam polimorfismo entre as operárias).

Espécies como *Bombus terrestris* apresentam diferenças entre uma rainha dominante e uma operária dominante. Uma rainha de *Bombus terrestris* não permi-

te a criação de novas rainhas enquanto ela é dominante. Roseler (1970, 1975) confirma que, nesta espécie, as rainhas novas são produzidas somente após a perda de dominância da rainha da colônia.

Nesta ocasião, a hierarquia social torna-se instável e animosidades ocorrem, caracterizadas por ataques e vibrações de asas. Roseler (op. cit.) observou o início dos ataques, em *B. hypnorum*, quando a rainha começa a por ovos haplóides, que dão origem a machos, em poucos dias, o número de ataques cresce muito, até cerca de 60 por hora. A agressividade também cresce, e a rainha logo desaparece, exausta, após ter perdido o status dominante. A rainha de *Bombus hypnorum* ataca as operárias indiscriminadamente, principalmente sobre os favos que contém baterias de ovos e larvas. Já rainhas de *Bombus terrestris* atacam somente operárias que as molestam ou que são poedeiras. Free (1955) cita o comportamento agressivo de operárias, que é semelhante ao descrito para rainhas, em *B. agrorum* e *B. pratorum*.

A luta pela dominância está ligada à grande excitação que é expressa por períodos curtos de vibração de asas. Este comportamento, às vezes, também aparece quando a colônia é perturbada. A vibração de asas pode transformar-se rapidamente em ataque.

Do ponto de vista fisiológico, o único parâmetro bem estabelecido para se determinar uma relação de dominância é o desenvolvimento dos ovários. Não foi estabelecido ainda se a oogênese causa dominância ou se é induzida pela dominância.

Em mamangavas, presume-se que a dominância também seja mantida por feromônios, e as rainhas velhas não o produziram em quantidade suficiente para toda a colônia, no máximo de seu desenvolvimento. Há muitas indicações de existência de feromônios na mamangavas: operárias evitam contatos diretos com a rainha, operárias recém-eclodidas reconhecem a ausência ou presença da rainha (no caso, *B. terrestris*). Roseler (1977) menciona que se a rainha ou seus feromônios estão ausentes, o sistema endócrino das operárias tornar-se-ia ativado desde a eclosão, aumentando a quantidade de hormônio juvenil e induzindo a oogênese. Uma vez que as operárias recém-eclodidas não participam da vida social e de outras atividades no primeiro dia de vida, devem reconhecer a rainha através de seus feromônios. Van Honk et al. (1980) verificaram ser a glândula mandibular da rainha fonte de feromônios que previnem ou adiam o desenvolvimento do ovário das operárias. Free (1955) havia indicado que os feromônios das rainhas das mamangavas deveriam ser produzidos por glândulas da cabeça, pois operárias de *Bombus pratorum* mordiam suas rainhas mortas especialmente ao redor das peças bucais.

Outra discussão liga a dominância ao maior tamanho apresentado pela rainha. Na maior parte das espécies de mamangavas, a rainha é maior que as operárias, assim como em muitas espécies de vespas e formigas. O tamanho auxiliaria na manutenção da dominância, embora não pudesse impedir a sua perda pela rainha. Considerando-se as operárias, entretanto, o tamanho parece estar ligado ao problema da aquisição de dominância, pois geralmente as maiores fêmeas tornam-se as rainhas, na ausência da mãe.

No Brasil, Zucchi (1973) manteve colônias de *B. atratus* em seu laboratório, durante cerca de 10 anos, que apresentaram ciclo perene. Uma vez perdida a dominância da rainha, no final do ciclo anual, várias fêmeas férteis iniciavam a aquisição de dominância mantendo territórios, que defendiam. O confronto entre as fêmeas se dava de maneira *sui generis*, através da eliminação de jatos de fezes nos territórios disputados. Neste caso, as fezes conteriam feromônios que indicariam a atratividade da rainha, de tal maneira que somente uma delas restaria. O reinício do novo ciclo dá-se com o auxílio de algumas operárias e com várias construções no ninho, muito importantes do ponto de vista da energética colonial. A poliginia nas colônias é uma fase que considero de desagregação colonial; para a colônia atingir o seu clímax, a monoginia é uma condição *sine qua non*.

AS ABELHAS SEM FERRÃO (MELIPONINAE)

Estamos agora diante de uma sub-família de abelhas sociais muito bem representada no Brasil, com pelo menos 350 espécies descritas, outras novas e poucas estudadas. A grande importância do estudo das abelhas sem ferrão para a compreensão da estrutura social nas abelhas é inequívoca. O traço comum no grupo é a alimentação maciça da prole. Os ovos são postos em células individuais, previamente construídas pelas operárias, que recebem todo o alimento necessário para o desenvolvimento da larva após uma série de interações entre a rainha e as operárias, características da espécie e que servem de etograma. Sakagami (1982) apresenta uma excelente revisão com o que se conhecia até então sobre o comportamento das abelhas indígenas.

Neste grupo de abelhas a dominância da rainha segue caminhos um pouco diferentes do mencionados para as outras sub-famílias. Existe a possibilidade do desenvolvimento do ovário das operárias na presença da rainha da colônia (Sakagami et al., 1963). Na verdade, o que ocorre aqui é uma sofisticação do controle da rainha sobre o desenvolvimento do ovário das operárias. Há pelo menos dois tipos de ovos: os anucleados (Akahira et al., 1970) considerados como tróficos, comuns entre outros grupo de insetos sociais, por exemplo nas formigas; os ha-

plóides, produzidos pelas operárias, que podem dar origem aos machos (Beig, 1972). A produção desses dois tipos de ovos no ciclo da colônia pode não ser regular, havendo fases em que oviposição de operária não é observada, seguida de outras onde há alterações nas condições do processo de postura e as oviposições de operárias podem ser até previstas. Existe portanto um certo tipo de controle da rainha sobre o desenvolvimento do ovário das operárias, que não pode ser observado quando trabalhamos com a média dos dados obtidos, mas sim com a seqüência deles. Poucas são as espécies em que a rainha tem um controle total sobre o desenvolvimento dos ovários das operárias, como por exemplo nos gêneros *Friesomellita* (Terada, 1974), *Duckeola* e *Leurotrigona*. Um controle quase total pode ser considerado em *Friesella*, quando somente ocorre postura de operárias em fases de superpopulação (Camillo, 1974; Imperatriz-Fonseca e Kleinert-Giovannini, 1988). Nestas condições, usamos outros parâmetros para avaliar a dominância da rainha, entre eles o tipo de relação entre rainha e operárias, tão bem analisados por Zucchi (1977).

Sakagami e Zucchi (1977) resumem as características etológicas bem integradas apresentadas pelos meliponíneos, chamando a atenção do medo das operárias com relação à rainha, e aos tipos de agressão. A dominância da rainha surge na forma de exibições ritualizadas, evidenciadas pelas relações entre rainhas e operárias. Os autores mencionados pensam que apesar da organização social altamente evoluída nas abelhas indígenas sem ferrão, as operárias retêm a expressão comportamental do medo e da agressão, em relação à rainha, de maneira conflitante. Observando muitos processos de postura em vários gêneros, concluíram que o comportamento de descarga de alimento na célula é provocado pelo medo à rainha. Não tecem considerações sobre as condições em que seriam liberados os ovos de operárias. Estes poderiam pertencer a três categorias amplas: A - ovos postos durante o processo de oviposição da rainha, comidos principalmente por ela; B - ovos postos durante a operculação das células, após a postura da rainha, que darão origem a machos filhos de operárias (Beig, 1972); C - ovos postos pelas operárias em colônias órfãs.

O significado da existência de ovos de operárias e sua oferta ou não à rainha é um ponto central da sociobiologia dos meliponíneos. Estudos desenvolvidos por Van Benthem e Imperatriz-Fonseca (em preparação) em *Plebia remota* consideraram a variação do padrão de postura e de oferta de ovos de operária em relação à presença ou não de rainhas virgens na colméia. O número de ovos de operária é mais acentuado quando há rainhas virgens ativas na colônia, e atribuímos à oofagia a identificação do status de dominância da rainha, padrão este também existente nos Bombinae.

Outra consequência importante da alimentação maciça da cria é a necessidade de manutenção de rainhas virgens de reserva na colônia, pois há impossibilidade de criá-las na ausência da rainha. Várias soluções apareceram nos meliponíneos, que podem ser detectadas a partir, por exemplo, do tipo de célula real presente na colônia. Levando-se em consideração este aspecto, as tribos dos meliponíneos Meliponini e Trigonini são caracterizadas pela ausência de células reais na primeira e presença na segunda.

Nos Trigonini geralmente as células reais são grandes e construídas à periferia dos favos. Particularidades a este respeito aparecem no gênero *Frieseomellita*, onde as operárias não constroem células reais. Terada (1974) observou que certas larvas, após terminarem de comer o conteúdo de suas células, consomem o conteúdo da célula subjacente, e a pré-pupa vai construir um casulo do tamanho das células reais. O número de células reais da colônia e as circunstâncias em que aparecem são pouco mencionadas na literatura, de modo que o problema do controle da construção de células reais de Trigonini permanece em aberto. A possibilidade de algum tipo de controle da rainha sobre a construção de células reais parece ser evidenciada pela presença freqüente de machos gigantes nas colônias de várias espécies (*Paratrigona subnuda*, *Plebeia remota*, *Plebeia droryana*, *Friesella schrottkyi*, *Schwarziana quadripunctata*, etc). Tais machos podem ser filhos da rainha ou de operárias, visto que observei em *Paratrigona subnuda* que às vezes as rainhas evitam ovipositar nas células reais. Há, uma discordância sobre o papel dos machos gigantes na regulação social (Bego, 1984; Zucchi, 1984). Na minha opinião, os machos gigantes reduziriam a complexidade da fase poligínica das colônias de Meliponíneos. Devido ao seu grande tamanho, teriam atividade feromonal mais consistente pelo maior volume e tamanho das glândulas; poderiam contribuir de maneira eficiente com a troca gênica entre as colônias mais distantes; teriam também melhores condições de vôo, que lhes permitiriam atingir com maior facilidade a rainha durante o vôo nupcial, para quem transferiria praticamente o triplo do número de espermatozoides que um macho comum. A existência do conflito entre rainhas e operárias estaria presente neste contexto: por um lado as operárias construindo células reais, por outro a rainha controlando o aparecimento do excesso de rainhas virgens.

Nos Meliponini (gênero *Melipona*), abelhas existentes somente na América Tropical, não há células especiais para a criação de rainhas. Estudos quanto ao padrão de determinação de castas desenvolvidos principalmente por Kerr (1948) evidenciam que as rainhas, machos e operárias eclodem a partir de células do mesmo tamanho. Sendo a determinação de castas genética, há constantemente rainhas virgens sendo criadas, eclodindo e outras sendo eliminadas da colônia.

Independente do tipo de célula que origina as rainhas virgens, rotas semelhantes existem, entre os meliponíneos conhecidos até então, para a sua permanência na colônia. O balanço entre as condições ambientais e as internas da colônia, a fase do ciclo da colônia e o estado fisiológico das rainhas determinarão o destino da rainha virgem: ser morta, aprisionada, substituir eventualmente a rainha da colônia ou sair acompanhada por um enxame.

Rainhas virgens podem eclodir muito atrativas, isto é, eliminando feromônios voláteis, evidenciados a partir do grande afluxo de operárias ao seu redor: *Plebeia spp.*, *Frieseomelita*. As operárias param então as suas tarefas rotineiras e muitas seguem pela colméia esta rainha virgem, até que ela seja acuada em um canto qualquer da colônia, onde poderá ou não ser morta pelas operárias. Moure et al (1958) verificaram que rainhas atrativas são confinadas em câmaras de cerume, onde permaneceriam presas como rainhas de reserva. Juliani (1962, 1967) mencionou a presença destas câmaras em várias espécies de meliponíneos. Observações posteriores (Imperatriz-Fonseca et al, 1975) indicaram que este comportamento de reclusão poderia ser iniciado pela própria rainha, que ali manteria o seu território. A mudança do conceito de prisão para cela de reclusão é importante, e denota o domínio que a rainha virgem teria sobre este território, vencida a primeira resistência das operárias à sua permanência na colônia.

Em *Schwarziana quadripunctata*, verifiquei que a maior parte das rainhas que eclodia era eliminada da colônia logo após a eclosão; poucas foram mantidas em celas de aprisionamento. É possível que as celas existam somente quando não há rainhas virgens para eclodir, ou que sejam destinadas a rainhas especiais.

Há espécies em que as rainhas virgens, entretanto, eclodem sem apresentar atratividade, podendo permanecer na região do favo novo sem serem molestadas pelas operárias. Em *Paratrigona subnuda* assim que surge a atratividade, a rainha procura potes vazios de alimento onde se esconde, fechando-se dentro deles. O tempo de permanência nestes potes varia, de alguns minutos a algumas horas. O pote não é propriedade da rainha virgem que o ocupa, pois o mesmo pote pode, no mesmo dia, servir de abrigo sucessivamente a várias rainhas virgens. No seu interior, a rainha virgem reativa suas glândulas produtoras de feromônios, pois uma vez que sai do pote procura trofalaxis com as operárias, que passam a fazer-lhe a corte. Completa-se a fase de maturação das rainhas virgens, que significa a aceitação gradual na colônia. Há um aumento de contactos físicos entre as rainhas virgens e as operárias, onde há atuação feromonal. A fase final destes contactos, a que chamo de estabelecimento da rainha virgem, é caracterizada por abdomen inflado, onde as glândulas abdominais são expostas e muitas vezes lambidas pelas

operárias, e constantes trofalaxis são observadas. Nesta fase vai ser decidido finalmente o destino da rainha virgem na sua colônia.

Outras soluções foram encontradas pelos meliponíneos para manter vivas as rainhas virgens (por exemplo, operárias em volta da rainha virgem, formando um anel de proteção durante todos os seus deslocamentos pela colônia, como Terada (1974) observou em *Leurotrigona muelleri* e *Celetrigona longicornis*, ou refúgios coletivos de rainhas virgens, como Kleinert-Giovannini e Imperatriz-Fonseca (1988) observaram em *Melipona marginata*). Uma relação entre território e dominância é clara neste processo: a rainha dominante permanece a maior parte de seu tempo no favo que contém ovos e larvas, para onde a rainha virgem só se dirige ao completar a fase de maturação. O aumento do número de ovos de operária, nesta fase, teria um significado especial nesta intrincada rede de sinais: a oofagia, como sinal de dominância na colônia. Devemos nos lembrar de que as colônias dos meliponíneos são perenes, e as rainhas são substituídas de quando em quando na colônia. A rainha fisogástrica, à medida que perde a dominância na colônia, afasta-se do favo novo por períodos cada vez mais longos, encontrando-se muitas vezes escondida nas regiões dos potes. A taxa de postura da rainha não atrativa diminui muito. A rainha virgem atrativa permanece maiores períodos no favo novo.

Poucas vezes foi observado, nos meliponíneos, o processo de substituição natural de rainha. Silva (1972) verificou, em colônias de *Plebeia droryana*, que a rainha substituta era fecundada, iniciava as posturas convivendo com a antiga rainha, que ia gradualmente perdendo a sua dominância. Observei em *Plebeia remota* que uma rainha produtiva foi substituída por uma rainha jovem que iniciou as posturas no dia seguinte à substituição. Este sistema favorece a manutenção da colônia quando há poucas rainhas jovens disponíveis.

O processo de substituição propriamente dito inicia-se com o estímulo da rainha virgem, e é completado pela atuação das operárias. Assim, Simões (1974) observou operárias atacando a rainha fisogástrica em *Nannotrigona (Scaptotrigona) postica*, em *Plebeia remota* e *Frieseomellita silvestri* o ataque é iniciado pela rainha virgem, que é acompanhada nesta tarefa pelas operárias. Em *Paratrigona subnuda* o processo de substituição de rainha foi cuidadosamente observado (Imperatriz-Fonseca, 1975, 1978). Após o término da fase de estabelecimento a rainha virgem procura a rainha fecundada da colônia, depositando sobre o seu corpo gotas de secreção mandibular e de fezes, que são avidamente lambidas pelas operárias. A resposta da rainha fecundada a este ataque tão espetacularmente ritualizado vai depender de sua atratividade naquele instante: rainhas fisogástricas muito atra-

tivas não se pertubam com a atitude da rainha virgem, pois possivelmente eliminam maiores concentrações ou quantidades de feromônios, continuando suas atividades normais na região do favo; a rainha virgem será então morta pelas operárias. Quando as substâncias eliminadas pela rainha virgem contém maior teor de feromônios do que o da rainha fecundada, ocorrerá a substituição, seguindo-se à enorme corte de operárias que lambem a rainha um ataque em que as operárias matam a rainha.

CONCLUSÃO

Os ciclos perenes das colônias de abelhas sociais nos trópicos estimularam o desenvolvimento das estratégias de manutenção de dominância da rainha sob diversas pressões ecológicas. Os padrões observados nos Apidae aqui discutidos apresentam semelhanças e diferenças entre si, evidenciando a importância de estudos comparativos para a compreensão do fenômeno da dominância da rainha nas abelhas sociais.

REFERÊNCIAS

- AKAHIRA I.; SAKAGAMI, S.F. & ZUCCHI, R. 1970. Die Nähreier von den Arbeiterinnen einer stachellosen Biene, *Trigona (Scaptotrigona) postica*, die von der Königin kurz vor der eigenen Eiablage gefressen werden. *Zool. Anzeiger*, 185 (1-2): 85-93.
- BEGO, L.R. 1984. On the occurrence of giant males in *Nannotrigona (Scaptotrigona) postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 8: 11-16.
- BEIG, D. 1972. The production of males in queenright colonies of *Trigona (Scaptotrigona) postica*. *J. apic. Res.*, 11(1): 33-39.
- BUTLER, C.G. 1954. The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*Apis mellifera*) of the presence of its queen. *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 105: 11-19.
- CAMILLO-ATIQUE, C. 1974. *Variabilidade do comportamento de Melipona rufiventris rufiventris (Hymenoptera, Apoidea)*. Ribeirão Preto, USP, 147 p. Dissertação (Mestrado). Dept^o Genética e Matemática Aplicada à Biologia.
- FREE, J.B. 1955. The behaviour of egg-laying workers of bumblebees colonies. *British Journal of Animal Behavior*, 3: 147-153.
- GROOT, A.P. de & VOOGD, S. 1954. On the ovary development in queenless worker bees (*Apis mellifera* L.). *Experimentia*, 10: 384.

- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; OLIVEIRA, M.A.C. & IWAMA, S. 1975. Notas sobre o comportamento das rainhas virgens de *Plebeia (P.) remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). *Ciência e Cultura*, 27(6): 665-669.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1975. *Estudos bionômicos sobre a rainha virgem de Paratrigona subnuda* (Moure) (Hymenoptera, Apidae). São Paulo, USP p. Tese (Doutoramento). Dept^o Zoologia.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1978. Studies on *Paratrigona subnuda* (Moure) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). III - Queen supersedure. *Bolm Zool.*, 3: 153-160.
- JULIANI, L. 1962. O aprisionamento de rainhas virgens em colônias de Trigonini (Hymenoptera, Apoidea). *Bolm Univ. Paraná, Zool.*, Curitiba, 20: 1-11.
- JULIANI, L. 1967. A descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia juliani* Moure. *Revista Brasileira de Entomologia*, 12: 31-58.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1988. A existência de refúgios de rainhas virgens em colônias de *Melipona marginata* Lapeletier (Apidae, Meliponinae). *Ciência e Cultura*, São Paulo, 40 (Supl.): 654.
- MOURE, J.S. 1948. Estudos sobre o gênero *Melipona*. III. *Anais da Esc. Sup. Agric. Luiz de Queiroz* (Piracicaba, SP). Vol. 5: 181-294.
- MOURE, J.S.; NOGUEIRA-NETO, P. & KERR, W.E. 1958. Evolutionary problems among the Meliponinae. *Proc. 10th Int. Congr. Entomol.*, Montreal, 481-493.
- PAIN, J. 1954. Sur l'ectohormone des reines des abeilles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 239, 1869-1870.
- PAIN, J. 1961. Sur la phéromone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques. *Ann. Abeille*, 4: 73-153.
- PAIN, J. 1967. Le pouvoir d'attraction de la reine des abeilles. Film, CNRS.
- RÖSELER, P.F. 1970. Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris*. *Z. Naturforsch* 25b: 543-548.
- RÖSELER, P.F. 1975. *Die Kasten der sozialen Biene*. Steiner Verlag, Weisbaden.
- RÖSELER, P.F. 1977. Juvenile hormone control of oogenesis in bumblebees workers, *Bombus terrestris*. *Journal of Insect Physiology*, 23: 985-992.
- RÖSELER, P.F. & RÖSELER, I. 1977. Dominance in bumblebees. Proceedings of the Eighth International Congress of the International Union for the Study of Social Insect, pg. 232-235. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wagenigen, Holanda.
- SAKAGAMI, S.F.; ZUCCHI, R. & AKAHIRA, Y. 1963. Occurrence of ovary developed workers in queenright colonies of stingless bees. *Revista Brasileira de Biologia*, 23: 115-129.
- SAKAGAMI, S.F. & ZUCCHI, R. 1977. Evolution of social regulation in stingless bees colonies. In: Proceedings of VIIIth International Congress of IUSSI, Wagenigen, The Netherlands, pg. 236-237.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. Em: G.H. SCHMIDT (org.) *Social Insects*, Vol. III. Academic Press, New York, 361-423.
- SILVA, D.L.N. da, ZUCCHI, R. & KERR, W.E. 1972. Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Animal Behavior*, 20: 123-132.
- SIMÕES, D. 1974. *Estudos sobre regulação social em Nannotrigona (Scaptotrigona) postica* Latreille com especial referência a aspectos comportamentais. *Ribeirão Preto, USP*, 92p. Dissertação (Mestrado). Dept^o Genética.

- TERADA, Y. 1974. *Contribuição ao estudo da regulação social em Leurotrigona muelleri e Frieseomelitta varia* (Hymenoptera, Apidae). Ribeirão Preto, USP, 63 p. Dissertação (Mestrado). Dept^o Genética e Matemática Aplicada à Biologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto.
- VAN HONK, C.G.J.; VELTHUIS, H.H.W.; RÖSELER, P.F. & MALOTAUX, M.E. 1980. The mandibular glands of *Bombus terrestris* queens as a source of queen pheromone. *Ent. exp. & app.*, 28: 191-198.
- WILSON, O.E. 1971. *Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- ZUCCHI, R. 1973. *Aspectos bionômicos de Exomalopsis aureopilosa e Bombus atratus incluindo considerações sobre a evolução do comportamento social* (Hymenoptera, Apoidea). Ribeirão Preto, USP, 172 p. Tese (Doutoramento). F.F.C.L. Ribeirão Preto, USP.
- ZUCCHI, R. 1977. *Aspectos etológico-evolutivos da biomassa dos Meliponinae* (Hymenoptera, Apidae). Ribeirão Preto, USP. 204 p. Tese (Livre-Docência). Dept^o Biologia da F.F.C.L. Ribeirão Preto, USP.

INFLUÊNCIA DO CAMPO MAGNÉTICO TERRESTRE NO COMPORTAMENTO DE POMBOS CORREIO

4

*R. Ranvaud**

A ocorrência de migrações em vasta escala e as proezas demonstradas por várias espécies no retorno ao lar após um deslocamento de centenas ou até milhares de quilômetros, são fenômenos dos mais marcantes no estudo do comportamento animal (Gauthreaux, 1980). O esforço de muitos anos de grupos de pesquisadores no mundo inteiro não forneceu uma explicação detalhada e definitiva dos mecanismos de orientação e navegação envolvidos nestes comportamentos (Schmidt-Koenig, 1987). A hipótese de que o campo magnético da terra pudesse fornecer subsídios para a orientação de aves foi avançada há muito tempo por Viquier (1882). Mais recentemente Yeagley propôs uma teoria completa para navegação de pombos correio baseada numa malha de coordenadas fornecidas pelo efeito de Coriolis (uma consequência mecânica da rotação da Terra) e pelo campo geomagnético. As previsões desta teoria, porém, não foram confirmadas pelos experimentos executados para sua verificação (Yeagley, 1947, 1951).

Até os anos 70 havia muito ceticismo quanto à possibilidade de existirem mecanismos de orientação que envolvessem o campo geomagnético, devido principalmente a dois fatos, que permanecem válidos. Em primeiro lugar, não havia conhecimento de um processo sensorial para a detecção de um campo magnético e, em segundo lugar, não parecia possível demonstrar sensibilidade a campos magnéticos por métodos tradicionais de condicionamento usando estímulos magnéticos no laboratório (Kreithen e Keeton, 1974; Griffin, 1987). Por outro lado surgiu evidência experimental incontestável indicando, em outras circunstâncias, a

* Instituto de Ciências Biomédicas - USP.

relevância do campo geomagnético para a sobrevivência de organismos tão diferentes quanto bactérias (Blakemore, 1975), abelhas (Lindauer e Martin, 1972) e tubarões (Kalmijn, 1978). Ao mesmo tempo Keeton (1971) descobriu que os resultados inconclusivos geralmente obtidos em experimentos sobre a orientação de pombos correio, comparando o comportamento de controles ao de animais que transportavam um ímã colado ao dorso ou às asas, eram devidos à ausência de duas precauções significativas na execução dos experimentos e na interpretação dos dados até então obtidos. Ao passo que, com visibilidade do sol, os ímãs frequentemente não têm efeito estatisticamente discernível em pombos experientes, Keeton demonstrou que, com o céu completamente encoberto, a aplicação de ímãs afeta apreciavelmente os rumos iniciais tomados pelas aves. Keeton também demonstrou que pombos ingênuos são afetados pela aplicação de ímãs seja com o céu encoberto, seja quando há visibilidade do sol. Estes resultados abriram o caminho para inúmeras investigações que estabeleceram de forma bastante convincente um elo entre o campo geomagnético e a orientação de pombos correio.

Dando seqüência ao trabalho de Keeton, Walcott e Green (1974) procuraram caracterizar mais detalhadamente o efeito da aplicação de um campo magnético externo. Eles passaram uma corrente elétrica por bobinas instaladas uma como se fosse um chapéu e outra como colar em aves experientes, numa geometria próxima à de Helmholtz, para gerar um campo aproximadamente uniforme e vertical na região da cabeça. Dependendo da polaridade da bateria colada ao dorso dos pombos o campo magnético gerado era voltado para baixo, somando-se à componente vertical do campo geomagnético, ou para cima, invertendo então sua inclinação. Nos dois casos, na presença do sol, nenhum efeito marcante foi observado. Com o céu inteiramente encoberto os pombos, por outro lado, dividiram-se em dois grupos: aqueles com o campo aplicado para baixo orientam-se numa direção sem diferença estatisticamente significativa em relação aos controles; os outros, para os quais havia uma inversão na inclinação do campo, orientaram-se, na média, numa direção quase exatamente oposta aos controles. Este resultado foi confirmado alguns anos depois por Visalberghi e Alleva (1979) e se somou aos resultados obtidos por Wiltschko e Wiltschko (1972) em estudos de laboratório de passeriformes migratórios, que também indicavam a inclinação do campo geomagnético (e não sua polaridade ou componente horizontal), como sendo o parâmetro de maior importância para a orientação das aves.

Com base em seus resultados Wiltschko e Wiltschko postularam que o campo geomagnético fornece os elementos de uma bússola, sendo possível para a ave determinar de alguma maneira a direção no plano horizontal que forma o menor ângulo com o campo geomagnético, sendo esta direção o norte, em relação ao qual

seria possível determinar o rumo a ser tomado. Esta determinação do norte independe da polaridade do campo geomagnético representa uma referência que pode substituir o sol quando este estiver invisível por causa das condições atmosféricas. Quando houvesse visibilidade do sol, este forneceria informação suficiente e prioritária para a orientação dos pombos (Keeton, 1971).

Para finalizar esta Introdução é importante salientar que muito trabalho tem sido feito para demonstrar teoricamente a viabilidade biológica de detecção, por uma ave, do campo geomagnético. Em alguns casos foram propostas modificações nos sentidos "ordinários", como por exemplo a visão; Leask (1977) teorizou que o campo magnético terrestre pode causar diferenças nas populações de estados excitados de moléculas como a rodopsina em diferentes partes da retina. Tendo a retina uma forma curva, sua interseção com o campo geomagnético se faz com ângulos diferentes em diferentes pontos do campo visual. Isto poderia causar, segundo Leask, uma anisotropia na percepção de luz. Em outros casos (por exemplo Kirschvink e Gould (1981)) mecanismos sensoriais teóricos totalmente novos foram propostos, sobretudo explorando as possibilidades abertas pela recente descoberta da síntese de substâncias magnéticas por organismos biológicos (Lowenstam, 1962; Blakemore, 1975; Lins de Barros, Esquivel, Danon e de Oliveira, 1981).

EXPERIMENTOS NO BRASIL

No contexto do estudo da função do campo geomagnético na orientação de pombos correio a região do litoral do Ceará é de especial interesse pela combinação de dois fatores. Em primeiro lugar, o campo geomagnético é horizontal numa faixa de algumas dezenas de quilômetros de largura correspondente ao equador magnético. Frente à importância da inclinação do campo geomagnético para a orientação dos pombos, demonstrada pelos autores citados na Introdução, a região do equador magnético deveria apresentar especiais dificuldades para a orientação dos animais. Em segundo lugar, em duas épocas do ano, o sol culmina muito próximo ao zênite* inutilizando portanto, nestas condições, o azimute do sol** como direção de referência.

* O zênite, para um determinado observador, é o ponto no céu obtido extrapolando para cima a direção da vertical que passa por aquele observador.

** O azimute do sol é o ângulo entre a direção norte e a direção do ponto no horizonte que se encontra diretamente embaixo do sol.

Aproveitando destas características da região, foram organizadas entre 1982 e 1986 quatro campanhas de pesquisa para observar a orientação inicial de pombos oriundos de Fortaleza quando liberados em Camocim (Fig. 1). Os animais foram divididos, em 1982, em três grupos: o primeiro e o terceiro grupos foram soltos de manhã e à tarde respectivamente, com o sol longe do zênite e, portanto, com a possibilidade de uso da conhecida "bússola solar" (SchmidtKoenig, 1975). O segundo grupo foi solto aproximadamente ao meio-dia, quando o sol se encontrava a uma distância de no máximo 5° do zênite. Os pombos foram soltos individualmente e o rumo de cada um foi anotado aos 30, 60 e 90 segundos depois de serem liberados e também ao sumir do alcance de binóculos 7x50, a uma distância de um a dois quilômetros. Estes rumos foram submetidos a uma análise vetorial e interpretados em termos de estatística circular pelos métodos descritos em Batschelet (1981). Mais de mil pombos de idade e experiência variadas foram utilizados neste trabalho.

Segundo a noção de "bússola magnética" (Wiltschko, 1972) os pombos soltos ao meio-dia, sem auxílio da "bússola solar" e num campo magnético ambiental perfeitamente horizontal, deveriam ter escolhido rumos aleatórios. O que foi observado, porém, foi que estes pombos mostravam uma forte preferência por rumos próximos ao norte magnético (Ranvaud, Schmidt-Koenig, Kiepenheuer e Gasparotto, 1983) com um significativo desvio à esquerda (65 graus, teste de Watson-Williams $p < 0.01$) em relação aos outros dois grupos, considerados como controles nesta primeira experiência. Em 1983, 1984 e 1986 esta mesma diferença entre o grupo do meio-dia e os outros dois foi sistematicamente confirmada (Fig. 2a).

Há explicação para o inesperado comportamento dos pombos liberados ao meio-dia? Kiepenheuer (1984), num estudo das rotas seguidas por várias espécies de aves migratórias, postulou que o campo geomagnético tem uma função diferente da bússola de Wiltschko. Pelo menos em trechos de seus percursos, Kiepenheuer demonstrou que aves migratórias seguem rotas denominadas magnetoclínicas, para as quais a inclinação da projeção do campo magnético ambiental no plano perpendicular à direção de vôo é mantida constante. Este fato interessante é particularmente significativo no contexto dos resultados descritos acima, porque toda rota magnetoclínica atravessa o equador magnético numa direção perpendicular ao mesmo, o que corresponde ao comportamento dos pombos soltos ao meio-dia.

A diferença mais marcante entre a bússola de Wiltschko e o mecanismo magnetoclínico de Kiepenheuer é que a primeira fornece um referencial — a direção

do norte magnético – em relação ao qual é possível escolher um dado rumo, por exemplo a leste; o segundo, por outro lado, fornece diretamente a direção a ser seguida. No caso da bússola, é necessário ter outras informações, além do norte, para orientar o vôo; é necessário, no caso hipotético considerado acima, saber que o pombal está ao leste do lugar de soltura. Esta informação adicional seria contida num “mapa” que os pombos supostamente seriam capazes de construir extrapolando informações ambientais recolhidas na região do pombal (Kramer, 1953; Papi, 1975). No caso magnetoclínico, a direção do vôo é inteiramente determinada pela inclinação local do campo geomagnético, variando de um ponto para outro do percurso seguido pela ave conforme a evolução do campo. Poderiam os pombos, sem o recurso da “bússola solar”, ser guiados por um mecanismo magnetoclínico que os levasse inicialmente a escolher um rumo norte ou sul? Não foi possível, até o momento, estabelecer se esta especulação tem fundamento, mas para verificar se a tendência ao norte magnético se apoia de alguma forma em estímulos magnéticos ambientais, em 1983, 1984 e 1986, ímãs foram aplicados a uma parte dos pombos pesquisados. Os resultados obtidos (Fig. 2b) mostram que esta manipulação afetou os rumos dos pombos, aumentando visivelmente o espalhamento. Aplicando o teste de Watson U^2 (Batschelet, 1981) para os dois grupos liberados ao meio-dia, rejeita-se a hipótese de que os dois grupos pertençam a uma mesma população ($U^2 = 0.2015$, $p = 0.04$). O mesmo teste aplicado aos grupos liberados de manhã e à tarde, porém, não permite excluir a hipótese de que eles sejam amostragens de uma mesma população ($U = 0.1297$, $p = 0.17$).

Infere-se que há participação de estímulos geomagnéticos no processo de orientação nas condições experimentais descritas. A importância de informações geomagnéticas é maior no caso de não haver disponibilidade da “bússola solar”, sendo o aumento no espalhamento dos rumos estatisticamente significativo ($p < 5\%$) somente neste caso. O campo geomagnético, na região do equador não é base para uma bússola do tipo postulado por Wiltschko, mas sim para algum outro mecanismo, possivelmente associado às rotas magnetoclínicas de Kiepenheuer. O mecanismo de orientação de origem magnética não é o único utilizado pelos pombos, ou pelo menos não é completamente destruído pela aplicação dos ímãs, porque, apesar do maior espalhamento dos rumos observados, as direções médias dos experimentais e dos controles são quase idênticas. O efeito dos ímãs se restringe às primeiras etapas do processo de orientação; a taxa de retorno dos pombos com ímãs é praticamente idêntica à taxa de retorno dos controles.

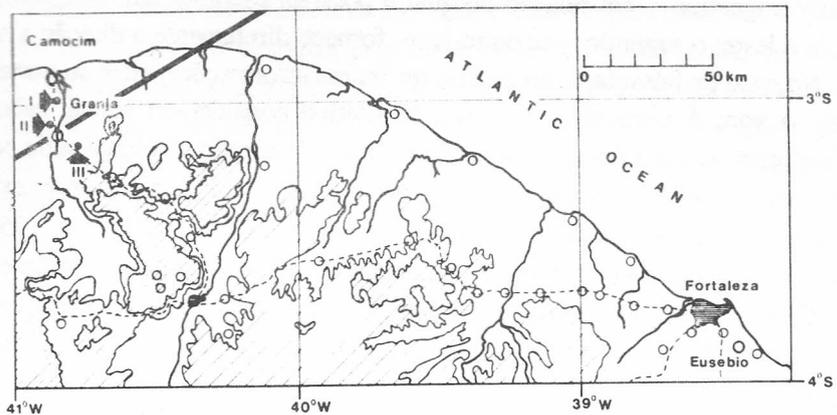


Figura 1 – Região de campanhas de pesquisa de orientação de pombos -correio no equador magnético. A linha espessa no canto superior esquerdo representa o equador magnético, onde o campo geomagnético é horizontal. Os pombos, oriundos de Fortaleza e Eusebio, foram transportados até Camocim (aproximadamente 300 km em linha reta), e liberados em três locais diferentes, indicados por números romanos.

DISCUSSÃO E PERSPECTIVAS

Não existe um modelo satisfatório e universal da função do campo geomagnético na orientação e navegação dos pombos correio ou de aves migratórias.

Segundo alguns pesquisadores (Gould, 1980; Lednor 1982; Walcott, 1986), os pombos podem ser sensíveis à “topografia” magnética ambiental, registrando diferenças locais no valor absoluto, na inclinação e possivelmente em outros parâmetros geomagnéticos. Esta inferência se baseia, em grande parte, na observação de alterações na orientação inicial, frequentemente aleatória, de pombos liberados em regiões de anomalias geomagnéticas. Mais uma vez, porém, não há uma demonstração experimental definitiva do fenômeno, nem existe um modelo teórico detalhado de qualquer mecanismo envolvido.

Existem na literatura outros relatos empíricos de efeitos de manipulações envolvendo campos magnéticos na orientação de pombos correio. Kiepenheuer (1978), Benvenuti, Baldaccini e Ioalé (1982), entre outros, observaram anomalias nos rumos tomados por pombos transportados até o local da solta em condições magnéticas ambientais alteradas. Kiepenheuer, Ranvaud e Maret (1986) observaram um forte desvio, em relação a controles, nos rumos de pombos submetidos imediatamente antes dos transportes até o local da solta, a campos magnéticos duzentas mil vezes mais intensos do que o campo terrestre.

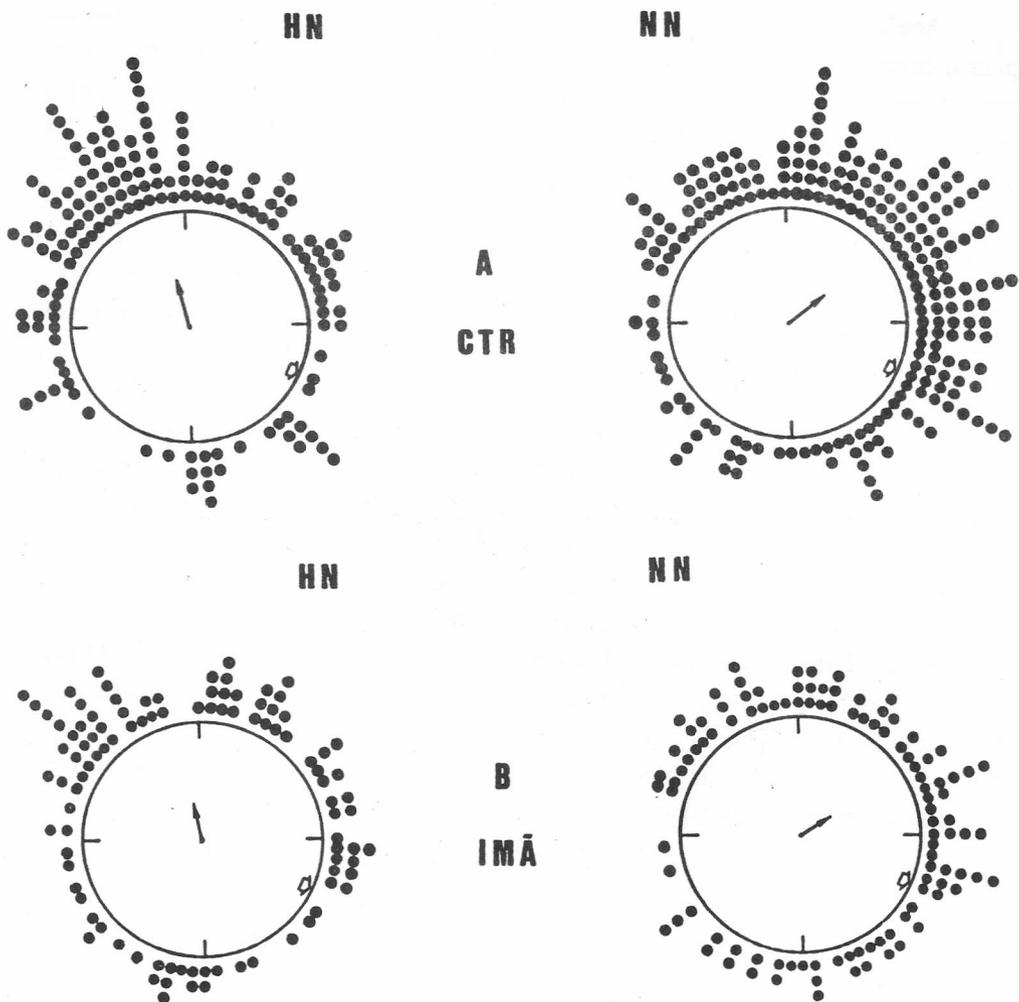


Figura 2 – Diagramas circulares dos rumos de sumida observados para pombos liberados de manhã e à tarde (NN) e ao meio-dia (HN), quando o sol se encontrava a menos de 5° do zênite. a) Controles. b) Pombos experimentais, com um ímã colado ao dorso ou à cabeça. Uma análise vetorial revela os seguintes valores para os parâmetros de orientação (n = número de pombos; α = direção média; a = módulo do vetor médio):

2a) NN	n = 216,	$\alpha = 51^\circ$,	a = 0.388
HN	n = 152,	$\alpha = 347^\circ$,	a = 0.418
2b) NN	n = 107,	$\alpha = 59^\circ$,	a = 0.242
HN	n = 100,	$\alpha = 349^\circ$,	a = 0.253

Em cada diagrama o Norte magnético aponta para cima. A seta em 115° indica a direção de Fortaleza.

Aceitando a evidência experimental da relevância do campo geomagnético para a orientação de pombos correio, a dificuldade em se condicionar estas aves com estímulos magnéticos no laboratório requer alguma explicação. É de se supor que deveria ser possível projetar condições experimentais no laboratório suficientemente próximas às condições naturais em que pombos se orientam, para que alterações magnéticas controladas causem alguma modificação no comportamento dessas aves. Bookman (1977) especulou ser necessário que os pombos se movimentem ou se desloquem livremente no campo magnético para serem sensíveis a ele. Apesar de numerosas tentativas não publicadas, até o momento foi impossível reproduzir os resultados de Bookman, e a questão permanece aberta (Griffin, 1987).

Provavelmente avanços na compreensão da função do campo geomagnético na orientação e navegação de pombos e outros animais depende de um avanço na compreensão dos mecanismos fisiológicos de detecção de campos magnéticos. Resultados pioneiros de estudos neurofisiológicos em pombos (Semm, 1986), indicando uma sensibilidade de células no núcleo da raiz óptica basal e outras estruturas a estímulos magnéticos, estão sendo verificados por outros pesquisadores (Gasparotto, Britto, Ranvaud e Mascarenhas, 1987). Esta linha de trabalho representa um caminho muito promissor para a caracterização do acoplamento de campos magnéticos ao sistema nervoso central, visando estabelecer mais firmemente a função e a importância do campo geomagnético na orientação e talvez em outros aspectos do repertório comportamental de pombos correio.

AGRADECIMENTOS

Os resultados obtidos no Brasil, aqui apresentados, são o fruto de uma cooperação entre o INPE, a USP (Prof. L.R.G. Britto e D.C. Gasparotto), e a Universidade de Tuebingen (Prof. K. Schmidt-Koenig, J. Kiepenheuer e J. Ganzhorn) financiada em parte por um projeto bilateral CNPq/KFA, Processo n° 1.11.10.003-82, e em parte pela FAPESP (processos n° 86/2319-5, 86/1663-4, 82/0803-6) e em parte pelo FSB 307 (Alemanha). Este trabalho não teria sido possível sem a amizade e o apoio do Dr. Maurílio Abreu de Oliveira, Presidente da Associação Cearense de Columbofilia.

REFERÊNCIAS

- BATSCHULET, E. 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, London.
- BENVENUTI, S.; BALDACCINI, N.E.; IOALÉ, P. 1982. Pigeon homing: effect of altered magnetic field during displacement on initial orientation. Em: PAPI e H.G. WAL-LRAFF (orgs.) "Avion Navigation". Springer-Verlag, Berline.
- BLAKEMORE, R.P. 1975. Magnetotactic bacteria. *Science*, 190: 377-379.
- BOOKMAN, M.A. 1977. Sensitivity of the homing pigeon to an earth strength magnetic field. *Nature* 267: 340-342.
- GASPAROTTO, O.C.; BRITO, L.R.G.; RANVAUD, R.; MASCARENHAS, S. 1987. Detecção de campos magnéticos por pombos correio. Estudos eletrofisiológicos. *Anais do XXII Congresso Brasileiro de Fisiologia*, Rio de Janeiro.
- GOULD, J.L. 1980. The case for magnetic sensitivity in birds and bees (Such as it is). *American Scientist*, 68: 256-267.
- GAUTHREAU, S.A. Jr. 1980. *Animal migration, orientation and navigation*. Academic Press, New York.
- GRIFFIN, D.R. 1987. Foreword to papers on magnetic sensitivity in birds. *Animal Learning and Behavior* 15: 108-109.
- KALMIJN, A.D.J. 1978. Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. Em: K. SCHMIDT-KOENIG e W.T. KEETON (orgs.) *Animal Migration, Navigation and Homing*. Springer-Verlag, Berlin.
- KEETON, W.T. 1971. "Magnets interfere with pigeon homing" *Proceeding of National Academy of Sciences*, 68: 102-106.
- KIEPENHEUER, J. 1978. Inversion of the magnetic field during transport: its influence on the homing behaviour of pigeons. Ver referência Kalmijn 1978.
- KIEPENHEUER, J. 1984. The magnetic compass mechanism of birds and its possible association with the shifting course direction of migrants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 81-89.
- KIEPENHEUER, J.; RANVAUD, R.; MARET, G. 1986. The effect of ultrahigh fields on the initial orientation of homing pigeons. Em: G. MARET, J. KIEPENHEUER e N. BOCCARA (orgs.) *Biophysical effects of steady magnetic field*. Springer-Verlag, Berlin.
- KIRSCHUNK, J.L.; GOULD, J.L. 1981. Biogenic magnetic as a basis for magnetic field detection in animals. *BioSystems*, 13: 181-201.
- KRAMER, G. 1953. Wird die Sonnehöhe bei der Heimfinde orientierung verwertet? *Journal of Ornithology*, 94: 201-219.
- KREITHEN, M.L.; KEETON, W.T. 1979. Attempts to condition homing pigeons to magnetic stimuli *Journal Comparative Physiology*, 91: 355-362
- LEASK, M.J.M. 1977. A physicochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons. *Nature*, 267:144-145.
- LEDNOR, A.J. 1982. Magnetic navigation in homing pigeons: possibilities and problems. Ver referência BENVENUTI et al. (1978).
- LINDAUER, M.; MARTIN, H. 1972. Magnetic effects on dancing bees. Em: S.R. GALLER, K. SCHMIDT-KOENIG, G.J. JACOBS e R.E. BELLEVILLE (orgs.) *Animal Orientation and Navigation*. NASA SP-262.
- LINS DE BARROS, H.G.P.; ESQUÍVEL, D.M.S.; DANON, J.; DE OLIVEIRA, L.P.H. 1981. Magnetotactic Algae. *Notas de Física CBPF-NF 048/81*.

- LOWENSTAM 1962. *Bulletin of the Geological Society of America*, 73: 435-438.
- PAPI, F. 1975. La navigazione dei colombi viaggiatori. *Le Scienze*, 8: 66-75.
- RANVAUD, R.; SCHMIDT-KOENIG, K.; KIEPENHEUERS, J.; GASPAROTTO, O.C. 1983. Initial orientation of homing pigeons at the magnetic equator, with and without sun compass. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 77-79.
- SCHMIDT-KOENIG, K. 1975. *Migration and homing in animals*. Springer-Verlag, Berlin.
- SCHMIDT-KOENIG, K. 1987. Bird navigation: has olfactory orientation solved the problem? *The Quarterly Review of Biology*, 62: 31-47.
- SEMM, P.; DEMAINE, C. 1986. Effects of earth-strength magnetic stimuli on the pineal gland and central nervous neurons. A short review. Ver referència Kiepenheuer et al. (1986).
- VIGUIER, C. 1882. Le sens d'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Revue de Philosophie*, 14: 1-36.
- VISALBERGHI, R.; ALLEVA, E. 1979. Magnetic influences on pigeon homing. *Biological Bulletin*, 156: 246-256.
- WALCOOT, C.; GREEN, R.P. 1974. Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. *Science*, 184: 180-182.
- WALCOTT, C. 1986. A review of magnetic effects on homing pigeon orientation. Ver referència Kiepenheuer et al. (1986).
- WILTSCHKO, W.; WILTSCHKO, R. 1972. The magnetic compass of European robins. *Science*, 176: 62-64.
- YEAGLEY, H.L. 1947. A preliminary study of a physical basis of bird migration. *Journal Applied Physics*, 18: 1035-1063.
- YEAGLEY, H.L. 1951. A preliminary study of a physical basis of birds navigation II. *Journal Applied Physics*, 22: 746-760.

*Gilberto Fernando Xavier**

Muitas espécies de vertebrados aprendem a se deslocar eficientemente no ambiente onde vivem, parecendo conhecer a localização de suas “casas”, assim como a geografia dos arredores. Esta aprendizagem constitui elemento fundamental para a sobrevivência dessas espécies.

O estudo da aprendizagem espacial em condições naturais é, via de regra, difícil pois a possibilidade de controle dos estímulos que atingem o animal é praticamente impossível; assim, a maioria dos estudos sobre a memória espacial vem sendo desenvolvida em labirintos, em condições controladas de laboratório.

APRENDIZAGEM DE LABIRINTOS

As primeiras investigações sobre aprendizagem de labirintos foram motivadas primariamente pelo interesse na forma como estes hábitos eram adquiridos e mantidos. Estes estudos trouxeram informações importantes sobre as bases subjacentes às habilidades espaciais de ratos.

Os resultados iniciais de aprendizagem de labirintos eram interpretados pelos behavioristas como uma cadeia de respostas guiadas proprioceptivamente, isto é, como uma seqüência de reações estímulo-resposta (S-R) que levava, AUTOMATICAMENTE, ao alvo onde se encontrava o alimento (Small, 1901; Watson,

* Departamento de Fisiologia Geral, Instituto de Biociência, USP.

1907) (1). Em outras palavras, sugeria-se que um animal aprendia a percorrer um labirinto, movendo-se de uma caixa inicial para uma final, de acordo com uma sequência fixa de movimentos.

Entretanto, rapidamente surgiram dúvidas quanto a estas interpretações assim como quanto ao seu poder explanatório.

A primeira delas surgiu dos experimentos do próprio Watson (1907). Ele mostrou que a rotação do labirinto com relação ao ambiente prejudicava profundamente o desempenho dos animais, o que sugeria que as pistas externas ao labirinto eram importantes para o desempenho dos animais. Watson (1907), entretanto, não especificou como estas manipulações promoviam uma tão poderosa influência sobre o comportamento.

Posteriormente, Tolman, Ritchie e Kalish (1946), utilizando-se do labirinto radial (Figura 1), treinaram ratos a correr de A até G, seguindo a via BCDEF (Figura 1A). Após o treinamento, apresentou-se a versão do labirinto representada na Figura 1B, e permitiu-se que os animais escolhessem entre os vários braços do labirinto. Verificou-se que o maior número de escolhas recaía sobre o braço do labirinto que apontava diretamente para o objetivo, ou seja, o animal utilizava-se de outro trajeto assim como de outro comportamento (em termos de sequência de movimentos), com relação aos originais, de modo a atingir o mesmo local do espaço.

Hebb (1949) treinou ratos a correrem em direção a um comedouro localizado numa das bordas de uma mesa localizada em uma sala com estímulos evidentes. Depois que os animais estavam suficientemente treinados, a mesa, juntamente com o comedouro, era virada de 90 graus, ou seja, o bordo da mesa que continha o comedouro não mais correspondia aos mesmos estímulos da sala. Ao serem colocados sobre a mesa os ratos correram para a posição do comedouro que correspondia aos estímulos da sala, e não com relação aos estímulos da própria mesa, isto é, com relação à sua localização espacial.

Uma outra abordagem indicativa da fragilidade das explicações S-R para a aprendizagem de labirintos foi feita por Lashley (1929). Este autor treinou ratos a correrem em um labirinto. Quando os animais aprenderam a tarefa, grandes lesões foram feitas em seu cerebelo. Não obstante a grande anormalidade no padrão locomotor dos animais lesados, nenhum prejuízo de desempenho do comportamento foi observado. Estes resultados sugerem que o desempenho da tarefa aprendida não depende de um padrão de atividade motora adquirida.

Embora a aprendizagem de labirintos não dependa essencialmente de um padrão de atividade motora, isto não significa que os animais não sejam capazes de se utilizar de aprendizagem de respostas para desempenhar convenientemente uma tarefa num labirinto. Por exemplo, ratos podem ser treinados num labirinto

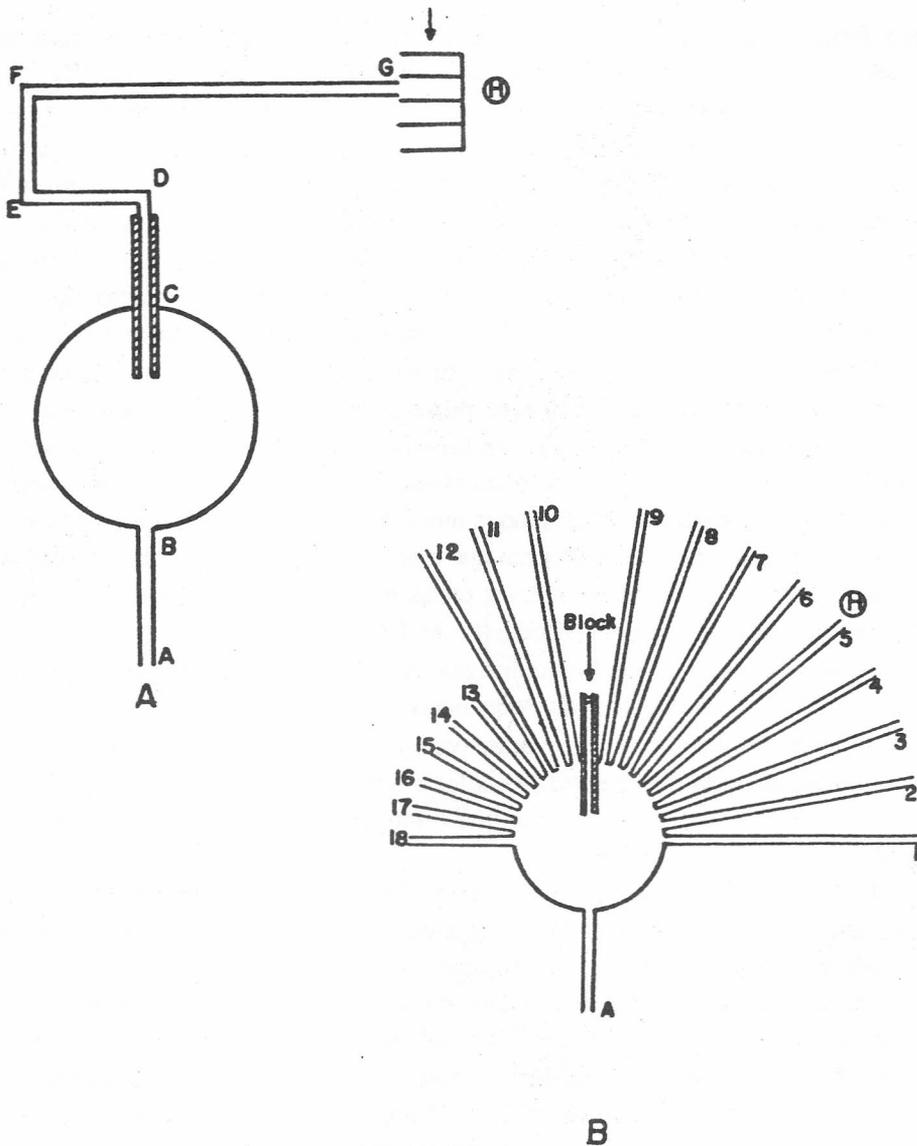


Figura 1 - A) Representação do aparelho utilizado por Tolman e col. (1946) no treinamento inicial dos ratos. Na posição H ficava uma lâmpada de 5 W orientada na direção do corredor F-G. B) Representação do aparelho utilizado por Tolman e col. (1946) no teste de escolha de direção dos ratos previamente treinados no aparelho representado na figura 1A. A saída do corredor C foi bloqueada. (adaptado de Tolman e col.) (1946).

com a forma de uma cruz (Figura 2) a correrem sempre para o ponto "B" para receberem alimento, independentemente de terem saído de "A", "C" ou "D", ou seja, irem sempre para o mesmo local do espaço, independentemente dos movimentos envolvidos (por exemplo, virar para a direita quando sai de "A", para a esquerda quando sai de "C", ou seguir diretamente quando sai de "D"). Por outro lado, também podem ser treinados a saírem do ponto "A" para receberem alimento no ponto "B", ou correrem de "B" para "C", ou de "C" para "D", ou ainda, de "D" para "A"; neste caso o local em que o animal recebe alimento em cada sessão de treino é sempre diferente, mas a resposta que ele deve fazer é sempre a mesma, isto é, virar para a direita). Além disso, se um labirinto é disposto de modo que ratos possam aprender utilizando pistas espaciais (isto é, ir sempre para um mesmo local independentemente de isto envolver viradas para a direita ou para a esquerda ou a aproximação de uma pista específica), ou uma seqüência de respostas (isto é, virar para determinados lados numa determinada seqüência), a primeira situação é aprendida mais prontamente que a segunda se houver pistas externas ao labirinto evidentes. Todavia, se houver pistas evidentes, a aprendizagem de respostas ocorre mais rapidamente (Blodgett e McCutchan, 1948).

Assim, concluiu-se que aprendizagem de labirintos pode envolver aprendizagem espacial, aprendizagem de seqüências de respostas, ou ambas; a importância relativa de cada uma deve variar com a disponibilidade de pistas e com o estágio de treinamento dos animais (Kendler e Gasser, 1948).

Resultados como estes sugerem que o rato possui algum tipo de sistema de orientação espacial ou direcional.

Tolman (1932) propôs que ratos podem formar "mapas cognitivos" do ambiente, isto é, constructos neurais que representariam os objetos e suas relações num dado ambiente. De acordo com Tolman, os animais adquirem o conhecimento de "o que leva a que", ou a probabilidade de um dado estímulo ser seguido de um outro estímulo. Estes mapas seriam essenciais para a habilidade de responder ao ambiente (ou ao labirinto) flexivelmente, pois o animal poderia utilizar diferentes respostas para atingir um dado objetivo. Está implícita nesta concepção que o rato não aprende sobre o espaço através da associação de movimentos, mas que suas habilidades de orientação espacial embasam-se na construção de mapas que representam as relações espaciais entre os vários objetos do ambiente experimentado.

O comportamento de ratos no labirinto radial de oito braços (Figura 3), descrito por Olton e Samuelson (1976), parece constituir-se numa clara manifestação dessa capacidade. O labirinto consiste de uma plataforma central, a partir da qual saem oito braços. Um rato privado de alimento é colocado na plataforma central

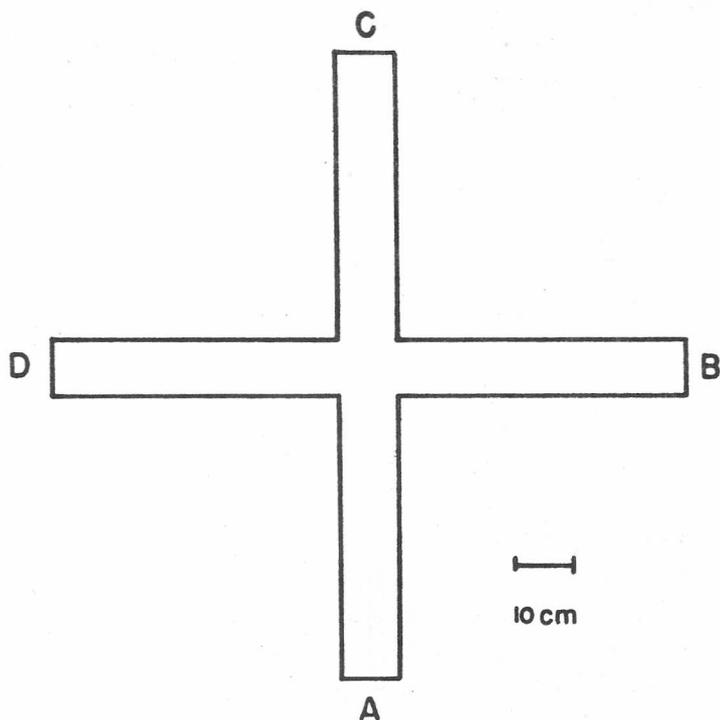


Figura 2 – Representação do labirinto em cruz utilizado em experimentos sobre aprendizagem espacial e de respostas (veja explicação no texto).

do labirinto e pode escolher livremente entre os braços; no final de cada um deles há alimento, ali colocado no início de cada sessão. O animal pode escolher entre os braços do labirinto até encontrar e consumir todo o alimento. A melhor estratégia para um animal é escolher um braço apenas uma vez, não repetindo a escolha do mesmo, de modo a obter todo o alimento colocado nos oito braços do labirinto com um número mínimo de escolhas. Ademais, a retenção do animal na plataforma central quando do seu retorno a ela para uma nova escolha não produz aumento na quantidade de erros cometidos. O aumento na quantidade de braços de oito para dezessete, não prejudica o desempenho na tarefa.

O desempenho dos animais neste labirinto, implica, que eles têm a habilidade de utilizar mapas cognitivos, através dos quais, em certo sentido, “pensam” sobre o problema, avaliam as alternativas comportamentais ou formulam um “pla-

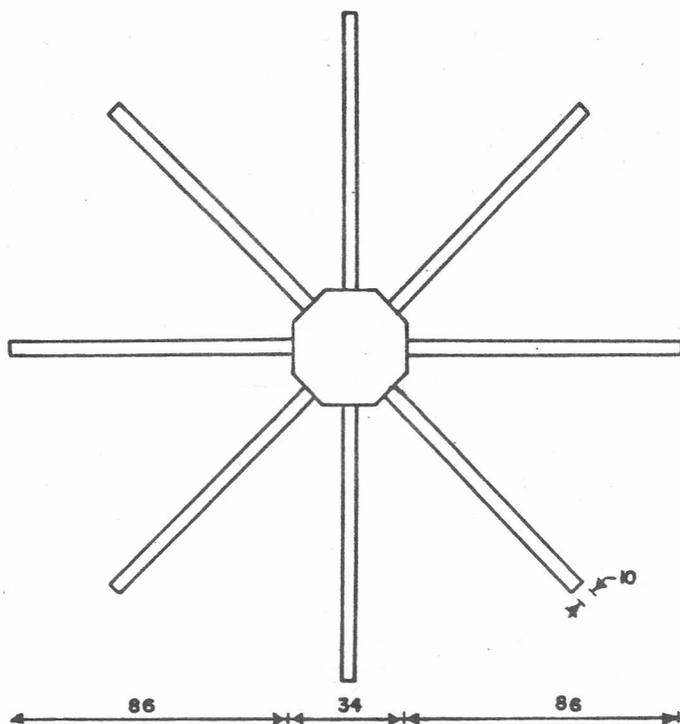


Figura 3 – Representação do labirinto radial de oito braços, visto de cima, com as dimensões apresentadas em centímetros (adaptado de Olton, 1978).

no” de escolhas (Olton, 1978). O rato deve resolver o problema do labirinto pelo mapeamento de seu comportamento prévio, e então, deve referir-se (e modificar-
atualizar) este mapa, para fazer as últimas escolhas comportamentais, de modo a não visitar o mesmo braço do labirinto duas vezes.

Estes experimentos sugerem que os animais possuem um sistema de memória para locais e que este sistema possui uma alta capacidade de informação, pode ser modificado com uma única experiência, e pode ser utilizado de modo flexível e eficiente de maneira que a informação possa ser evocada em ordem diferente da que foi armazenada.

O'Keefe e Nadel (1978) sugeriram a existência de um sistema de memória para locais que independe de existência de objetos, mas serve como estrutura para relacionar os objetos; admitem ser necessária a concepção de um "espaço unitário", ou seja, da noção Kantiana de espaço absoluto, onde os objetos situam-se com relação a locais de uma "estrutura absoluta" e somente indiretamente, através desta estrutura, com os objetos. Esta mesma estrutura não seria adquirida através da experiência: ela deve estar disponível logo após o nascimento para o processo de localização, identificação e organização coerente da experiência.

Um tal sistema requereria algum tipo de elaborada organização pré-ordenada de funcionamento, que, além de identificar e estabelecer a relação entre os diversos objetos de um ambiente, seria capaz de lidar com informações sobre o movimento do organismo, de modo a manter a relação entre os diferentes itens constantes do "mapa". Tudo isso, apesar do deslocamento do animal e conseqüente alteração das relações perceptuais com relação ao ambiente.

Numa perspectiva evolucionária, seria um sistema de memória dedicado e especializado como pré-adaptação para a orientação espacial. O programa para manipular, reorganizar e assessorar estes elementos, pode-se imaginar, envolveria a programação de outras habilidades cognitivas. Assim, a aprendizagem espacial poderia ser vista como um sistema bem integrado de sub-rotinas especializadas, baseadas num pequeno número de estratégias gerais que foram "organizadas" como apropriadas para cada contexto e para cada espécie.

Nesta linha de raciocínio O'Keefe e Nadel (1978) sugeriram que deve ser possível estabelecer correlatos neurais da percepção do espaço unitário. Eles sugeriram que um grupo de estruturas nervosas – componentes da Formação Hipocampal – seria a sede do sistema de mapeamento cognitivo como aliás ficou expresso no título de seu livro "O hipocampo como um mapa cognitivo", publicado em 1978.

Segundo Gould (1986), os animais poderiam utilizar-se das informações representadas na mapa cognitivo para

"... avaliar possibilidades comportamentais internamente, como se "quadros" neurais dos objetos pudessem ser manipulados mentalmente e as conseqüências potenciais imaginadas" (p. 188).

Evidentemente, esta abordagem levanta a embaraçosa questão da existência ou não de consciência em animais, como aliás foi apontado por Griffin (1981).

De qualquer maneira, o papel adaptativo de mapas para animais que se deslocam por curtas ou longas distâncias é óbvia. Entretanto, uma questão se nos apresenta: como os animais adquirem informações para construir o mapa cognitivo?

O COMPORTAMENTO EXPLORATÓRIO E O MAPEAMENTO COGNITIVO

O comportamento exploratório, *sensu lato*, refere-se a todas as atividades relacionadas com a obtenção de informações sobre o ambiente; ele tipicamente aparece em situações onde ocorrem mudanças na estimulação, estando associado com novidades; caracteriza-se por um amplo repertório de respostas que ocorrem num dado período de tempo e que levam o animal a expor suas superfícies sensoriais à fonte da mudança aumentando, como consequência, a recepção de estímulos (Archer e Birke, 1983).

À medida que objetos e lugares de um ambiente novo são sucessivamente investigados, a probabilidade e o padrão de exploração mudam, resultando, em geral, num declínio dessa atividade.

A abordagem genética usual, e que é assumida por todas as abordagens cognitivas, é que as fontes de espontaneidade no comportamento exploratório são exclusivamente endógenas. Entretanto, Teitlebaum e colaboradores (1980) sugeriram que muito do que inicia alguns subcomponentes da ação de exploração, pode, de fato, ser de origem exógena. Golani (1982) também parece atribuir uma grande importância à estimulação externa, quando advoga que muitos dos componentes de uma ação aparentemente "voluntária" podem ser reflexamente eliciados. No entanto, admitir que o comportamento exploratório decorre da ativação de subsistemas de motivação por elementos exógenos, gera dificuldades para explicar por que a probabilidade do comportamento exploratório muda em função da exploração prévia; a explicação torna-se mais fácil admitindo-se que exploração ocorre devido à novidade.

Por exemplo, Krechevsky (1937) treinou ratos num labirinto no qual os animais tinham de escolher entre dois caminhos, sendo que ambos levavam ao alimento. A sequência de viradas em um destes variou a cada corrida ao passo que a do outro caminho permaneceu constante. Os animais escolheram o primeiro caminho mais frequentemente que o segundo. Os dados sugerem que é primariamente a novidade per si que aumenta a exploração (Schneider e Gross, 1965).

Portanto, parece que é através da inspeção, manipulação ou movimentos de locomoção no ambiente, que constituem a exploração, que informações são adquiridas, processadas e algum tipo de representação do ambiente é alcançada, ou seja, ocorre a aprendizagem.

Se quisermos analisar o comportamento exploratório em termos motivacionais finalistas e compará-lo com outros sistemas motivacionais, devemos considerar que ele envolve a eliminação de uma discrepância entre uma representação interna da situação familiar e as consequências centrais de perceber uma situação nova. Diferentemente do que acontece com outros sistemas motivacionais, onde o animal deve atuar no sentido de eliminar uma discrepância entre a situação presente e algum "nível ótimo" pré-estabelecido (por exemplo, o nível de glicose no sangue) através de determinadas ações (por exemplo, comportamento de comer), aqui a eliminação da discrepância é uma consequência não da mudança de estímulos que o animal percebe, mas da mudança e/ou aquisição do "modelo neural" para aquela situação de modo que ela se iguale à estimulação externa.

Um ponto de vista semelhante foi apresentado por Hinde (1972):

"... o comportamento exploratório é eliciado por estímulos novos e termina quando estes estímulos deixam de ser novos como resultado de certas alterações centrais." (p. 601)

Este parece ser o ponto de partida para a sugestão de O'Keefe e Nadel (1978) sobre o comportamento exploratório e sua relação com o mapeamento cognitivo (ou espacial): um item ou lugar é novo para o animal se ele não está representado no seu mapa cognitivo. Há dois aspectos logicamente separáveis nesta argumentação: (1) que a representação do ambiente é espacial, e, (2) que a novidade depende do contexto. Assim, para O'Keefe e Nadel (1978), uma situação é nova - na primeira exposição - se existe qualquer diferença detectada pelo sistema de mapeamento espacial. Esta diferença pode surgir de grandes modificações do ambiente, de mudanças mais sutis, como a introdução de objetos novos, ou pela movimentação de objetos familiares para lugares novos.

Diversos experimentos apóiam a idéia de que a familiaridade é específica ao contexto.

Cowan (1976) mostrou que ratos selvagens evitam temporariamente um comedouro familiar se este for colocado em um novo local de um labirinto em forma de cruz; evitam também um novo comedouro em uma posição familiar. Wilz e Bolton

(1971) mostraram que a atividade geral e a aproximação de objetos específicos são aumentadas quando o arranjo espacial de objetos familiares num ambiente familiar está alterado. O nível de atividades após o rearranjo é tão alto quanto durante a exploração inicial do, então, ambiente não familiar.

Estes experimentos mostram que mudanças na localização espacial de estímulos familiares pode aumentar a exploração a eles. Uma vez que é a diferença entre a situação de estimulação presente e a representação espacial da situação que é crítica, não há necessidade de pistas novas para identificar o local modificado do espaço; a simples alteração na localização de pistas familiares já gera atividade exploratória.

Salles (1984), em experimentos simples e elegantes, demonstrou claramente que a introdução de estímulos novos numa situação familiar e que a apresentação de um estímulo familiar num novo local de um ambiente também familiar, produzem comportamento exploratório. Ele treinou ratos a correrem num corredor reto, que interliga duas caixas, para obter alimento (Figura 4). Depois que os animais atingiram um nível assintótico de desempenho, isto é, percorreram o corredor no tempo mínimo possível, estímulos novos foram introduzidos em determinadas partes das paredes do corredor. Esta estimulação nova na situação levou a uma interferência no desempenho da tarefa principal, isto é, os animais apresentaram maiores tempos de corrida. Ades e Macedo (1975) sugeriram que esse aumento no tempo de corrida decorre do aparecimento de resposta exploratórias. Concordantemente, Ades e Rodrigues (1975) descreveram que os animais param exatamente no local de apresentação do estímulo novo e exibem respostas exploratórias como cheirar, levantar-se nas patas posteriores e movimentos do tronco. Com as apresentações sucessivas deste estímulo, os animais voltaram a apresentar um desempenho a nível assintótico na tarefa de correr, mesmo nas corridas em que o mesmo é apresentado, isto é, ocorreu um processo de habituação. Entretanto, mudanças no mesmo local de apresentação do mesmo estímulo, sem qualquer mudança no próprio estímulo, ou na situação, eliciaram, novamente, a atividade exploratória (Salles, 1984).

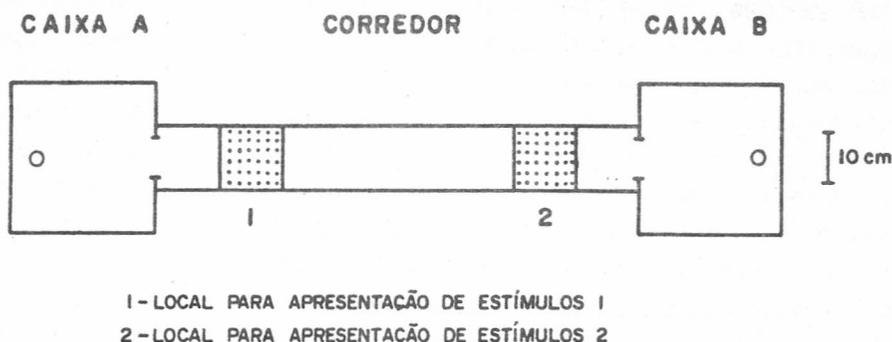


Figura 4 - Representação do aparelho utilizado nos experimentos de Salles (1984) e Xavier (1985). (veja explicações no texto).

HIPOCAMPO, COMPORTAMENTO EXPLORATÓRIO E APRENDIZAGEM ESPACIAL

O'Keefe e Nadel (1978) atribuem importância capital ao comportamento exploratório para a formação e atualização de mapas cognitivos, que estariam localizados no hipocampo. Segundo eles, a detecção de diferenças entre a representação neural do ambiente e a estimulação presente dar-se-ia através de unidades (células nervosas) localizadas no hipocampo, que disparariam quando o ambiente, ou parte dele, é modificado. Esta atividade nervosa sinalizaria a diferença e informaria aos circuitos motores do tronco cerebral, que por sua vez, ativariam os comportamentos de exploração. Como resultante teríamos a investigação do ambiente e a detecção da novidade particularmente com relação à representação espacial do ambiente e, conseqüentemente, a atualização do mapa.

Xavier (1985) estudou a relação entre o hipocampo, o comportamento exploratório e a aprendizagem espacial, através da observação da reação de ratos lesados no hipocampo dorsal, na situação comportamental descrita por Salles (1984) (veja acima). Estes ratos foram comparados com controles também operados, mas

que não sofreram a lesão no hipocampo. Os resultados podem ser resumidos como se segue: (1) a curva de aprendizagem da tarefa de correr entre os dois compartimentos, através de um corredor reto do grupo com lesão hipocampal não diferiu significativamente da do controle; (2) a introdução de um estímulo novo (cartões pretos) nas paredes do corredor resultou num efeito de interferência no comportamento tanto nos animais lesados como nos controles, ou seja, ambos os grupos exploraram igualmente o novo estímulo apresentado; (3) sucessivas apresentações do mesmo estímulo levaram a um progresso de habituação em ambos os grupos; a taxa de habituação foi idêntica entre os grupos; (4) a apresentação do mesmo estímulo num outro local do corredor levou ao reaparecimento da atividade exploratória nos animais controle mas não nos animais com lesão no hipocampo dorsal, isto é, estes últimos não reagiram à alteração espacial; (5) após a habituação à apresentação do estímulo no novo local, ou a introdução de um estímulo visual diferente (cartões xadrez) levou a um reaparecimento da atividade exploratória tanto nos animais lesados como nos controles.

Estes resultados indicam que os animais com lesões no hipocampo dorsal não perdem a habilidade para responderem a novos estímulos; a deficiência destes animais parece relacionar-se com o contexto espacial da apresentação dos estímulos.

CONCLUSÃO

O estudo da aprendizagem de labirintos tem trazido rápidos avanços no nosso entendimento sobre as habilidades espaciais de ratos.

Estes animais parecem ser capazes de formar mapas cognitivos do ambiente que os rodeia, através do comportamento exploratório, e utilizar-se destes mapas para orientar-se e deslocar-se de forma flexível nesse ambiente.

O hipocampo parece constituir uma parte importante do substrato neural relacionado à orientação espacial; seu envolvimento com a atividade exploratória, entretanto, parece duvidoso.

REFERÊNCIAS

- ADES, C. e MACEDO, L., 1975. A exploração olfativa no rato: influência no desempenho de uma resposta aprendida. *Ciência e Cultura*, 27: 62-67.
- ADES, C. e RODRIGUES, M.A.C., 1975. Effect of previous exposure on response decrement induced by an olfactory stimulus. *Psychological Reports*, 37: 271-277.
- ARCHER, J., e BIRKE, L., 1983. *Exploration in animals and humans*. Van Nostrand Reinhold (UK) Co. Ltd, Berkshire.
- BLODEGT, H.C., e McCUTCHAN, K., 1948. Relative strenght of place and response learning in the T maze. *Journal of Comparative and Physiological Physiology*, 41: 17-24.
- COWAN, P., 1976. The new object reaction of *Rattus rattus*: the relative importance of various cues. *Behavioral Biology*, 16: 31-44.
- GOLANI, I., 1982. The search for invariants in motor behavior. Em: K. IMMELMAN, L. PETRINOVITCH e G.M. BARLOW (orgs.) *Issues in Behavioural Development*.
- GOULD, J.L., 1986. *The biology of learning*. *Annual Review of Psychology*, 37: 163-192.
- GRIFFIN, D.R., 1981. *The question of animal awareness*. Rockefeller Unversity Press, New York.
- HEBB, D.O., 1949 *The organization of behavior*. Wiley, New York.
- HINDE, R.A., 1972. (*Animal behavior*. MacGraw-Hill, London.
- KENDLER, H.H., e GASSER, W.P., 1948. Variables in spatial learning: I. Number of reinforcements during training. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 41: 178-187.
- KRECHEVSKY, I., 1937. Brain mechanisms and variability I. II and III. *Journal of Comparative Psychology*, 23: 121-138, 139-164, 351-364.
- LASHLEY, K.S., 1929. *Brain mechanisms and intelligence*. University of Chicago Press, Chicago.
- O'KEEFE, J., e NADEL L., 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press, Oxford.
- OLTON, D.S., 1978. Characteristics of spatial memory. Em: S.H. HULSE, H. FOWLER e W.K. HONING, (orgs.) *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, New Jersey.
- OLTON, D.S., e SAMUELSON, R.J., 1976. Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2: 97-116.
- SALLES, J.B., 1984. *Habituação de respostas exploratórias: Generalização intermodal e efeitos de contexto*. Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- SCHNEIDER, G.E., e GROSS, C.G., 1965. Curiosity in the hamster. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 59: 150-152.
- SMALL, W.S., 1901. Experimental study of the mental processes of the rat. *American Journal of Psychology*, 12: 206-239.
- TEITLEBAUM, P., SCHALLERT, T., DE RYCK, M., WHISHAW, I.Q. e GOLANI, I., 1980. Motor subsystems in motivated behavior. Em: R.F. THOMPSON, L.H. HICKS e V.B. SHVYRKOV (orgs.) *Neural mechanisms of goal directed behavior and learning*. Academic Press, New York.
- TOLMAN, E.C., 1932. *Purposive behavior in animals and man*. Century, New York.
- TOLMAN, E.C., 1948. Cognitive maps in rats and man. *Psychological Review*, 55, 189-208.

- TOLMAN, E.C., RITCHIE, B.F., E. KALISH, D., 1946, Studies in spatial learning. I. Orientation and the short-cut. *Journal of Experimental Psychology*, 36: 13-24.
- WATSON, J.B., 1907. Kinaesthetic and organic sensations: their role in the reactions of the white rat. *Psychological Review Monographs*, 8: 1-100.
- WILZ, K.J. e BOLTON, R.L., 1971. Exploratory behavior in response to the spatial rearrangement of familiar stimuli. *Psychonomic Science*, 24: 117-118.
- XAVIER, G.F., 1982. A aprendizagem da esquiva. I. Aspectos históricos. *Ciência e Cultura*, 34: 1143-1453.
- XAVIER, G.F., 1985. *Atividade exploratória em ratos com lesões no hipocampo dorsal e com secção do fórnix. Implicações para as teorias sobre a função hipocampal*. Tese de Doutorado apresentada à Escola Paulista de Medicina.

COMPORTAMENTO NO HABITAT NATURAL COMO FATOR LIMITANTE DE CRIAÇÃO E MANEJO DE CAPIVARAS

6

*Cleber J. R. Alho, Ph. D.**

O repertório de padrões de comportamento de um animal não consiste somente num conjunto predeterminado de respostas a situações ambientais e sociais específicas. A habilidade de alterar o comportamento através de aprendizado e experiência, diante de situações modificadas (como no caso de sistemas de criação e manejo) exibindo novos padrões de comportamento, é um aspecto do comportamento animal relevante para a sobrevivência e a reprodução.

As espécies silvestres estão normalmente muito bem ajustadas a seus habitats naturais. Uma longa história de pressão ambiental levou essas espécies à adaptação evolutiva, e grande parte do ajustamento se faz através de mecanismos do comportamento ecológico. Um desses mecanismos é a estratégia reprodutiva. A palavra estratégia indica ser o comportamento reprodutivo parte de um objetivo a ser alcançado pela espécie. O objetivo reprodutivo, quando examinado à luz do comportamento ecológico, se distancia muito da idéia simplista de "perpetuação da espécie" através da reprodução.

A estratégia reprodutiva nem sempre é cooperativa, buscando a "perpetuação da espécie". Entre os indivíduos, há manifestação de comportamento agressivo com intensa competição. O material genético de um indivíduo que não é bem sucedido em reproduzir-se se perde e as falhas sucessivas na reprodução por indivíduos que portam esses mesmos genes, levarão eventualmente ao desaparecimento das características expressas por esses genes na população. Por outro lado,

* Departamento de Orientação e Apoio à Programação de Pesquisa. EMBRAPA, Brasília, DF.

genes que aumentam o sucesso reprodutivo dos indivíduos portadores, serão propagados através de gerações sucessivas, até que todos os membros da população sejam portadores da característica. Esse é o mecanismo da seleção natural.

Em seus habitats naturais, os animais embrenham-se em atividades diárias, em seus espaços domiciliares, buscando energia e alimentos essenciais às suas vidas. Esses recursos são obtidos através de esforço. Há dois tipos de esforços: um somático, outro reprodutivo. Esforço somático é aquele que mantém a taxa de sobrevivência, o crescimento e o desenvolvimento do animal. Esforço reprodutivo é aquele investido pelo animal em sua atividade reprodutiva. Contudo, em comportamento ecológico, o entendimento do esforço reprodutivo é mais amplo: o cortejamento e acesso à fêmea, o comportamento parental ou maternal e, em alguns casos, o cuidado de crias de parentes, através de comportamento altruísta dele fazem parte. É por isso que se fala também de investimento reprodutivo: o animal investe tempo, energia e recurso na produção de suas crias que carregam seus genes.

Entre diversas espécies de mamíferos, como as capivaras, os machos competem mais que as fêmeas para a formação do par. Aliás em ecologia comportamental, a fêmea, por essa razão, é considerada um recurso ecológico do macho. A razão de porque os machos competem mais intensivamente que as fêmeas é mais facilmente entendida quando se considera o custo da reprodução para cada sexo. Em muitos mamíferos o custo energético da fertilização é mínimo, e a copulação requer não mais que poucos minutos. Em contraste, a reprodução custa à fêmea muitas semanas ou meses em gestação, em cuidados maternos e em alimento de suas crias. A fêmea aloca maior proporção de seu esforço reprodutivo em cada ninhada do que o macho. É por isso que alguns biólogos preferem trocar o termo "esforço reprodutivo" por "investimento parental", para definir o processo ou a ação por um dos pais que faz aumentar o valor reprodutivo da progênie, mas reduz a sua própria capacidade de investir no futuro, dentro do contexto da idéia de seleção natural. Os machos são capazes de ter mais progênies do que as que as fêmeas podem conceber e cuidar. Assim, o sucesso reprodutivo do macho é normalmente limitado pelo número de fêmeas reprodutivas às quais tem acesso. Os machos bem sucedidos monopolizam um grande número de fêmeas reprodutivamente ativas e esse resultado ocorre através de intensa manifestação do comportamento agressivo e competição ecológica. A interação agressiva é freqüente e sua vantagem seletiva é alta. Diversos estudos conduzidos com mamíferos têm mostrado que o sucesso reprodutivo dos machos está estreitamente relacionado à habilidade de luta à capacidade de suplantar outros machos: isso depende do tamanho do corpo, expressão de padrões de comportamento agressivo, capacidade de marcar território, etc.

A diferença mais importante entre o esforço reprodutivo de ambos os sexos é a quantidade de esforço que cada um dedica ao investimento parental. Enquanto os machos geralmente fazem menor investimento parental que as fêmeas, isso não significa necessariamente que eles manifestem menor esforço reprodutivo em geral. O cuidado parental é apenas um componente do esforço reprodutivo. Em termos de acasalamento, os machos geralmente dispendem um esforço maior do que as fêmeas. Essa competição impõe ao macho uma poderosa pressão seletiva, que favorece em termos de propagação dos genes os que mais efetivam o esforço de acasalamento. São seus genes que serão propagados às próximas gerações, pela seleção sexual. O resultado dessa é que o macho exibe esforço considerável antes do acasalamento, através de manifestação de comportamento agonístico. O papel do macho é breve mas fundamental.

A CAPIVARA

A capivara, *Hydrochaeris hydrochaeris*, é o maior roedor conhecido. A família Hydrochaeridae inclui uma única espécie. A capivara é um herbívoro semi-aquático, cuja distribuição ocorre em quase toda a América do Sul, da Colômbia até à bacia do rio Uruguai, no norte da Argentina. São animais sociais, mas também podem ser encontrados machos solitários. Forrageiam geralmente nas últimas horas da manhã e no fim da tarde, até a noite. Há variação sazonal quanto ao número de indivíduos dentro do grupo, o que ocorre também em decorrência do tipo de habitat. Há, no Pantanal, altas densidades de populações de capivaras. Os grupos apresentam padrões sociais rígidos. Um macho dominante, por exemplo, através de interações agressivas com outros machos, pode conquistar prioridade no acesso às fêmeas do grupo, por ocasião do acasalamento. A dinâmica social é notável, uma vez que machos jovens são definitivamente expulsos do grupo social pelos machos dominantes.

A capivara é um animal da América tropical. A localidade típica de ocorrência da espécie é no Rio São Francisco, na fronteira entre os estados de Alagoas e Sergipe. O peso varia de 3 a 60 quilos no animal adulto, embora alguns indivíduos possam alcançar 80 kg. O comprimento total do corpo pode variar de 1 metro até 1,35 m. Os dedos do pé são interligados, como adaptação ao nado. Os sexos nos animais adultos são distinguidos pela presença da glândula supranasal no macho. As fêmeas têm 6 pares de mamas ventrais. A fórmula dentária é a dos roedores caviomorfos, isto é incisivos 1/1, caninos 0/0, pré-molares 1/1, molares 3/3, num total de 20 dentes. As genitálias em ambos os sexos são escondidas por um

saco anal. O macho não tem um escroto diferenciado. Ambos os sexos atingem a maturidade sexual com cerca de 20 kg, com idade em torno de 15-18 meses.

No Pantanal, as capivaras reproduzem-se o ano todo, mas há um pico de reprodução no final da estação chuvosa em março-abril e outro no pico da estação seca em julho-agosto.

O período de gestação é em torno de 150 dias. O ciclo estral é espontâneo e dura cerca de 7 dias. A média de cria por parição é 4. Muitas pessoas pensam que uma capivara pode ser mãe de 8, 10 ou até mais filhotes, porque é comum verem-se no campo as crias agrupadas, sendo cuidadas por uma só capivara. Muitas vezes esses filhotes mamam numa só fêmea. Esse comportamento de creche, peculiar entre alguns mamíferos, é também observado nas capivaras. Cada filhote nasce com cerca de 1,5 kg, de olhos abertos, esperto, e, além de mamar, pode imediatamente começar a pastar. As crias podem mamar até a idade de 3,5 meses e a cada dia de idade a amamentação é uma pequena parcela complementar de sua dieta herbívora. As capivaras são herbívoros muito seletivos nos itens de plantas que consomem e, por causa dos incisivos que têm, são capazes de cortar as forrageiras rente ao chão.

Na estação de cheia, no Pantanal, alimentam-se de folhas de bromélias (plantas com folhas com espinhos, como o abacaxi). Com extrema habilidade, cortam com os incisivos somente a parte central da longa folha, deixando de cada lado as fileiras de espinhos. O comportamento do forrageamento seletivo, a alta capacidade de fermentação no grande ceco do animal, tornam a capivara uma espécie com alta eficiência alimentar.

As capivaras constituem interesse tradicional de caça no Brasil. Na Amazônia, onde habitam as várzeas e os vales de rios e igarapés, são caçadas pelo homem ribeirinho, acostumado a comer basicamente peixe, quando sua carne representa uma preciosidade. No Nordeste e nos vales de rios do Brasil central, as capivaras são hoje raríssimas, bem como no sul, onde os gaúchos apreciam sua carne. É ainda no Pantanal que se encontram capivaras em boas condições ecológicas em seus habitats naturais.

Nesses habitats naturais, há rígida estrutura social onde os machos competem mais intensivamente do que as fêmeas, particularmente considerando-se o esforço dispendido na reprodução por membros de cada sexo. As fêmeas dispendem maior proporção de seu tempo e esforço reprodutivo nos cuidados às crias. Enquanto as fêmeas se revezam cuidando dos filhotes de diferentes idades, provavelmente filhos de irmãs, no mesmo grupo social, os machos competem intensamente entre si pelo acesso ao acasalamento. O sucesso reprodutivo do macho é geralmente limitado ao número de fêmeas reprodutivas a que tem acesso, dentro do

grupo social. Daí decorre um grupo social com estrutura de dominância e onde é maior o número de fêmeas e filhotes.

O habitat típico de capivara é composto de três componentes: a água, o campo de pastagem e o capão de mata. Os grupos sociais de capivaras variam de 2 a 25 ($\bar{x} = 5,68$; $N = 456$). Cada grupo ocupa um espaço domiciliar variando de 33,67 a 196,04 hectares ($\bar{x} = N = 545$). A densidade bruta para a área total de estudo é de 0,07 capivaras por hectare. Cada grupo social ocupa uma área principal de atividade dentro do espaço domiciliar, variando de 2,97 a 52,80 hectares ($\bar{x} = 9,36$; $N = 456$). A reprodução ocorre o ano inteiro e animais jovens de idades diferentes são observados durante todo o ano. Os grupos sociais exibem variações em tamanho, menores em janeiro-abril ($\bar{x} = 4,61$; $N = 260$) e maiores em maio-dezembro ($\bar{x} = 6,14$; $N = 664$). Durante a cheia, os grupos se subdividem e ficam confinados. Nesse período do ano, as capivaras mudam suas dietas, como resultado da mudança sazonal de disponibilidade de alimentos. As variações sazonais no tamanho dos grupos são comuns. Cerca de 8% dos animais são solitários ou satélites.

POTENCIAL BIOLÓGICO E INTERESSE EM CRIAÇÃO E MANEJO

Há crescente interesse em criação extensiva e intensiva de capivaras, face ao potencial biológico da espécie.

Antes de tudo, deve-se ressaltar que a capivara é um herbívoro, um consumidor primário. Capivaras criadas somente com capim elefante (*Pennisetum purpureum*) apresentam ganho de peso de 38 a 41 gramas por dia, enquanto que animais alimentados com pastos mais ração concentrada tiveram ganho de peso de 89 a 127 gramas por dia. Capivaras de ambos os sexos, com um peso inicial de 11 quilos, não mostraram diferenças significativas no ganho do peso para os dois sexos: 90,3 gramas por dia para machos e 85,2 gramas por dia para fêmeas, quando alimentadas com 70% de capim elefante e 30% de ração concentrada (contendo 14% de proteína crua). Esse estudo conduzido por Parra, Escobar e Gonzáles-Jiménez (1978) na Venezuela abrangia animais com peso inicial de 11 até 25 quilos. Os dados indicam que nessas condições ótimas de criação intensiva, as capivaras podem alcançar o peso de mercado de 35 kg com a idade de 10 meses.

As capivaras têm alta capacidade reprodutiva, com cerca de dois partos por ano, em condições de confinamento. A média de cria por parto é de 4. Os filhotes são precoces, nascendo com os olhos abertos, muito ativos, capazes de se alimentarem de dieta herbívora horas após o nascimento.



Figura 1 – (Em cima) Posto de observação do comportamento social instalado no campo para estudo de estrutura social de capivaras. (Embaixo) Animal sub-adulto, marcado com etiqueta plástica na orelha.

Em condições de criação extensiva, pode-se observar densidade de até 2 animais por hectare. Em criação em áreas semi-naturais ou semi-extensivas, essa densidade pode chegar a 5 capivaras por hectare, o que dá respectivamente uma biomassa média de 60 e 150 kg/hectare. Considerando que o gado de corte do Pantanal fornece, em média, 8 kg carne/ano/hectare, o rendimento da capivara é potencialmente superior.

FATORES LIMITANTES COMPORTAMENTO AGRESSIVO E ESTRUTURA SOCIAL

Sendo a capivara um animal silvestre com baixo grau de domesticação, são rígidas suas estruturas de interação. Os níveis sociais são criados por padrões de agressividade e uma hierarquia logo se estabelece. É crucial que os animais interajam para o estabelecimento de uma estrutura social estável em cada baía de criação. Esse aspecto da interação social é particularmente importante entre os adultos. Em cada baía é importante manter somente um macho adulto a fim de evitar luta aberta entre os animais. Mesmo entre as fêmeas é importante manter o grupo estável, evitando-se introduzir animais estranhos ao grupo social. As fêmeas prenhes são isoladas para parir e ficam por cerca de dois meses em pequenas áreas isoladas; quando voltam, são geralmente bem aceitas pelo seu grupo original. Igualmente, os filhotes introduzidos em um sistema de creche junto com outros animais jovens, são logo adotados e facilmente são aceitos nesse grupo. Contudo, assim que atingem 25 kg ou cerca de 10 meses devem ser, aos poucos, separados, pois com a maturidade sexual chega a agressividade. O macho está constantemente em vigilância no confinamento e, constantemente marca, com auxílio da glândula supranasal, o seu território, esfregando o nariz em diversos substratos como estacas, postes, cerca, comedouro, cochos, parede, plantas, etc.

As capivaras na natureza ou em cativeiro emitem voz de alarme quando, por exemplo, alguém delas se aproxima. É uma espécie de latido ou urro, primeiro emitido pelo macho. Em sistema de criação, quer extensivo, quer intensivo, é necessário considerar a estrutura social e o sistema de dominância como componentes do comportamento que influenciam no potencial reprodutivo e na tensão social do indivíduo. Em situação de intensa interação agonística, diminui a coesão social, a interação difícil entre os indivíduos estranhos entre si cria dificuldades nos seguintes níveis: agressividade e luta aberta, com morte ou ferimentos; inibição da reprodução, devido à tensão agressiva; absorção de feto, entre as poucas fêmeas que logram copular; infanticídio, principalmente praticado pelo macho ou mesmo

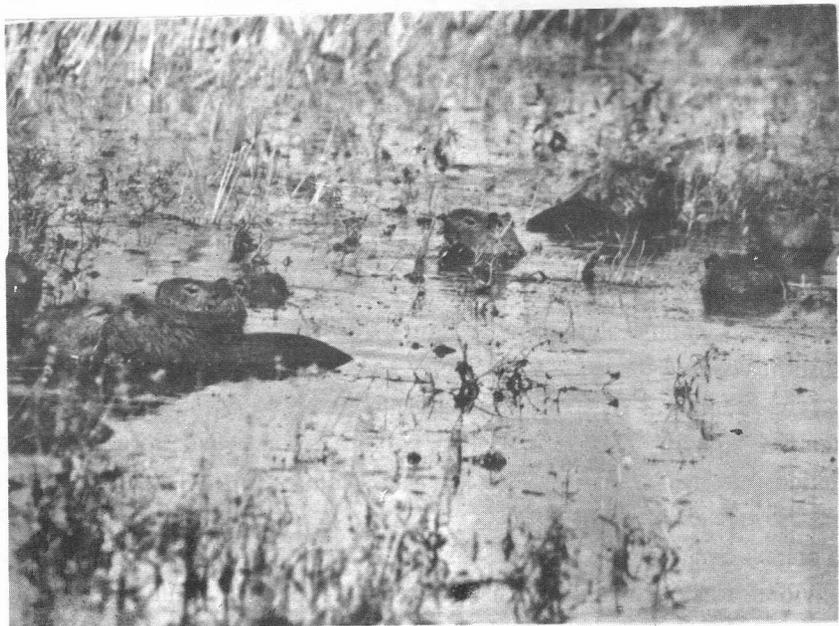
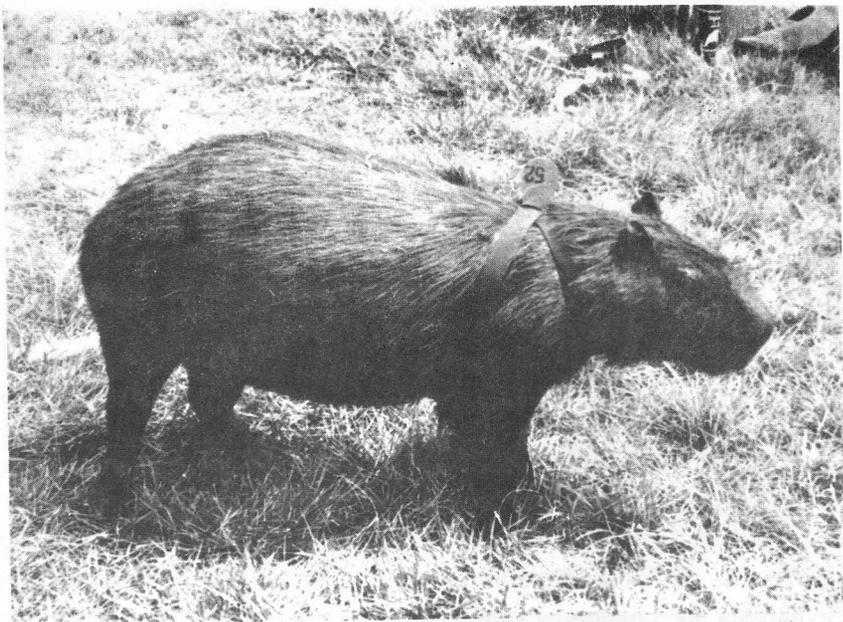


Figura 2 – (Em cima) Fêmea adulta, prenha, marcada com colar numerado. (Embaixo) Um grupo social na água em ambiente natural.

por fêmeas, logo após o parto. Também a tensão social com intensa manifestação de posturas agressivas propicia a maior incidência de doenças entre os animais.

Em sistema de criação, a estrutura social deve ser cuidadosamente manejada. Em situação extensiva, a densidade deve ser aumentada, propiciando aos grupos sociais melhores condições de vida, como suplemento alimentar e construção de poças d'água em abundância. Em sistema de criação intensiva, os grupos reprodutores devem ter um macho e cerca de cinco fêmeas, sendo que as fêmeas, prestes a parir devem ser isoladas desse grupo. Os filhotes devem constituir grupos isolados só de filhotes logo após o desmame, com cerca de quatro semanas de idade.

OBSERVAÇÕES CONCLUSIVAS

A estrutura social dos grupos de capivaras é oriunda de uma série de fatores ecológicos e essa organização social é manifestada através de mecanismos de comportamento. O comportamento reprodutivo constitui apenas mais uma razão pela qual as capivaras formam grupos sociais. O padrão da relação social e sexual que forma o contexto no qual as capivaras se reproduzem, depende do tipo de habitat, da disponibilidade de alimento, da densidade de animais, da época do ano, enfim, de uma constelação de fatores que compõem o sistema de acasalamento. Obviamente, esses padrões de comportamento, além de serem típicos da espécie, são altamente ajustados às condições ecológicas. Portanto, não podem ser transportados para situações artificiais sem manejo adequado.

Teoricamente, uma capivara fêmea seleciona o macho dominante do grupo social para acasalar, porque esse macho possui genótipo superior. Essa suposição é apoiada pela evidência de que o macho não desempenha nenhum papel nos cuidados dos filhotes. Considerando que as fêmeas do mesmo grupo social são parentes, muitas delas irmãs, e considerando ainda que a vida reprodutiva média da fêmea é curta, cada ninhada (ou creche) criada por essas fêmeas representa uma grande porção de seus potenciais reprodutivos, e uma forte seleção irá favorecer o padrão de comportamento que minimize a mortalidade das capivaras jovens.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C.J.R. 1986. Capivaras: uma vida em família. *Ciência Hoje*, 23: 64-68.
- ALHO, C.J.R. 1986. Manejo da fauna silvestre. Em: *Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-Econômicos do Pantanal*. Brasília, EMBRAPA.
- ALHO, C.J.R.; CAMPOS, Z.M.S. e GONÇALVES, H.C. Ecologia de Capivara *Hydrochoerus hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal. I - Habitats, Densidades e Tamanho de Grupo. *Revista Brasileira de Biologia*. No prelo.
- ALHO, C.J.R.; CAMPOS, Z.M.S. e GONÇALVES, H.C. Ecologia de Capivara *Hydrochoerus hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal. II - Atividade, Sazonalidade, Uso do Espaço e Manejo. *Revista Brasileira de Biologia*. No prelo.
- AZCÁRATE, T. 1980. Sociobiología y manejo del capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), Doñana. *Acta Vertebrata*, 7: 1-280.
- ESCOBAR, A. e GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, 1976. Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores de llanos inundable con referencia especial al chigüire. (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Agronomia tropical*, 26: 215-227.
- GONZÁLES-JIMÉNEZ, E. *Un ganado autóctono (estudio zootécnico y industrial del chigüire)*. Universidad Central de Venezuela, Instituto de Producción Animal, S.D., Miracay, Venezuela.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. *Digestive physiology and feeding of capybara (Hydrochoerus hydrochaeris)*. Universidad Central de Venezuela, Instituto de Producción Animal, S.D., Miracay, Venezuela.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. & PARRA, R. 1975. The capybara, a meat-producing animal for the flooded areas of the tropics. Em: M. RECHCIGL (org.) *HANDBOOK SERIES IN NUTRITION AND FOOD, 1: Diets for Mammals*. CRC Press, Cleveland.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. & ESCOBAR, A. 1975. Digestibilidad comparada entre chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*), conejos y ovinos con raciones de diferentes proporciones de forrajes y concentrado. *Agronomia Tropical*, 25: 283-90.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. 1977. The capybara, and indigenous source of meat tropical America. *World Animal Review*, 21: 24-30.
- GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. 1978. Digestive physiology and feeding of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Em: M. RECHCIGL (org.) *HANDBOOK SERIES IN NUTRITION AND FOOD, 1: Diets for Mammals*. CRC Press, Cleveland.
- MCDONALD, D.W. 1981. Dwindling resources and the social behaviour of capybaras. *Journal of Zoology London*, 194: 371-92.
- OJASTI, J. 1968. Notes on the mating behaviour of the capybara. *Journal of Mammalogy*, 49: 535.
- OJASTI, J. 1971. El chigüire. *Revista de Defensa de la Naturaleza*, 3: 25.
- OJASTI, J. 1971. *Informe sobre la investigación biológica del chigüire*. Ministério de Agricultura y Cria, Caracas, Venezuela.
- OJASTI, J. & MEDINA, G. 1972. The management of capybara in Venezuela. *Transact. N. Amer. Wildl. Nat. Res. Conf.*, 37: 268-77.
- OJASTI, J. 1973. *Estudio del chigüire, capybara*. (Publ. FONAIAP). Ed. Sucre, Cauacás.
- PARRA, R. & GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. 1972. Fisiología digestiva del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*) I. Capacidad de los diferentes comportamientos del tracto digestivo. *Acta Científica Venezolana*, Caracas, 23: 30. Suplemento.

- PARRA, R. 1976. Digestibilidad comparada de chigüires y ovinos. Em: *SEMINARIO SOBRE CHIGÜIRES Y BABAS*, 2, Resumos. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Maracay, Venezuela. m.p.
- PARRA, R. 1976. Información preliminar sobre el crecimiento del chigüire en cautiverio. Em: *SEMINARIO SOBRE CHIGÜIRES Y BABAS*, 2, Resumos. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Maracay, Venezuela, n.p.
- PARRA, R.; ESCOBAR, A. & GONZÁLEZ-JIMÉNEZ, E. 1978. El chigüire, su potencial biológico y su cría en confinamiento. *Informe Anual IPA*, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.

EVOLUÇÃO DO SISTEMA DE ACASALAMENTO EM CALLITRICHIDAE

7

*Anthony B. Rylands**

A família Callitrichidae é composta de quatro gêneros: o mico-leãozinho, *Cebuella*, os sagüis, *Callithrix* e *Saguinus* e os micos-leões, *Leontopithecus*. Um quinto gênero, *Callimico*, tem sido colocado tanto numa subfamília de Callitrichidae (Callimiconinae) quanto numa família separada (Napier & Napier, 1985; Hershkovitz, 1977). Há uma série de características deste animal que dificultam sua colocação junto aos calitriquídeos, uma das mais revelantes é o fato de produzir filhotes únicos enquanto os demais gêneros têm nascimentos múltiplos, normalmente gêmeos.

Os calitriquídeos são considerados monógamos, posto que um macho acasala somente com uma fêmea, durante o período de reprodução ou durante toda vida, um raro sistema de acasalamento tanto em primatas como em mamíferos em geral (Crook, 1977; Kleiman, 1977a, ver, porém Zeveloff & Boyce, 1980). Uma série de fatores nos fazem afirmar que eles são monógamos, a maioria dos quais surgem de estudos em cativeiro:

a. A dificuldade de manter grupos com mais de um casal em cativeiro por causa da hostilidade entre adultos do mesmo sexo (Box, 1977; Epple, 1975; Rother, 1975).

* Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, UFMG.

b. Apesar de existir mais de uma fêmea adulta, somente uma delas se reproduz em cada grupo (Abbott, 1986; Sussman & Kinzey, 1984). Isto vale tanto para o cativo como para a natureza (Sussman & Kinzey, 1984).

c. Falta de dimorfismo sexual (Hershkovitz, 1977; Kleiman, 1977a).

d. Baixo índice de comportamento sexual em casais estabelecidos (Kleiman, 1977a, 1977b).

e. Papel importante do pai, ajudando na criação dos filhotes, principalmente por carregá-los (Epple, 1975; Ingram, 1977; Arruda et al., 1986).

f. Evidência de "pair-bonding" (laços afetivos) (Evans & Poole, 1984; Kleiman, 1977a, 1977b), que inclui sincronização de atividades, alto índice de comportamentos afiliativos e baixo índice de comportamentos agonísticos entre os membros do casal reprodutivo (Kleiman, 1977a, 1977b; Carroll, 1985).

As razões pela raridade da monogamia em mamíferos se encontram no desequilíbrio de investimento reprodutivo entre os sexos. Gestação e amamentação fazem com que o investimento do macho, na maioria dos casos, se restrinja somente ao período de corte e cópula (Orians, 1969; Trivers, 1972). Para entender porque os calitriquídeos são monógamos, é preciso saber porque não são polígamos (Clutton-Brock & Harvey, 1978). Três são as razões para a falta de poligamia em mamíferos:

1. O macho não consegue copular com mais de uma fêmea ("monogamia facultativa", Kleiman, 1977a). Isto acontece quando a densidade populacional é baixa (por exemplo, no caso de *Simias concolor*, Watanabe, 1981) ou quando um macho, num sistema geral de poligamia simplesmente não consegue acasalar com mais de uma fêmea.

2. A fêmea é incapaz de criar filhotes sem a ajuda do pai ("monogamia obrigatória", Kleiman, 1977a). Por exemplo, em certas condições, o pai é necessário para carregar os filhotes (calitriquídeos), fornecer comida (por exemplo, *Canis aureus*, Kruuk, 1972), ou manter limpas as trilhas (por exemplo, *Elephantulus rufescens*, Rathbun, 1984) ou defender a área de uso (por exemplo, *Hylobates*, Raemaekers & Chivers, 1980).

3. O macho não consegue defender recursos suficientes para manter mais de uma fêmea e seus filhotes (ver *Hylobates*, Raemaekers & Chivers, 1980).

Até bem pouco tempo, toda discussão sobre monogamia em calitriquídeos era baseada na fisiologia, morfologia e no comportamento desses animais em cativeiro. A evolução destes aspectos acontece, contudo, sobre pressões ecológicas. O conhecimento, imprescindível, da ecologia dos calitriquídeos só teve início nos anos 70 com os estudos de Coimbra-Filho (1970a, 1970b, 1971, 1972, 1977) Coimbra-Filho e Mittermeier (1973), Dawson (1977, 1979) e Neyman (1977).

Nesta revisão, discutirei algumas idéias apresentadas até o momento para explicar a monogamia nesta família e indicarei as possíveis pressões seletivas para a evolução de um sistema de acasalamento efetivamente monógamo (embora haja razões para crer que os calitriquídeos também apresentem um sistema de poliandria facultativa: Terborgh & Goldizen, 1985; Rylands, 1986b), dando ênfase à ecologia e ao comportamento dos animais na natureza. Discutirei, primeiro, as três explicações citadas da monogamia em mamíferos e, depois, a partir de considerações sobre aspectos relevantes de sua ecologia, as possíveis pressões seletivas que levaram os calitriquídeos ao sistema de acasalamento que hoje apresentam.

MONOGAMIA EM CALITRIQUÍDEOS

1. Há falta de fêmeas? Em todos os gêneros, exceto talvez em *Leontopithecus* e *Callimico*, somente uma fêmea se reproduz em cada grupo por causa da supressão, fisiológica e/ou comportamental da reprodução em fêmeas subordinadas (Abbott, 1986). Nos gêneros *Leontopithecus* e *Callimico* mais de uma fêmea pode se reproduzir em cada grupo (Pinder, em prep.; Masataka, 1981). Os machos permanecem férteis. Isto, porém, não exclui a possibilidade de promiscuidade por parte da fêmea reprodutora e a falta de fêmeas não só não explica o fenômeno de inibição de reprodução como sugere um nova pergunta: porque não há dimorfismo sexual em decorrência da competição entre os machos pela única fêmea reprodutiva?

2. É necessário o apoio do pai para cuidar dos filhotes? Tanto o pai quanto os outros membros do grupo são importantes na tarefa de carregar os filhotes (Sussman & Kinzey, 1984). Nos gêneros *Cebuella* e *Callithrix*, o pai carrega os filhotes a partir do primeiro dia de seu nascimento (Christen, 1974; Stevenson, 1976), e, em *Saguinus*, a partir da primeira semana (Christen, 1974). Filhotes de *Leontopithecus* normalmente são transferidos a partir dos 14 dias de idade (Hoage, 1982). Em *Callimico*, o pai participa desta atividade a partir da terceira semana (Heltne et al., 1973; Pook & Pook, 1978). Box (1977), Vogt et al. (1978) e Cebul e Epple (1984) demonstraram que o casal reprodutivo é beneficiado pelo apoio dos outros membros do grupo, diminuindo significativamente o tempo que dedica ao carregamento dos filhotes (Rylands, 1986b). Nos pequenos grupos, até jovens de 5 a 10 meses participam desta atividade (Stevenson, 1976; Ingram, 1977); em grupos maiores sua participação é pouca (Rylands, 1986b; Stevenson & Rylands, no prelo). Garber et al. (1984) fornecem provas demográficas de que o número de ajudantes está positivamente correlacionado com a sobrevivência dos filhotes em

grupos selvagens de *Saguinus mystax* e há evidência para isto também com *S. fuscicollis* (Terborgh & Goldizen, 1985). A necessidade de apoio por parte do pai é dada como explicação para a monogamia por Clutton-Brock e Harvey (1977, 1978).

Resta, porém, a pergunta: por que a fêmea precisa do apoio do pai e de outros membros do grupo para carregar os filhotes? Os calitriquídeos normalmente produzem gêmeos, sendo os únicos antropóides com esta característica. Têm um cio pós-parto que, dada a gestação de aproximadamente cinco meses, faz com que a fêmea reprodutiva possa ter um intervalo entre nascimentos de somente cinco a seis meses (Rylands, 1986b). O peso dos filhotes, entre 16 e 24% do peso da mãe, é maior do que o normal em mamíferos (Leutenegger, 1973; ver, contudo, Pook, 1984). O ônus fisiológico e energético excepcional para a fêmea reprodutora é uma possível explicação. Leutenegger (1980) tentou explicar os fenômenos de nascimentos múltiplos e o tamanho grande dos recém-nascidos em termos de nanismo filético. Apesar da opinião de Hershkovitz (1977) segundo a qual estes fenômenos seriam primitivos, Leutenegger (1980) argumenta serem características secundárias, o resultado da diminuição gradativa de tamanho durante a evolução (ver também Ford, 1980). Presumindo alometria negativa, Leutenegger (1980) conclui que a razão ponderal feto-mãe ficou desequilibrada forçando, como solução, a evolução de gêmeos, cujo tamanho individual seja menor, permitindo equivalência funcional. Assim, Leutenegger indica que nascimentos múltiplos em calitriquídeos surgem por uma obrigação obstétrica.

Chegamos a uma explicação morfológica e fisiológica de porque o pai precisa ajudar na criação dos filhotes; não fica claro, porém, o porque da solução dos gêmeos: poderia simplesmente ter havido redução no tamanho de um único filhote. *Callimico* que, de acordo com Ford (1980) também passou pelo processo de nanismo filético, produz somente um filhote, cujo peso é aproximadamente 9% o da mãe (Christen, 1974). Além do mais, Pook (1978, 1984), numa extensa discussão do fenômeno dos nascimentos múltiplos e do cuidado parental em calitriquídeos, mostra que, embora as razões ponderais feto-mãe tendam a aumentar em primatas menores (ver Kleiman, 1977a), não são excepcionalmente grandes e coincidem com as de outros primatas neotropicais. Os argumentos de Leutenegger (1980) também não explicam o fenômeno do cio pós-parto.

O que estamos observando é, na realidade, um conjunto de parâmetros que fazem com que aumente a taxa reprodutiva (Eisenberg, 1977). Eisenberg (1981) sugere que os calitriquídeos tenham sofrido seleção para a diminuição do tamanho a fim de facilitar o forrageamento em arbustos pequenos, em folhagens densas e ao longo de finos galhos, junto com a ocupação de um nicho insetívoro (ver Hla-

dik & Chivers, 1978). Eisenberg (1981) argumenta que seu pequeno tamanho aumenta a pressão de predação e, por isso, houve seleção para o aumento da taxa de reprodução. Este aumento foi possível com a evolução simultânea do sistema de monogamia e do apoio paterno.

3. O macho não consegue defender recursos para mais de uma fêmea?

Uma outra forma de formular esta pergunta seria: o grupo não consegue defender recursos suficientes para a criação dos filhotes de mais de uma fêmea? Isto pode acontecer quando a biomassa de alimentos é baixa e largamente distribuída ou quando os recursos são agrupados mas imprevisíveis e em manchas ("Patches") largamente distribuídas (Clutton - Brock & Harvey, 1978). O tamanho dos grupos naturais de calitriquídeos é normalmente maior do que o de outros primatas monógamos (2-4 indivíduos) em que os filhotes saem do grupo ao atingir a maturidade sexual. Se a única fêmea reprodutora produzisse gêmeos duas vezes por ano e se os filhotes saíssem do grupo ao atingir a puberdade, esperaríamos um número máximo de oito indivíduos por grupo de calitriquídeos (Neyman, 1977). Os filhos, porém, freqüentemente permanecem no grupo como adultos e Kleiman (1977a) e Eisenberg (1977) indicam que grupos naturais são "famílias monógamas estendidas". Esta é evidentemente uma simplificação. Vários estudos constataram a existência de imigração e de emigração e indicaram não serem parentes do casal reprodutivo atual ou anterior todos os adultos e subadultos do mesmo grupo (Neyman, 1977; Soini, no prelo). Grupos de calitriquídeos podem, assim, variar de dois a 15 indivíduos (Sussman & Kinzey, 1984; Stevenson & Rylands, no prelo), o que compromete a hipótese de falta de recursos para mais de uma fêmea reprodutora.

Em resumo, as colocações de Eisenberg (1977, 1981) são as mais esclarecedoras. Fornecem, em termos ecológicos, argumentos para a idéia de que a alta taxa reprodutiva decorre de uma alta taxa de predação, resultante, por sua vez, de uma gradativa diminuição do tamanho dos animais. Supomos que a evolução da alta taxa de reprodução somente foi possível com a evolução simultânea de um sistema de acasalamento monógamo que, pela certeza da paternidade, faz com que o pai ajude na criação dos filhotes. Não chegamos, contudo, a uma explicação do fenômeno de inibição de reprodução, nem de porque adultos permanecem no grupo quando aparentemente são sexualmente ativos. Além do mais, até que ponto é válido considerar os calitriquídeos como uma unidade adaptativa, uma vez que é tão grande a variação de seu tamanho, seus habitats, e os recursos alimentares que utilizam?

ECOLOGIA DOS CALITRIQUÍDEOS

Os calitriquídeos são primatas pequenos (ca. 110-700 g), considerados como exudatívoros-insetívoros (*Cebuella*, *Callithrix jacchus* e *C. penicillata*) ou frugívoros-insetívoros (as demais espécies) (Sussman & Kinzey, 1984; Soini, no prelo, Stevenson & Rylands, no prelo). Tanto *Cebuella* quanto *Callithrix* roem a casca e a madeira de certas espécies de árvores e cipós para estimular a produção de exudatos (gomas, látex e seiva) que são importantes componentes de sua dieta (Coimbra-Filho, 1971, 1972; Coimbra-Filho & Mittermeier, 1976, 1977; Rizzini & Coimbra-Filho, 1981; Rylands, 1984). Por isso eles possuem uma dentição especializada (Coimbra-Filho & Mittermeier, 1977; Rosemberg, 1978). Apresentarei em seguida um breve resumo de nosso conhecimento da ecologia de cada gênero.

Cebuella

A maior parte da informação que possuímos a respeito da única espécie desse gênero, *C. pygmaea*, provem dos estudos de Soini (1982, no prelo). *Cebuella* é restrito à região amazônica, no Sul da Colômbia, Peru, norte da Bolívia e ao oeste dos rios Japurá e Purus no Brasil. É especialista de habitat, ocorrendo principalmente dentro e nas margens de florestas periodicamente inundadas, onde a inundação não atinja mais do que 2 a 3 m e não dure mais do que aproximadamente três meses por ano. O tamanho dos grupos varia de dois a nove indivíduos, com mais um ou dois filhotes dependentes. Embora eles frequentemente contendam mais de um casal de adultos, somente uma fêmea é capaz de se reproduzir. Sua dieta é composta principalmente de exudatos e de pequenos animais, na maioria artrópodos. Os grupos ocupam uma área de uso pequena, de 0,2 a 0,4 ha, sem sobreposição com outros grupos, em volta de uma ou duas árvores principais que fornecem exudatos. O casal dominante e seus filhotes têm prioridade no acesso à árvore principal. Quando cai o rendimento de exudatos da árvore principal, o grupo a troca por outra na mesma área ou acaba emigrando. A atividade mais ubíqua é o forrageamento de insetos, principalmente nas folhagens das copas de árvores de médio e pequeno porte e em emaranhados de cipós e em vegetação densa.

Callithrix e Saguinus

Apesar de certas diferenças significativas, a ecologia desses gêneros é bastante similar, e por isso serão considerados conjuntamente. São maiores do que

Cebuella, com ca. de 350-450 g. *Callithrix*, como *Cebuella*, possui especializações morfológicas e comportamentais para a obtenção de exudatos vegetais. *Callithrix* ocorre do norte do sul do Rio Amazonas e ao leste do Rio Madeira no Brasil, até o norte do Paraguai e nos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, no Brasil. Nesta grande área geográfica, eles ocupam habitats bastante variáveis, incluindo a floresta amazônica e a floresta atlântica, savanas amazônicas e as florestas do cerrado do Brasil Central, a caatinga do nordeste do Brasil e o chaco do Paraguai e da Bolívia.

Saguinus ocorre ao norte do Rio Amazonas, incluindo as Guianas, a Colômbia e América Central e a região ao Sul do Rio Amazonas, no lado oeste do Rio Madeira e no Norte da Bolívia. A maioria das espécies e subespécies são restritas à floresta amazônica, mas no norte da Colômbia e América Central eles ocorrem em florestas sub-tropicais e semi-decíduas. *S. fuscicollis weddelli* se estende ao sul, ocorrendo em florestas em transição com o chaco da Bolívia.

Saguinus e *Callithrix* são escassos em florestas inundadas e são mais abundantes em florestas de terra firme em associação com mata secundária e florestas de borda (Moynihan, 1976; Dawson, 1977; Green, 1978; Mittermeier & van Rosmalen, 1981; Terborgh, 1983; Alonso, 1986; Rylands, 1986a). Com exceção de duas espécies, *C. jacchus* e *C. penicillata*, a dieta, tanto de *Callithrix* quanto de *Saguinus* se classifica como frugívora-insetívora. *C. jacchus* e *C. penicillata* possuem dietas marcadamente mais exudatívoras do que a de outras espécies (Faria, neste volume; Fonseca & Lacher, 1984; Lacher et al., 1984; Maier et al., 1982; Rizzini e Coimbra-Filho, 1981). Este tipo de dieta associa-se aos principais habitats altamente sazonais, menos diversos e menos produtivos em termos de frutos ao longo do ano do que as florestas da Amazônia e da Costa Atlântica (ver Maier et al., 1982; Alonso, 1986; Rylands, 1984, 1986a; Faria, neste volume). Ainda não se sabe da ecologia de *C. argentata* que ocorre no chaco do Paraguai e Bolívia (Stallings & Mittermeier, 1983). *C. flaviceps* também é bastante exudatívoro (Ferrari, no prelo), pelo menos em parte de sua distribuição, mas não se sabe ainda até que ponto isso permanece verdadeiro em outras populações. Esta espécie ocorre em associação com florestas de altitudes acima de 500 m (Hershkovitz, 1977; Kinzey, 1982) e é possível que estas florestas também sejam menos produtivas.

Os dois gêneros vivem em grupos de dois a 15 indivíduos, frequentemente com mais de um casal de adultos, embora somente uma fêmea se reproduza. A área de uso é geralmente maior nas espécies mais frugívoras (Rylands, 1984; Faria, neste volume). *C. jacchus* e *C. penicillata* utilizam áreas de 0,5 a 4-5 ha (Faria, neste volume, Maier et al., 1982; Stevenson & Rylands, no prelo) enquanto

que as demais espécies usam áreas de 10 a 40 ha (Dawson, 1977, 1979; Neyman, 1977, Rylands, 1986a, no prelo; Sussman & Kinzey, 1984, Terborgh, 1983). Uma exceção é *C. flaviceps* que, embora altamente exudatívoro, usa uma área de aproximadamente 40 ha (Ferrari, no prelo). Neste caso, exudatos são obtidos de pequenas fontes, já disponíveis, espalhadas por uma grande área e não de uma ou duas fontes principais.

Um aspecto importante da ecologia desses dois gêneros é a associação com mata secundária. Dawson (1979) acredita que se dê por causa da proteção disponível em vegetação densa e por haver maior disponibilidade de alimentos, tanto frutos como insetos, em comparação com a floresta primária. Espécies de árvores colonizadoras, típicas de mata secundária, são normalmente agrupadas, têm frutos adaptados à dispersão animal, pequenos e produzidos em pequenas quantidades durante extensos períodos (Opler et al. 1980). Rylands (1986a) verificou que as principais fontes de frutos utilizados por *C. humeralifer* são típicas de mata secundária e que possuem as características mencionadas. Terborgh (1983) confirmou o mesmo padrão para *S. fuscicollis* e *S. imperator* e argumentou que pequenos frutos, disponíveis em pequenas quantidades durante muito tempo, são ideais para pequenos frugívoros como os calitriquídeos, mas que essas características excluem seu uso por primatas maiores. Na floresta primária, as espécies de árvores são mais dispersas e geralmente têm frutos maiores, produzidos em grandes safras durante períodos curtos e irregulares (Opler et al., 1980). Há também razões para acreditar que as populações de artrópodos atinjam uma altura maior em mata secundária (Cates & Orians, 1975; Opler, 1978).

Simpatria ocorre entre membros do gênero *Saguinus* e, em dois locais, entre *Saguinus* e *Callithrix*. Até hoje, não foi constatada simpatria entre membros do gênero *Callithrix*, possivelmente por causa de sua utilização de exudatos. *S. fuscicollis* forma grupos mistos com *S. mystax*, *S. labiatus*, *S. imperator* e *S. nigricollis*. As principais diferenças que permitem simpatria entre as espécies de *Saguinus* se encontram na parte animal da dieta e nos níveis, métodos e locais de forrageamento (Pook & Pook, 1982; Yoneda, 1981, 1984; Terborgh, 1983). Há duas regiões onde *Callithrix* é simpátrico com *Saguinus*. *S. fuscicollis* se estende ao leste do Rio Madeira em Rondônia (Vivo, 1985; Paccagnela & Leão, com. pess.) onde se mistura com *C. emiliae*, e a distribuição da subespécie *S. midas niger* no Sul do Rio Amazonas é sobreposta à distribuição de *C. argentata*. Não existe informação sobre a simpatria de *Saguinus* e *Callithrix*, mas o forrageamento desta última espécie é semelhante ao de *S. mystax*, *S. labiatus* e das demais espécies que são simpátricas com *S. fuscicollis*. Nenhum estudo tem sido feito com *S. midas* para esclarecer em que aspectos difere de *Callithrix*.

Leontopithecus

As três espécies são os maiores calitriquídeos (ca. 600-700 g), e são restritos aos trechos remanescentes da floresta Atlântica no sul do Estado da Bahia (*chrysomelas*) e no Estado do Rio de Janeiro (*rosalia*) e na bacia do rio Paraná no estado de São Paulo (*chrysopygus*). Eles são frugívoros-insetívoros e, embora utilizem a mata secundária, precisam certamente de áreas de mata primária para sua sobrevivência; pelo menos por causa da disponibilidade de ocos em árvores que usam para dormir (Coimbra-Filho, 1977; Rylands, no prelo) e por causa de recursos como epífitas e palmeiras usados para forrageamento de presas animais (Coimbra-Filho & Mittermaier, 1973; Peres, 1986; Rylands, no prelo). Estudos de *rosalia* e *chrysomelas* indicam uma preferência por matas de brejo para as atividades de forrageamento e é possível que o mesmo seja verdade para *chrysopygus*. Seus métodos de forrageamento assemelham-se aos de *S. fuscicollis* (manipulativo em locais específicos para presa relativamente grande, ver Coimbra-Filho, 1981; Rylands, no prelo), embora utilizem os estratos mais altos da floresta (Rylands, no prelo).

Peres (1986) encontrou que *rosalia* também mostra uma preferência por florestas nos topos dos morros para obter a parte vegetal da dieta e para sítios de pernoite. O tamanho dos grupos se assemelha ao dos demais calitriquídeos; entre quatro e oito indivíduos. Alguns grupos selvagens de *rosalia* têm mais de uma fêmea reprodutora (pinder, em prep.), o que indica que o sistema de inibição de reprodução esteja ausente, pelo menos em certos casos. Possuem um cio pós-parto e, pelo menos em cativeiro, uma fêmea pode reproduzir-se duas vezes por ano (Kleiman et al., 1982). A situação em grupos selvagens indica, porém, que normalmente a fêmea reproduz-se apenas uma vez por ano (Coimbra-Filho & Maia, 1979). Precisamos contudo de maior informação sobre o assunto.

Callimico

A única espécie deste gênero, *C. goeldi*, é rara. Ocorre na região Amazônica, ao sul da Colômbia, Perú, norte da Bolívia e região do estado do Acre no Brasil. É uma espécie especialista de habitat, ocupando floresta de bambú e florestas

“suja” com sub-bosques densos (Izawa, 1979; Heltne et al., 1981; Pook & Pook, 1981). Izawa (1979) argumenta que a distribuição deste tipo de florestas, extensa no passado, está agora diminuindo, o que explicaria a distribuição disjunta desse animal. Não sabemos exatamente porque esta espécie se limita a este tipo de habitat. Pook & Pook (1981) acreditam que isso se deva aos seus métodos de forrageamento, nos estratos mais baixos das florestas. Grupos são geralmente compostos de dois a oito indivíduos (Pook & Pook, 1981; Masataka, 1981) e a presença de mais de um filhote indica que não existe inibição de reprodução entre as fêmeas. Existem indicações do contrário, em situação de cativeiro (Beck et al., 1982), e Carroll (1985) propôs que o grupo de Masataka (1981) poderia ter sido, na realidade, dois; e que o grupo estudado por Pook & Pook, que tinha dois juvenis, poderia ter sofrido imigrações. São frugívoros-insetívoros e ocupam áreas de uso de aproximadamente 35 ha (Pook & Pook, 1981).

ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA MONOGAMIA EM CALITRIQUÍDEOS

Sistemas e estratégias de acasalamento são fortemente influenciados pela distribuição e abundância de recursos. Emlen e Oring (1977) definem monogamia em termos ecológicos como a situação em que nenhum dos dois sexos tem a oportunidade de monopolizar membros adicionais do sexo oposto. Isto ocorre quando não há potencial ambiental para a poligamia (1 e 3) ou quando não é possível utilizar o potencial ambiental para a poligamia (2). Para explicar a monogamia nestes termos, precisamos encontrar constrangimentos ecológicos comuns entre as espécies.

Dieta e habitat.

Todos os calitriquídeos são insetívoros. Insetos e presas animais pequenas são amplamente distribuídos e difíceis de obter em comparação com frutos ou folhas, por exemplo. Por isso, Dawson (1979) e Kinzey (1981) acreditam que a dieta insetívora resulta em grandes áreas de uso. Neste caso, a distribuição e abundância de insetos pode ser um fator que faz com que o grupo não consiga defender recursos para mais de uma fêmea reprodutora; também explicaria a grande variação no tamanho dos grupos e nas áreas de uso dentro da família, em habitats diferentes. Terborgh (1983), contudo, observando que todos os cinco primatas em seu estudo têm grandes áreas de uso em relação à biomassa do grupo, e que todos são mais ou menos insetívoros, não acredita que a insetivoria seja um fator determinante. Argumenta que se devesse ter um tamanho mínimo para garantir estoques suficientes de insetos, a área de uso seria fortemente defendida e com pouca sobreposição, o que não é observado, exceto no caso dos calitriquídeos. Terborgh

(1983) e Rylands (1984, 1986a) concluem que o aspecto mais importante a determinar o tamanho da área de uso é a abundância e dispersão de frutos ou exudatos. Isso por sua vez explica a associação com mata secundária de *Saguinus* e *Callithrix* e provavelmente com floresta inundada no caso de *Cebuella*, como foi explicado anteriormente (ver também Rylands, 1987). O comportamento territorial destes gêneros serve para defender estes recursos que são agrupados e, em comparação com frutos na mata primária, previsíveis em longos períodos de frutificação (ver Brow, 1982). Nos casos de *Cebuella*, *C. jacchus* e *C. penicillata*, a defesa territorial de pequenas áreas de uso está associada ao aproveitamento extremo de poucas fontes de exudatos.

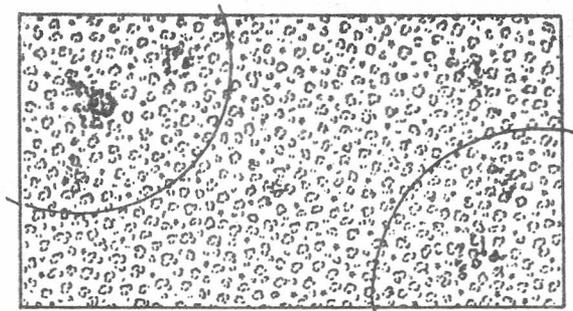
A chave da ligação entre estes aspectos e o sistema de acasalamento se encontra no caráter efêmero da mata secundária e também das fontes de exudatos a longo prazo. Numa área extensa de floresta primária áreas de floresta secundária surgem por causa de quedas de árvores, criando um mosaico de floresta primária com manchas de florestas secundária em todas as fases de sucessão. Durante a sucessão há um certo período em que a mata secundária fornece condições ideais para os saguis. Este aspecto poderá explicar a alta taxa de reprodução em termos de uma estratégia colonizadora (seleção-r; Pianka, 1970), tanto pela posse da floresta secundária quanto pela posse de árvores que fornecem exudatos. Supomos que a distribuição desses recursos impõe o limite de uma fêmea reprodutora por grupo e que a evolução da alta taxa de reprodução e o nascimento de filhotes bem desenvolvidos foi possível com a simultânea evolução de apoio paternal. Nascimentos sucessivos (cio pós-parto) indicam que os recursos são suficientes para uma fêmea ao longo do ano mas não para duas ao mesmo tempo. A falta de habitat adequado explica a permanência dos filhotes no grupo mesmo após se tornarem adultos, e explica, pelo menos parcialmente, o fenômeno da inibição de reprodução. Contudo, é evidente que a fêmea reprodutora se beneficia não somente do apoio do pai mas também do de outros machos do grupo, incluindo outros machos adultos (ver abaixo). O sistema de inibição de reprodução evita que outros membros do grupo dividam seu apoio com outras fêmeas.

Em resumo, pelo menos os gêneros *Cebuella*, *Callithrix* e *Saguinus* exploram recursos transitórios em manchas pequenas mas uniformes e largamente distribuídas. Este quadro explica a monogamia em termos da incapacidade de machos defenderem recursos para mais de uma fêmea reprodutora (3). A natureza efêmera desses recursos, junto com o suposto aumento da taxa de reprodução durante o processo de nanismo filético, selecionaram a alta taxa de reprodução e a monogamia. Proponho que a criação de grandes e uniformes áreas de mata secundária de

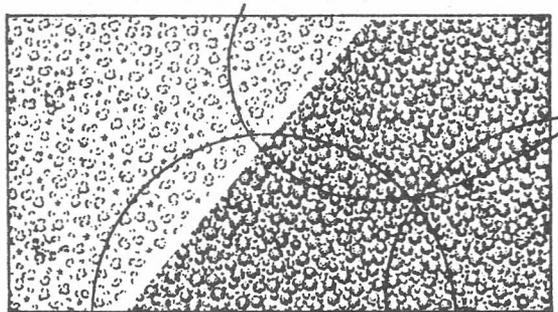
origem antrópica rompeu o sistema original de monogamia e pequenos grupos familiares. Grupos grandes (a ocorrência dos quais cria problemas a respeito da idéia de que haja recursos suficientes para somente uma fêmea reprodutora) e o tamanho da área de uso serão resultados dos tamanhos, padrões de distribuição, idade e composições florísticas da mata secundária junto com a floresta primária. A composição florística de uma mata secundária oriunda de uma derrubada total sem queima será diferente daquela oriunda da queima e diferente ainda de uma mata secundária de exploração madeireira. Assim, considera-se que manchas pequenas e dispersas de mata secundária dentro da floresta primária constituam a situação dos saguis na floresta Amazônica, sem a intervenção do homem (Fig. 1a). Extensas áreas de mata secundária modificarão este padrão (Fig. 1b). A figura 1c representa a situação de uma floresta perturbada, com elementos de floresta secundária dispersos pela floresta primária. Esta é a situação de *C. humeralifer* na área estudada por Rylands (1986a). O tamanho da área de uso e dos grupos variam de acordo com as características e a distribuição da mata secundária, mas ainda é cedo para indicar exatamente como. O importante é que estas modificações são recentes e, apesar de existirem grandes grupos em grandes áreas, ainda é mantido o sistema de inibição de reprodução e aparente monogamia, selecionadas na situação primitiva (Fig. 1a).

Como foi indicado acima *Cebuella* enfrenta uma situação semelhante em termos da distribuição e abundância de suas fontes de exudatos. A notável preferência por florestas inundadas é provavelmente ligada à disponibilidade de árvores que produzem exudatos e onde possivelmente existam insetos (Soini, 1982, no prelo).

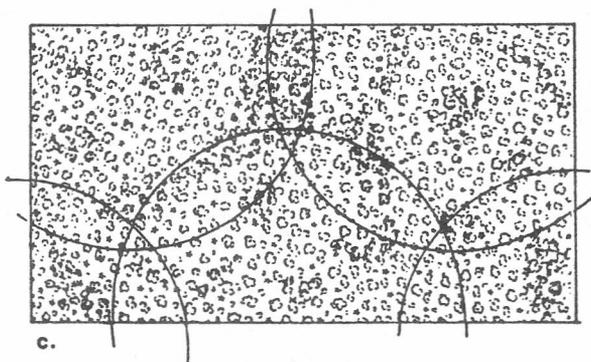
Até agora excluímos os gêneros *Callimico* e *Leontopithecus* dessas considerações. *Callimico*, tanto quanto os saguis, é um especialista em habitat que possivelmente possui extensa distribuição apenas no passado. Não conhecemos exatamente a causa desta especialização, mas é possível que esteja ligada à parte insetívora de sua dieta, e aos seus métodos de forrageamento. Suponho que não tenha sofrido seleção-r da mesma maneira que os saguis, mas precisamos de mais informações sobre hábitos, sistema de acasalamento e ecologia na natureza. *Leontopithecus* também é pouco conhecido e talvez somente a espécie *L. chrysomelas* ainda possa ser encontrada em florestas relativamente intactas. Os primeiros estudos estão indicando preferências por certos tipos de habitat dentro da floresta primária e, ao contrário dos saguis, evidentemente precisam de mata primária para certos recursos tais como seus esconderijos para dormir e locais de forrageamento. Futuras pesquisas poderiam indicar melhor as causas das diferenças entre *Callimico* e *Leontopithecus* e os outros calitriquídeos.



a.



b.



c.

Figura 1 – Padrões de floresta primária misturada com floresta secundária. a) Floresta primária com manchas de floresta secundária oriundas de quedas de árvores. b) Extensa área de floresta secundária oriunda de uma derrubada total da floresta primária. c) Floresta primária com uma alta densidade de manchas de floresta secundária oriunda de exploração madeireira. As linhas indicam hipotéticas áreas de uso de grupos de sagüis.

Monogamia ou Poliandria Facultativa?

Como consideração final, discutirei a possibilidade de haver promiscuidade por parte da fêmea reprodutora como uma estratégia para obter o apoio de mais de um macho; e o papel das outras fêmeas que permanecem no grupo e também ajudam, carregando os filhotes, num sistema de reprodução comunal. Sugeriu-se haver, em *S. fuscicollis* (Terborgh & Goldizen, 1985) e *C. humeralifer* (Rylands, 1986a), promiscuidade junto com o apoio ativo de mais de um macho. Esta situação também tem sido sugerida para alguns pássaros (Stacey, 1979; Birkhead, 1981; Taub, 1980). Como já foi descrito, estudos em cativeiro mostram que a participação de outros membros do grupo podem reduzir significativamente o tempo que a fêmea dedica carregando os filhotes. Apesar da dificuldade de manter grupos em cativeiro com mais de um macho adulto, esta situação é comum na natureza, e pode ser um artefato do confinamento e estabilidade artificial. Garber et al. (1984) encontraram uma correlação positiva entre o número de ajudantes e a sobrevivência de filhotes.

Os gêmeos são dizigóticos (Wislocki, 1930) e por isso podem ter pais diferentes e a participação de mais de um macho poderá ser resultado de dúvida de paternidade. A promiscuidade explicaria a falta evidente de competição entre os machos quando houver falta efetiva de fêmeas. Assim a falta de dimorfismo sexual será razoável se a fêmea está selecionando machos que não são agressivos entre si dentro do grupo, uma vez que isto seria prejudicial para a realização de atividades paternas. Também a presença de mais de um macho no grupo talvez seja importante na defesa da área de uso. Em adição, havendo uma falta efetiva de fêmeas, é possível que os machos estejam cooperando na defesa delas, um sistema constatado em leões (Bertram, 1976; Packer & Pusey, 1982) e *Alouatta* (ver Neville et al., no prelo). É possível que os machos sejam parentes e, neste caso, cooperem para melhorar sua aptidão abrangente (Hamilton, 1963) ou estejam cooperando numa situação de altruísmo recíproco. Callitriquídeos têm grupos pequenos e estáveis, com capacidade para reconhecimento individual (Epple, 1975; Snowdon & Cleveland, 1984) e, pelo menos em termos de alta taxa de reprodução da fêmea, uma "vida longa": condições essenciais para a evolução de altruísmo recíproco (Trivers, 1971; Axelrod & Hamilton, 1981).

Se houve dúvida quanto à paternidade, dois machos se beneficiarão com apoio um do outro. Se os dois machos são irmãos, a relação genética de um filhote que um macho carrega seria de no mínimo 0,25 (metade dos genes em comum com seu irmão) e no máximo 0,5 (seu filho). Esses números dobram com os dois filhotes. Se os irmãos são pais de um filhote cada, a relação genética de cada filhote

com os machos seria 0,75 (0,25 como sobrinho e 0,5 como filho). Se os machos não são parentes, a ligação genética com um filhote pode ser 0 ou 0,5. Assim, com uma paternidade duvidosa, machos que são irmãos sempre são beneficiados pelo menos ajudando na criação de sobrinho(a)s. Não sendo parentes, correm o risco de ajudar na criação de filhotes de outros, mas pode ser que o risco valha a pena se a duplicidade da fêmea for universal e pela dificuldade de tentar defender uma fêmea se a cooperação entre machos for universal. Isto seria mantido por seleção dependente da frequência do comportamento ("frequency dependent selection"; Rubinstein, 1980). Em adição, sendo ou não os filhotes parentes dos machos, um macho pode ser beneficiado pelo recrutamento dos filhotes dos outros para carregar seus filhotes quando ele consegue ser o macho reprodutor (Emlen, 1982).

Em resumo, cooperação entre machos pode ser o resultado de uma simples dúvida de paternidade, pelo fato de serem parentes, ou por altruísmo recíproco. Isto explica em parte a evolução de um sistema de reprodução comunal. Este sistema pode ter sido selecionado pela fêmea como forma de assegurar mais apoio para seus filhotes. Isto poderá ocorrer na suposição de haver falta de habitat, dificultando a emigração e formação de novos grupos. Competição entre machos do grupo talvez possa tomar a forma de competição de esperma. Neste caso, podemos prever que os testículos sejam relativamente grandes em comparação com o tamanho do corpo, pelo menos maior do que esperado em primatas monógamos (ver Harcourt et al., 1981).

É importante considerar também o papel das fêmeas sobressalentes e dos machos que não estão tendo acesso a fêmea reprodutora. Eles também ajudam na criação dos filhotes. Neste caso, tanto as fêmeas quanto os machos não reprodutores poderiam permanecer no grupo pelas seguintes razões: a. Falta de habitat disponível e a melhor taxa de sobrevivência se permanecer no grupo; b. Ajudando na criação dos filhotes, eles estão ganhando experiência e/ou melhorando sua aptidão abrangente; c. Estão mantendo seu status no grupo com a possibilidade de no futuro tomar a posição de reprodutor (na fila), e d. Estão ajudando na defesa e no possível aumento da área de uso que no futuro pode ser dividida.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi resultado de estudos realizados para tese de doutoramento na Universidade de Cambridge, Inglaterra, e quando trabalhava no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas. Os estudos foram financiados pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), o World Wildlife Fund (WWF) Primate Program, Fauna and Flora Preservation Society (FFPS) e o Conder Conservation Trust. O estudo de *Callithrix humeralifer* foi feito no Núcleo Pioneiro de Hyumboldt (INPA), Ariouanã, Mato Grosso. Meus agradecimentos aos Diretores do Núcleo pelo apoio prestado. Estudos de *Callithrix kuhli* e *Leontopithecus chrysomelas* foram realizados na Estação Experimental Lemos Maia (CEPLAC/CEPEC), Una, Bahia, e agradeço o valioso apoio logístico do Departamento de Zoologia do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC). Agradeço especialmente ao Dr. T.H. Clutton-Brock (Large Animal Research Group, Universidade de Cambridge), Prof. P.A. Jewell (Research Group on Mammalian Ecology and Reproduction, Universidade de Cambridge), Dr. A.F. Coimbra-Filho (CPRJ-FEEMA), Dr. R.A. Mittermeier (WWF), Prof. R.D. Martin (University College, Londres), Dr. H.O.R. Schubart (INPA) e Sra. Nazaré Góes Ribeiro (INPA) pelo apoio e conversas sobre o assunto. Minha esposa, Miriam, pacientemente me ajudou com a redação final. Finalmente agradeço sinceramente Prof. Cesar Ades (Universidade de São Paulo, São Paulo) pelo convite de apresentar este trabalho no IV Encontro de Etologia, USP, São Paulo, 1986.

REFERÊNCIAS

- ABBOTT, D.H. 1986. Social suppression of reproduction in subordinate marmoset monkeys (*Callithrix jacchus jacchus*). Em: M.T. de MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil, II*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- ALONSO C. 1986. Observações sobre a ecologia e comportamento de sagüi *Callithrix jacchus* (Primates: Callithrichidae). Tese de mestrado, Universidade Federal de Paraíba, João Pessoa.
- ARRUDA, M. de F., YAMAMOTO, M.E. & BUENO, O.F. A descrição das relações pai/mãe-filhote e da separação pai-filhote no sagüi comum *Callithrix jacchus*. Em: M.T. de MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil, II* pp. 47-57. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- AXELROD, R. & HAMILTON, W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211: 1390-1396.

- BECK, B.B., ANDERSON, D., OGDEN, J., RETTBERG, B., BREJLA, C., SCOLA, R. & WARNECKE, M. 1982. Breeding the Goeldi's monkey *Callimico goeldii* at Brookfield Zoo. *Int. Zoo Yearbook*, 22: 106-114.
- BERTRAM, B.C.R. 1976. Kin selection in lions and in evolution. Em: P.P.G. BATESON & R.A. HINDE (orgs.) *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BIRKHEAD, M.E. 1981. The social behaviour of the dunnock, *Prunella modularis*. *Ibis*, 123: 75-84.
- BOX, H. 1977. Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups. *Primates*, 18: 475-484.
- CARROLL, J.B. 1985. Pair bonding in Goeldi's monkey *Callimico goeldii* (Thomas, 1904). *Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust*, 22: 57-71.
- CATES, R.G. & ORIAN, G.H. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, 56: 410-418.
- CEBUL, M.S. & EPPLÉ, G. 1984. Father-offspring relationships in laboratory families of saddleback tamarins *Saguinus fuscicollis*. Em: D.M. TAUB (org.) *Primate Paternalism*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- CHRISTEN, A. 1974. Fortpflanzungsbiologie und Verhalten bei *Cebuella pygmaea* und *Tamarin tamarin*. *Fortschritte der Verhaltensforschung. Beih. Zeitschrift für Tierpsychologie Suppl.*, 14: 1-79.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology, London*, 183: 1-39.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature, London*, 273: 191-195.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1970a. Considerações gerais e situação atual dos micos-leões escuros. *Leontideus chrysomelas* (Kuhl, 1820) e *Leontideus chrysopygus* (Mikan, 1823) (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 30: 249-268.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1970b. Acerca da redescoberta de *Leontideus chrysopygus* (Mikan, 1823) e apontamentos sobre sua ecologia. *Revista Brasileira de Biologia*, 30: 609-615.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1971. Os sagüis do gênero *Callithrix* da região oriental Brasileira e um caso de duplo-hibridismo entre três de suas formas. *Revista Brasileira de Biologia*, 31: 377-388.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1972. Aspectos inéditos do comportamento de sagüis do gênero *Callithrix* (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 32: 505-512.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1977. Natural shelters of *Leontopithecus rosalia* and some ecological implications (Callitrichidae: Primates). Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1981. Animais predados ou rejeitados pelo sauí-piranga, *Leontopithecus r. rosalia* (L. 1766) na sua área de ocorrência primitiva (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 41: 717-731.
- COIMBRA-FILHO, A.F. & MAIA, A. de A. 1979. A sazonalidade do processo reprodutivo em *Leontopithecus rosalia* (Linnaeus, 1766) (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 39: 643-651.
- COIMBRA-FILHO, A.F. & MITTERMEIER, R.A. 1973. Distribution and ecology of the genus *Leontopithecus* Lesson, 1840, in Brazil *Primates*, 14:47-66.
- COIMBRA-FILHO, A.F. & MITTERMEIER, R.A. 1976. Exudate-eating and tree-gouging in marmosets. *Nature, London*, 262: 630.

- COIMBRA-FILHO, A.F. & MITTERMEIER, R.A. 1977. Tree-gouging, exudate-eating and the "short-tusked" condition in *Callithrix* and *Cebuella*. Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- CROOK, J.H. 1977. On the integration of gender strategies in mammalian social systems. Em: J.S. ROSENBLATT & B.R. KOMISARUK (orgs.) *Reproductive Behaviour Evolution*. Plenum Press, New York.
- DAWSON, G.A. 1977. Composition and stability of social groups of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*, in Panama: ecological and behavioural implications. Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- DAWSON, G.A. 1979. The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. *Folia Primatologica*, 31: 253-284.
- DOW, D.D. 1978. Reproductive behaviour of the noisy miner, a communally breeding honeyeater. *Living Bird*, 163:185.
- EISENBERG, J.F. 1977. Comparative ecology and reproduction of the New World monkeys. Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- EISENBERG, J.F. 1981. *The Mammalian Radiation: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation and Behavior* Athlone Press, London.
- EMLEN, S.T. 1982. The evolution of helping I. An ecological constraints model. *Amer. Natur.*, 119: 29-39.
- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- EPPLE, G. 1975. The behaviour of marmoset monkeys. *Primate Behavior*, 4: 195-239.
- EVANS, S. & POOLE, T.B. 1984. Long term changes and maintenance of the pair bond in common marmosets, *Callithrix jacchus jacchus*. *Folia Primatológica*, 42: 33-41.
- FARIA, D.S. de 1986. O estudo de campo com o "mico-estrela", *Callithrix penicillata*, no planalto central brasileiro. (Neste volume).
- FERRARI, S.F. 1986. Preliminary report on a field study of *Callithrix flaviceps*. Comunicação apresentada no III Congresso Brasileiro de Primatologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora.
- FONSECA, G.A.B & LACHER, T.E. Jr. 1984. Exudate-feeding by *Callithrix jacchus penicillata* in semi-deciduous woodland (cerrado) in Central Brazil. *Primates*. 25: 441-450.
- FORD, S.M. 1980. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates*, 21: 31-43.
- GARBER, P.A., MAYA, L. & MALAGA, C. A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primatológica*, 42: 17-32.
- GREEN, K.M. 1978. Primate censusing in northern Columbia: a comparison of two census techniques. *Primates*, 19: 537-550.
- HARCOURT, A.H., HARVEY P.H. LARSON, S.G. & SHORT, R.V. 1981. Testis weight, body weight, and breeding system in primates. *Nature, London*, 293: 55-57.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. With an Introduction to *Primates*. University of Chicago Press, Chicago.
- HELTNE, P.G., TURNER, D.C. & WOLHANDLER, J. 1973. Maternal and paternal periods in the development of infant *Callimico goeldii*. *American Journal of Physical Anthropology*, 38: 555-560.

- HELTNE, P.G., WOJCIK, J.F. & POOK, A.G. 1981. Goeldi's monkey, genus *Callimico*. Em: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (orgs.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, I*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- HLADIK, C.M. & CHIVERS, D.J. 1978. Concluding discussion: ecological factors and specific behavioural patterns determining primate diet. Em: D.J. CHIVERS & J. HERBERT (orgs.) *Recent Advances in Primatology, I, Behaviour*. Academic Press, London.
- HOAGE, R.J. 1982. Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates; Callitrichidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 354: 1-56.
- INGRAM, J.C. 1977. Interactions between parents and infants and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour*, 25: 811-827.
- IZAWA, K. 1979. Studies on peculiar distribution pattern of *Callimico*. *Kyoto University Overseas Research Reports of New World Monkeys (1979)*: 1-19. Kyoto University Primate Research Institute.
- KINZEY, W.G. 1981. The titi monkeys, genus *Callicebus*. Em: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (orgs.). *The Ecology and Behavior of Neotropical Primates, I*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- KINZEY, W.G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. Em: G.T. PRANCE (org.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- KLEIMAN, D.G. 1977a. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52: 36-69.
- KLEIMAN, D.G. 1977b. Characteristics of reproduction and sociosexual interactions in pairs of golden lion tamarins *Leontopithecus rosalia* during the reproductive cycle. Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- KLEIMAN, D.G., BALLOU, J.D., & EVANS, R.F. 1982. An Analysis of recent reproductive trends in captive golden lion tamarins *Leontopithecus r. rosalia* with comments on their future demographic management. *International Zoo Yearbook*, 229 4-105.
- KRUUK, H. 1972. *The Spotted Hyena: A study in Predation and Social Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- LACHER, T.E. Jr., FONSECA, G.A.B., ALVES, C. Jr & MAGALHÃES CASTRO, B. 1984. Parasitism of trees by marmosets in a central Brazilian gallery forest. *Biotrop.*, 16: 202-209.
- LEUTENEGGER, W. 1973. Maternal-foetal weight relationships in primates. *Folia primatologica*, 20: 280-294.
- LEUTENEGGER, W. 1980. Monogamy in callitrichids: a consequence of phyletic dwarfism? *International Journal of Primatology*, 1: 95-98.
- MAIER, W., ALONSO, C. & LANGGUTH, A. 1982. Field observations on *Callithrix jacchus jacchus* L. *Zeitschrift für Säugetierkunde* Bd., 47: 334-346.
- MASATAKA, N. 1981. A field study of the social behavior of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in north Bolivia I. Group composition, breeding cycle, and infant development. *Kyoto Univ. Overseas Research Reports of New World Monkeys (1981)*: 23-41- Kyoto University Primate Research Institute.
- MITTERMEIER, R.A. & van ROOSMALEN, M.G.M. 1981. Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia Primatológica*, 36: 1-39.
- MOYNIHAN, M. 1976. *The New World Primates*. Princeton University Press, Princeton.

- NAPIER, J.R. & NAPIER, P.H. 1985. *The Natural History of Primates*. British Museum (Natural History), London.
- NEVILLE, M.K., GLANDER, K.E. & BRAZA, F. No prelo. The howling monkeys, genus *Alouatta*. Em: R.A. MITTERMEIER, A.B. RYLANDS, G.A.B. FONSECA & A.F. COIMBRA-FILHO (orgs.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, II*. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- NEYMAN, P.F. 1977. Aspects of the ecology and social organization of free-ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and conservation status of the species. Em: D.G. KLEIMAN (org.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- OPLER, P.A. 1978. Interaction of plant life history components as related to arboreal herbivory. Em: G.G. MONTGOMERY (org.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica*, 12: 40-46. *Special Supplement Tropical Succession*. J. EWEL (ed.).
- ORIAN, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist*, 103: 589-603.
- PACKER C. & PUSEY, A.E. 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory. *Nature, London*, 296: 740-742.
- PERES, C.A. 1986. Golden lion tamarin project. II Ranging patterns and habitat selection in golden lion tamarins *Leontopithecus rosalia* (Linnaeus, 1766) (Callitrichidae, Primates). Em: M.T. de MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil, II*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- PIANKA, E.R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist*, 104: 592-597.
- POOK, A.G. 1978. A comparison between the reproduction and parental behaviour of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) and of the true marmosets, (Callitrichidae). Em: H. ROTHE, H.J. WOLTERS & J.P. HEARN (orgs.) *Biology and Behaviour of marmosets*. University of Göttingen Press, Göttingen.
- POOK, A.G. 1984. The evolutionary role of socio-ecological factors in the development of paternal care in the New World Family Callitrichidae. Em: D.M. TAUB (org.) *Primate Paternalism*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- POOK, A.G. & POOK, G. 1981. A field study of the Socioecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia. *Folia Primatologica*, 35: 288-312.
- POOK, A.G. & POOK, G. 1982. Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in north-western Bolivia. *Folia Primatologica*, 38: 196-216.
- RAEMAEKERS, J.J. & CHIVERS, D.J. 1980. Socioecology of Malayan forest primates. Em: D.J. CHIVERS (org.) *Malayan Forest Primates. Ten Year's Study in Tropical Rain Forest*. Plenum Press, New York.
- RATHBUN, G.B. 1984. The elephant shrews. Em: D.W. MACDONALD (org.) *The Encyclopedia of Mammals*, 2. George Allen & Unwin, London.
- RIZZINI, C.T. & COIMBRA-FILHO, A.F. 1981. Lesões produzidas pelo sagüi, *Callithrix p. penicillata* (E. Geoffroyi 1812), em árvores do cerrado (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 41: 579-583.
- ROSENBERG, A.L. 1978. Loss of incisor enamel in marmosets. *Journal of Mammalogy*, 59: 207-208.

- ROTHER, H. 1975. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 37: 255-273.
- RUBINSTEIN, D.I. 1980. On the evolution of alternative mating strategies. Em: J. R. STAFFON (org.) *Units to Action. The Allocation of Individual Behavior*. Academic Press, New York.
- RYLANDS, A.B. 1984. Tree-gouging and exudate feeding in marmosets (Callitrichidae, Primates). Em: A.C. CHADWICK & S.L. SUTTON (orgs.) *Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium*. Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds.
- RYLANDS, A.B. 1986a. Ranging behavior and habitat preference of a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). *Journal of Zoology, London*, 210: 489-514.
- RYLANDS, A.B. 1986b. Infant-carrying in a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer*: evidence for a polyandrous mating system. Em: M.T. de MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil, II*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- RYLANDS, A.B. 1987. Amazonian primate communities: their habitats and food resources. *Experientia*, 43: 265-279.
- RYLANDS, A.B. No prelo. Sympatric callitrichids: a study of the black tufted-ear marmoset, *Callithrix Luhl*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. Em: A.L. ROSENBERGER & A. MUSKIN (org.) *New World Monkeys: Comparative and Evolutionary Studies*. Alan R. Liss, Inc., New York.
- SNOWDON, C.T. & CLEVELAND, J. 1984. "Conversations" among pygmy marmosets. *American Journal of Primatology*, 7: 15-20.
- SOINI, P. 1982. Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatologica*, 39: 1-21.
- SOINI, P. No prelo. The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. Em: R.A. MITTERMEIER, A.B. RYLANDS, G.A.B. da FONSECA & A.F. COIMBRA-FILHO (orgs.) *The Ecology and Behavior of Neotropical Primates, II*. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- STACEY, P.B. 1979. Kinship, promiscuity and communal breeding in the acorn woodpecker. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 6: 53-66.
- STALLINGS, J.R. & MITTERMEIER, R.A. 1983. The black-tailed marmoset *Callithrix argentata melanura* recorded from Paraguay. *American Journal of Primatology*, 4: 159-163.
- STEIN, D.M. 1980. The nature and function of social interactions between infant and adult male yellow baboons, *Papio cynocephalus*. Tese de doutoramento, University of Chicago, Illinois.
- STEVENSON, M.F. 1976. Behavioural observations on groups of Callitrichidae with and emphasis on playful behaviour. *Jersey Wildlife. Preservation Trust. 13th Annual Report*, pp.47-52.
- STEVENSON, M.F. & RYLANDS, A.B. No prelo. The marmosets, genus *Callithrix*. Em: R.A. MITTERMEIER, A.B. RYLANDS, G.A.B. da FONSECA & A.F. COIMBRA-FILHO (orgs.) *The Ecology and Behavior of Neotropical Primates, II*. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- SUSSMAN, R.W. & KINZEY, W.G. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical and Anthropology*, 64: 419-449.
- TAUB, D.M. 1980. Female choice and mating strategies among wild barbary macaques (*Macaca sylvanus L.*). Em: D.G. LINDBURG (org.) *The Macaques: Studies in Ecology, Behaviour and Evolution*. Van Nostrand Reinhold, New York.

- TERBORGH, J. 1983. *Five New World Monkeys. A study in Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- TERBORGH, J. & GOLDIZEN, A.W. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddleback tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 16: 293-299.
- TRIVERS, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental Investment and sexual selection. Em: B. CAMPBELL (org.) *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Atherton, Chicago.
- VOGT, J.L., CARLSON, H. & MENZEL, E. 1978. Social Behaviour of a marmoset (*Saguinus fuscicollis*) group. I. Parental care and infant development. *Primates*, 19: 715-726.
- WATANABE, K. 1981. Variations in group composition and population density of the sympatric Mentawaiian leaf-monkeys. *Primates*, 22: 145-160.
- WISLOCKI, G.B. 1939. Observation on twinning in marmosets. *American Journal of Anatomy*, 64: 445-483.
- YONEDA, M. 1981. Ecological studies of *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus* with reference to habitat segregation and height preference. *Kyoto Univ. Overseas Research Reports of New World Monkeys (1981)*: 43-50. Kyoto University Primate Research Institute.
- YONEDA, M. 1984. Comparative studies on vertical separation, foraging behavior and traveling mode of saddle-backed tamarins (*Saguinus fuscicollis*) and red-chested moustached tamarins *Saguinus labiatus*) in northern Bolivia. *Primates*, 25: 414-422.
- ZEVELOFF, S.I. & BOYCE, M.S. 1980. Parental investment and mating systems in mammals. *Evolution*, 34: 973-982.

O ESTUDO DE CAMPO DO “MICO-ESTRELA” CALLITHRIX PENICILLATA DO PLANALTO CENTRAL BRASILEIRO

8

*Dóris Santos de Faria**

A natureza se expressa através dos processos diversos que atuam sobre os animais e determinam as diferentes formas de adaptação destes ao ambiente em que vivem. Estudar os animais em seu ambiente natural permite ao homem não só conhecer estes processos e exercer algum tipo de controle sobre mecanismos vitais como, principalmente, conhecer a história natural e evolutiva dos grupos zoológicos com os quais detém similaridades biológicas.

O projeto de estudar o “mico-estrela” (*Callithrix penicillata*) do centro-oeste brasileiro que estamos levando adiante, desde 1984, visa apreender, de um lado, a dimensão bio-psicológica dos animais e, de outro, aspectos que podem ser desvendados através de análise descritivo-explicativa de ciência natural. O projeto segue, de início, uma fase basicamente descritiva, levantando dados sobre a biologia e o comportamento dos animais nas matas ciliares em que vivem. Posteriormente, orientar-se-á para a experimentação, tanto em cativeiro como no campo.

Percebe-se a importância destes estudos em diversos aspectos. O conhecimento da reprodução do sagüi pode possibilitar inferências a respeito da reprodução humana além de proporcionar novos conhecimentos sobre processos reprodutivos em geral. A estrutura social familiar da espécie parece ser um modelo privilegiado para o estudo de relações tipicamente familiares, como as humanas, além de apresentar interesses do ponto de vista da compreensão de estruturas sociais diferentes, em outros primatas. A discussão recém aberta acerca da monogamia e/ou poliandria constitui o ponto atual de maior relevo no estudo da espécie (ver Rylands, neste volume). A utilização de estratégias alimentares específicas coloca

* Departamento de Biologia Animal. Universidade de Brasília.

em evidência questões fundamentais sobre adaptação animal, sobre aspectos gerais da ecologia local, das características da vegetação do país e mesmo sobre a evolução não só da espécie como de grupos zoológicos mais primitivos do continente. Vê-se, assim, a amplitude e importância dos temas a serem abordados por qualquer projeto mais abrangente, multidisciplinar, sobre este pequeno animal, com cerca de 300 g quando adulto, habitante quase invisível das matas do centro-oeste brasileiro, mais parecido com um roedor, só que excepcionalmente ágil, curioso e inteligente, com padrões muito complexos de comportamento, animal concebido como um dos primatas menos evoluídos, em comparação com os grandes símios e o homem, mas que possui inúmeras similaridades com estes.

O presente trabalho abordará, de forma didática, os dados mais genéricos a respeito de *Callithrix penicillata*, obtidos no início do programa de estudo, a partir de 1984.

QUESTÕES PARA A ANÁLISE

As grandes questões afetas ao estudo de campo com primatas são abordadas, através de análises intra e interespecíficas, a partir de 3 condições: (A) *mesmas* espécies em *diferentes* habitats (e/ou condições particulares), (B) espécies *diferentes* em habitats *similares* e (C) *mesmas* espécies em habitats *similares*. O estudo do mico-estrela pode contribuir para o conhecimento de todas estas questões. Em termos mais específicos, permitirá a análise das semelhanças e diferenças do animal em relação aos grupos zoológicos e adaptações diversas numa amplitude ambiental que vai da mata Atlântica até a caatinga, se considerarmos o grupo genérico.

Outras questões sobre a vida do animal têm relevância e mereceriam análise: - Modelo familiar: monogâmico, nuclear ou estendido, poliândrico? - Reprodução sazonal? - Existem mecanismos para o controle do tamanho do grupo? - Que tipos de cooperação ocorrem na criação dos filhotes? - Que funções têm os diferentes sinais vocais? - O grupo social é íntegro ou fracionado? Qual a dinâmica? - Qual a amplitude da diferenciação comportamental dentro do grupo? - Que comportamentos mantêm a hierarquia? Diferem, neste aspecto, machos e fêmeas? - E a gominivoria uma adaptação às deficiências de recursos alimentares? etc. etc.

O modelo geral

A Figura 1 abaixo apresenta os tipos de dados descritivos a serem obtidos através do estudo. Compõem, de modo genérico, dois grandes conjuntos: um de teor mais tipicamente ecológico, outro abordando aspectos mais específicos da

biologia e do comportamento. Deverão ser analisados de forma a proporcionar seis níveis de conclusões: a respeito da família calitriquídea, do gênero, da espécie, do grupo social, das classes sexo-etárias e dos indivíduos.

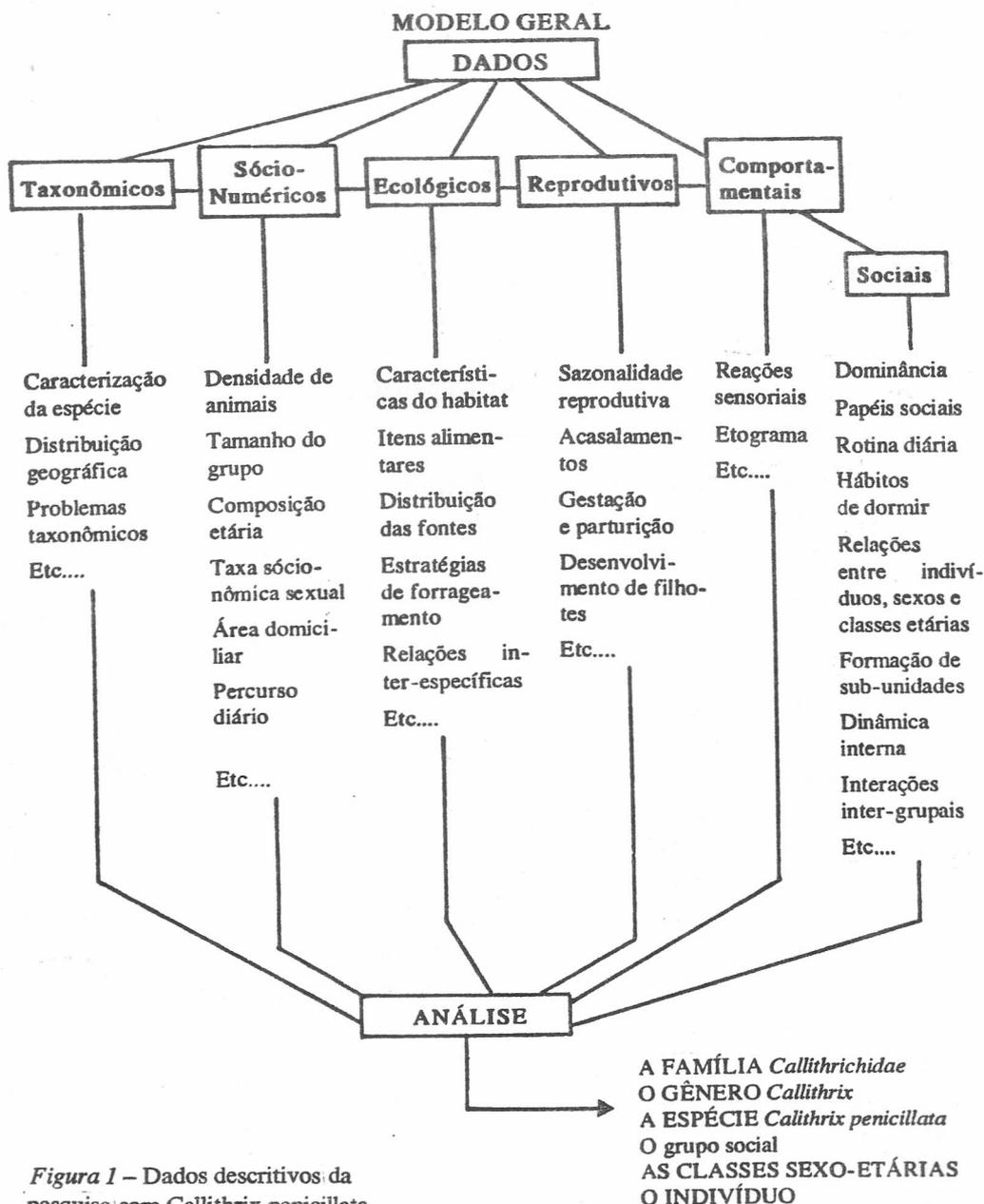


Figura 1 - Dados descritivos da pesquisa com *Callithrix penicillata*.

O tamanho do grupo pode variar, mesmo quando a observação é feita no mesmo ambiente, ou quando é de um mesmo grupo, ao longo do tempo, como mostram nossos resultados, obtidos na Mata Ciliar do Córrego Capetinga (Fazenda Água Limpa/UnB, Brasília, tabela 2)

Tabela 2 – Tamanho de grupos de *Callithrix penicillata* observados na Mata Ciliar do Córrego Capetinga (Brasília).

GRUPO	TAMANHO	CONSTITUIÇÃO
A	2 a 8	desde casal sem prole ou com 1 a 2 filhotes até 6 adultos, com 1 a 2 filhotes.
B	10 a 13	3♂♂, 2♀♀, 3♀♀ sub-adultas, 3♂♂ juvenis e 2 infantis.
C	15	
D	3 a 11	9 adultos e sub-adultos, 1 juv e 1 inf.
E	2	
“Capão”	7	-

A composição do grupo também varia. Em sua constituição mais completa, compõe-se de 2 a 3 machos e 2 a 3 fêmeas adultos, mais a prole de 1 a 2 sub-adultos, 1 a 2 juvenis e 1 a 2 infantis, resultantes da parturição de gêmeos. O grupo pode assim variar do casal sem prole (como deve ocorrer em grupos em formação) até 7 a 12 animais, se contiver os gêmeos de todas as classes etárias das últimas três gerações. Acréscimos são possíveis, tanto de parentes como de animais transeuntes. Os decréscimos se devem a mortes, migrações ou aos nascimentos, poucos frequentes, de um só animal. A composição diversa dos grupos sugere que a unidade social possa variar desde a família monogâmica (nuclear ou estendida) até formas promíscuas. Estas variações talvez se devam ao aumento do tamanho do grupo. Resta saber que mecanismos atuam para impedir que não haja alteração nos limites mais extremos do grupo. Passa a ser fundamental obter-se dados sobre migração de indivíduos e sobre a formação de novos grupos.

Metodologia geral

Os quatro grandes tipos de métodos usados em qualquer estudo de primatas no campo, são, do mais geral para o mais específico: (1) *método geral*: observação direta dos animais, com registro do local em que se encontram e dos comportamentos exibidos; (2) *métodos próprios à temática abordada*, cada qual com objetivos distintos, visando informações sobre: tamanho do grupo (contagens), constituição do grupo (registro dos membros e classes sexo-etárias), área domiciliar (estudos de vegetação e clima, plotagem em mapa), área nuclear, uso de recursos (ocorrências, coleta e identificação do material, análise da disponibilidade), reprodução, comportamento social (registros matriciais, sequenciais) etc. (3) *métodos seletivos* dos grupos a serem estudados; (4) *métodos específicos* ao estudo, que nada mais são do que adaptações dos procedimentos mais gerais às condições específicas do local e tema de estudo.

RESULTADOS

Tamanho e composição do grupo

Os dados da literatura para o gênero *Callithrix* são muito variados. A amplitude dos grupos vai de 3 a 15 indivíduos, como podem ser vistos na tabela 1.

Tabela 1 – Amplitude de grupos de macacos do gênero *Callithrix*.

ESPÉCIE	TAMANHO DE GRUPO	CONSTITUIÇÃO DO GRUPO	REFERÊNCIA
<i>C. aurita</i>	6-8	2♂♂, 2♀♀ e 2 juvenis	Muskin, 1984
<i>C. flaviceps</i>	4-8	—	Coimbra-Filho <i>et al.</i> , 1981
<i>C. jacchus</i>	3-7	2♂♂, 2♀♀ e 2 juvenis	Maier <i>et al.</i> , 1982
	8	2♂♂, 2♀♀, 1 juv., 1 inf + 2 gêmeos	Alonso, 1984
<i>C. penicillata</i>	2-8	2 a 3 adultos, sub-adultos e jovens	Fonseca <i>et al.</i> , 1980
<i>C. argentata</i>	5-14	—	Stevenson Rylands, <i>no prelo</i>
<i>C. humeralifer</i>	9	3♂♂, 3♀♀, 1♀ sub-ad. 1 juv., 1 inf.	Rylands, <i>no prelo</i>

Reprodução

Os dados da literatura mostram que, em cativeiro *Callithrix* não apresenta sazonalidade reprodutiva. Só uma fêmea é reprodutora e os nascimentos ocorrem em intervalos de 5 meses. Para Herskovitz (1977), a sazonalidade existiria no campo, com uma estação de nascimento no final da seca e no começo da estação úmida, e uma estação de acasalamento em fins da estação úmida e início da seca.

O nascimento de animais no único grupo que estudamos intensivamente foi sempre de gêmeos e ocorreu em jul/ago 83, jan/84 e set/84, com intervalo de 159 dias entre os nascimentos. O padrão global dos diversos grupos da mata estudada parece confirmar dois picos, com ocorrências de julho a outubro e de dezembro a março. Uma única fêmea pariu, e cópulas pós-concepcionais foram observadas até 2 meses após o nascimento de filhotes. A sazonalidade destes animais não segue o padrão - com estações delimitadas de acasalamento e nascimentos - dos primatas do velho mundo. As concepções devem ocorrer tão logo as fêmeas tenham parido; e elas gestam enquanto amamentam. Assim, são duas as estações anuais de nascimento e no fim da estação de chuva, coincidindo o período de maior abundância alimentar com o desenvolvimento inicial da prole.

Quanto aos acasalamentos, os dados não permitem supor que tenham uma estação delimitada. Não se sabe se as cópulas pós-concepcionais foram contínuas ao longo do ano; se ocorressem somente nos primeiros meses após a concepção, as estações de nascimentos e acasalamentos se confundiriam, pelo menos no início do período.

Organização social

A concepção mais tradicional da organização social dos calitriquídeos é a de família nuclear, composta de casal mais prole recente, com territorialidade. Os dados para *Callithrix* indicam a possibilidade de variação quanto à organização social e para *Sagüinos* a família nuclear não é o padrão único. A literatura indica também a necessidade de rever-se as noções de territorialidade e de monogamia (Kleiman, 1977).

Para espécies como *C. jacchus*, *C. humeralifer*, *S. mystax*, *S. fuscicollis*, observa-se poliandria, fazendo crer que a organização possivelmente comum a todos os calitriquídeos deva consistir de um sistema monogâmico-poliândrico flexível, conforme hipótese de Terborgh, relatada por Rylands (presente volume). Segundo este autor, as evidências em favor da poliandra seriam várias: composição

muito variada dos grupos, benefícios para a fêmea reprodutora (ela dispõe então de auxiliares para o carregamento dos filhotes), grupos maiores com juvenis carregando menos, machos subordinados continuando férteis, incerteza de paternidade e prole gêmea dizigótica.

Nossos registros indicam monogamia em grupos menores, possivelmente em formação ou grupos recentes. Mas não excluem a possibilidade de poliandria em grupos maiores, dada a sua composição em número de adultos.

Área domiciliar e densidade de animais

Rylands (1984) coloca a hipótese de que a área domiciliar deve ser maior para animais de dieta mais frugívora, como o amazônico *humeralifer*, intermediária para o atlântico *kuhli* e menor para os animais de dieta mais exudatívora, como o nordestino *jacchus* e para o habitante dos certados *penicillata*, estes últimos vivendo em vegetação mais pobre do que as espécies anteriores. Concebe-se como padrão geral a sobreposição de áreas dos grupos. A densidade de animais deve variar de acordo com o tipo de vegetação: maiores densidades ocorrendo mais em áreas perturbadas e matas secundárias do que em florestas mais preservadas de galerias e mais nestas do que nas florestas primárias (Stevenson e Rylands, no prelo).

Assim a distribuição das densidades seria bastante similar entre *jacchus* e *penicillata*, este último menos denso nas matas do sul da Bahia (*C. p. kuhli*) do que nas matas do Planalto Central (*C. p. penicillata*). *C. humeralifer* seria o de menor densidade. A tabela 3 mostra que as formas amazônicas (*C. humeralifer*) e atlânticas (*C. aurita* e *C. p. kuhli*) são realmente as menos densas, e que *C. penicillata* e *C. jacchus* têm densidades similares.

Nossos dados (Faria, 1986 e Santec et al. em preparação) mostram haver uma tendência de as densidades aumentarem conforme sejam devastadas as áreas. Diferenças interespecíficas, quanto à densidade, podem ser encontradas.

Para espécies mais exudatívoras, a densidade de grupos é maior possivelmente porque, ao utilizarem árvores para a ingestão de goma, em um padrão concentrado acabam ocupando áreas menores: um número maior de grupos pode ocupar uma área de determinada extensão, em comparação com espécies mais frugívoras.

Habitat e recursos alimentares

Os sagüis vivem nas matas ciliares que bordeiam os córregos, utilizando também os cerradões e cerrados propriamente ditos, onde vão atrás de frutos sil-

Tabela 3 – Densidades de macacos do gênero *Callithrix*.

ESPÉCIE	ÁREA DOMICILIAR DE GRUPOS SOCIAIS (Grupo/ha)	DENSIDADE DE ANIMAIS (indivíduos/ha)	Nº DE GRUPOS/Km ²	REFERÊNCIA
<i>C. humeralifer</i>	18-25 ha	0.8	0.4 a 5(*)	Rylands, 1986
	13,75 ha			Rylands, 1981 Stevenson e Rylands, <i>no prelo</i>
<i>C. aurita</i>	25 a 40 ha	0.15	3	Torres, 1983
	- 11,5 ha	0,52		Muskin, 1984
<i>C. penicillata</i>		0.60(**)		Stevenson e Rylands, <i>no prelo</i>
	2.5 ha	0.3 a 0,5		Fonseca <i>et al</i> , 1980
	0.38 a 1.8 ha	2 a 8		Santee <i>et al</i> , <i>in prep</i>
	3.5 ha	3	50	Faria, <i>no prelo</i>
		3 a 5	25	Faria, <i>em prep</i>
<i>C. jacchus</i>	2 a 5 ha	1		Maier <i>et al</i> , 1982
	0.5 ha	8		Stevenson e Rylands, <i>no prelo</i>

(*) Maior em áreas perturbadas e mata secundária e menor em floresta primária.

(**) *C. penicillata kuhli*.

vestres. Alimentam-se de frutos, flores, exsudatos, insetos e pequenos vertebrados. Animais que habitam áreas excessivamente devastadas podem ainda utilizar eventualmente folhas jovens. Parecem ter um uso maior da goma na estação seca, embora ela seja aproveitada o ano inteiro. Parecem selecionar os exemplares arbóreos para a retirada do exsudato, como no caso de *Taparira guianensis* (em nossa área de estudo), principal fonte de exsudato, e da qual só utilizam 10% dos

exemplares, quase todos concentrados no mesmo bosque. A preferência por esta espécie foi explicada em termos do custo da resposta de efetuar feridas no tronco: os canais são mais superficiais e sua casca é mais macia.

Adaptam-se muito bem às áreas perturbadas e parecem preferir matas secundárias. Nossos dados (Faria, no prelo) mostram a acentuada adaptação destes animais à mata em que vivem: as espécies vegetais mais importantes na mata são também as mais importantes para a sua alimentação.

A distribuição de *humeralifer* na área domiciliar varia ao longo do ano em função da disponibilidade alimentar (Rylands, 1986). Na estação úmida, ocupam uma área maior e desfrutam da maior diversidade em espécies vegetais. Dados preliminares nossos com *penicillata* indicam variações sazonais na utilização da área domiciliar: na estação chuvosa, as áreas mais frequentadas foram as que continham taxas mais altas de espécies frutíferas, tipicamente sazonais, além de uma área com alta taxa de gomíferas e frutíferas. Esta última área era também a mais frequentada na estação seca, complementada então por área com somente alta taxa de gomíferas. A movimentação dos animais no habitat parece mesmo ser orientada para os estímulos alimentares visíveis. As atividades parecem ser uniformes enquanto durar a fonte, há até uma tendência para as visitas ocorrerem nos mesmos períodos do dia.

Dada a variação da vegetação, poucas espécies alimentares são comuns aos grupos diferentes de sagüis. Os frutos ingeridos por *penicillata* não ocorrem no habitat de *kuhli*, nem de *jacchus*, mas *penicillata* e *humeralifer* podem ter em comum os frutos de *Protium* sp, *Salacia* sp, e *Cecropia* sp. As espécies das quais os macacos ingerem flores são diferentes para diferentes grupos, exceto no caso de *Terminalia* sp que *penicillata* ingere e que existe no habitat de *jacchus* (embora não tenha sido relatada sua ingestão por esta espécie). *T. guianensis* é uma espécie da qual *penicillata* assim como *jacchus* e *humeralifer* extraem exsudato. Apesar das diferenças na vegetação, os hábitos comportamentais parecem ser os mesmos. Diferenças na dimensão frugívoros-insetívoros-exsudatívoros por si não devem ser consideradas como diferenças específicas, mas sim como expressões idênticas de um padrão comum a todo o gênero e que funciona com estratégia comum para enfrentar diferentes ambientes.

As variações de um padrão comum ao gênero não são observadas apenas no caso da alimentação. Podemos entender de forma análoga as variações em tamanho e constituição dos grupos, na área domiciliar, e na densidade de animais e de grupos. O grande mistério na compreensão desses macacos reside nas diferenças que são tipicamente de espécie. As principais diferenças encontradas até agora podem ser explicadas em função da variação ambiental, sem que necessariamente

se tenha que lançar mão de diferenças em padrões fixos de ação. Estas questões, que são de interesse geral, já subsidiaram estudos comparativos entre *jacchus* e *penicillata* feitos por Faria e Alonso (Alonso et al., no prelo; Faria e Alonso, manuscrito não publicado).

Alguns padrões de comportamento

As informações que seguem dizem respeito, salvo exceções indicadas, às nossas observações no campo com *penicillata* (as observações em outras espécies, especialmente em *jacchus*, foram em geral feitas no cativeiro). Nesse nível de exame, a expectativa é que não existam diferenças significativas entre espécies.

(a) **Rotina diária.** Parece consistir da seguinte seqüência. Tão logo acordam, em torno da 6.30, os sagüis se dedicam ao forrageamento de goma. É frequente, contudo, que fiquem tomando um pouco de sol antes de iniciarem sua locomoção. O forrageamento dos diversos itens é executado até cerca das 10.00, quando tem início o período de descanso, cuja duração varia de acordo com a estação do ano e que geralmente termina em torno das 15.00. Durante o repouso, notam-se atividades de catação, dormir, e às vezes pequenos deslocamentos no habitat. O forrageamento é reiniciado à tarde, e dura até pouco antes ou depois das 18.00, dependendo do por do sol. Os animais dirigem-se, no fim do dia, para a árvore de dormir, de onde só saem no dia seguinte.

(b) **Dormir.** Podem dormir juntos ou separados, principalmente em duas sub-unidades. Utilizam "ocos" das árvores ou suas forquilhas. Dormem encostados uns nos outros, formando um conjunto que mais parece uma bola de pelos.

(c) **Locomoção de grupo.** Ela pode ser feita de dois tipos: o primeiro, padrão em fila indiana utilizado pelos macacos para se dirigirem ao local de dormir, dele se afastarem ou, ainda, em situações de fuga; o segundo, locomoção dispersa, é mais utilizado durante o forrageamento, ao longo do dia, assim como em situações de pânico intenso. Em áreas muito devastadas, onde ocorrem mais interações inter-grupais, um grupo pode penetrar na área domiciliar de outro e atravessá-la. Neste caso, é usado o padrão em fila (Melo e Faria, manuscrito não publicado).

(d) **Vocalizações.** Já foram identificados 13 tipos diferentes de vocalizações, associados a pelo menos quatro contextos: descanso, forrageamento, alarme e briga (Santee et al., em preparação).

(e) **Padrões alimentares.** (1) Ingestão de exsudatos. O animal fere o tronco da árvore e passa a visitar cotidianamente estes "furos" por onde o exsudato passa

a escorregar. A sequência de padrões é lambe e/ou raspa e/ou esfrega genitais (Santee e Faria, 1985). Após mastigar e/ou engolir, o macaco pode cuspir a casca fora.

(2) Ingestão de frutos. Quando o fruto está afastado, o animal firma-se nas patas posteriores e usa os membros anteriores como extensores do corpo. Quando o fruto está próximo, ele o pega mais frequentemente com a boca. A sequência básica, de posse do fruto, é morder, mastigar, engolir e inspecioná-lo diversas vezes, girando-o, entre surtos ingestivos. A eficiência manipulatória é afetada: pelo tamanho do fruto, que, frequentemente, acaba caindo no chão (Faria, em preparação).

(3) Ingestão de presas animais. Vimos ingestão de formigas, louva-a-deus, aranhas, gafanhotos, grilos, larvas e muito provavelmente, ovos de pássaros. O sagüi costuma procurar as presas nas folhas, galhos, cascas e buracos dos troncos. Come primeiro a cabeça e depois o corpo. Asas e eventualmente os intestinos não são ingeridos (Stevenson e Rylands, no prelo).

(4) Ingestão de folhas. Exigiria especializações fisiológicas nos intestinos e estes animais não as têm. No entanto foi vista em animais que habitam áreas excessivamente devastadas, possivelmente frente à deficiência protéica de sua dieta (Melo e Faria, em preparação).

(5) Ingestão de água. Até o presente, só foi avistada em animais do grupo que ocupa uma área muito devastada e, assim mesmo, somente no período mais seco do ano (jun/jul): os macacos descem até o chão e bebem a água de uma nascente. Animais de outro grupo foram vistos lambendo folhas, o que pode representar outra forma de ingestão de água.

Fracionamento diuturno do grupo social

Nossos dados ainda são preliminares, mas parecem indicar a existência de variações, ao longo do dia e dos períodos, na integridade espacial do grupo de sagüis. Este pode ser visto tanto fracionado, com uma dinâmica de fusões/fissões ao longo do dia, como íntegro, principalmente nas horas de dormir.

No grupo de 10 animais, foram observados conjuntos de 1 a 3 ou 4 indivíduos, distantes entre si de mais de 25 metros, capazes de se juntar em conjuntos de 3 a 6 indivíduos (este tipo de observação foi mais frequente logo depois da captura e soltura dos animais e pode ter como causa a fuga em relação ao observador).

Após os nascimentos, parece que os animais se locomovem menos, sendo frequente o fracionamento do grupo em duas sub-unidades, uma contendo o casal reprodutor, além de outros adultos e os neonatos, num total de 7 animais; e distante de mais de 300 metros do núcleo reprodutor do grupo. Passado algum tempo, cerca de um mês após o nascimento, o grupo íntegro passa a ser visto com mais frequência.

É precário nosso conhecimento do que venha a ser um grupo social neste gênero: é possível que distorções surjam pelo fato de uma sub-unidade ser tomada pelo próprio grupo (Faria em preparação).

CONCLUSÃO

Países tropicais não dispõem sempre de condições para realizar trabalhos acadêmicos-experimentais competitivos na ciência contemporânea, mas podem empreender, criativamente, estudos naturalísticos, que além de seu valor descritivo, otimizam o valor explicativo dos dados colhidos. A junção campo-cativeiro e descrição-explicação deverá vir a ser a linha de atuação mais eficaz, centrando-se de preferência (porém não exclusivamente) em hipóteses levantadas na própria investigação naturalística.

Esta filosofia de trabalho orienta nossos estudos com o mico-estrela, na Universidade de Brasília. Esperamos que os experimentos de campo e de cativeiro, feitos dentro do contexto mais amplo do estudo na natureza, venham a constituir, em Brasília, a base para a obtenção de um corpo de conhecimentos relevantes do ponto de vista primatológico.

REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods *Behaviour*, 49, 227-67.
- ALONSO, C. 1984. Observações de campo sobre o cuidado à prole e o desenvolvimento dos filhotes de *Callithrix jacchus jacchus*. Em: M.T. MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- ALONSO, C., FARIA, D.S., LANNGUTH, A. & SANTEE, D.P., *no prelo*. Variação da pelagem na área de intergradação entre *Callithrix jacchus* e *Callithrix penicillate*. *Revista Brasileira de Biologia*.

- COIMBRA-FILHO, A.F. MITTERMEIER, P.A. & CONSTABLE, I.D. 1981. *Callithrix flaviceps*. (Thomas, 1903) recorded from Minas Gerais, Brazil (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia*, 41: 141-147.
- FARIA, D.S. 1984a. Aspectos gerais do comportamento de *Callithrix jacchus penicillata* em mata ciliar do cerrado. Em: M.T. MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- FARIA, D.S. 1984b. Uso de árvores gomíferas do Cerrado por *Callithrix jacchus penicillata*. Em: M.T. MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- FARIA, D.S., *no prelo*. Tamanho, composição de grupo e área de vivência (*home-range*) do sagui (*Callithrix jacchus penicillata*) na mata ciliar do Córrego Capetinga, Brasília, DF. Em: *A Primatologia no Brasil II*.
- FARIA, D.S., *em prep.* Observações de *Callithrix penicillata* na natureza. (título provisório). Tese de doutoramento, USP, São Paulo.
- FARIA, D.S. & ALONSO, C. *manuscrito não publicado*. Comparação entre as feridas feitas ao tronco da espécie arbórea *Tapirira guianensis* por saguis do Planalto Central (*C. j. penicillata*) e do Nordeste Brasileiro (*C. j. jacchus*).
- FONSECA, G.A.B., LACHER Jr., T.E., ALVES Jr. C. & MAGALHÃES-CASTRO, B. 1980. Observações preliminares em "*Callithrix jacchus penicillata*" (Primates, Callitrichidae). Em: Anais do Congresso de Zoologia de Mossoró, Natal, RN.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an introduction to Primates*, Vol. 1. University of Chicago Press. Chicago of London.
- KLEIMANN, D.C. 1977. *The Biology and conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- MAIER, W. ALONSO, C. & LAUGUTH, A. 1982. Field observations on *Callithrix jacchus*
- MELO, M.M. & FARIA, D.S., *em prep.* Algumas variações quanto aos itens alimentares ingeridos por *Callithrix jacchus penicillata* em mata ciliar do cerrado.
- MELO, M.M. & FARIA, D.S., *em prep.* Permuta temporária de área e indivíduos entre grupos de *Callithrix penicillata* em áreas devastadas do cerrado.
- SANTEE, D.P. & FARIA, D.S. 1985. Alguns dados sobre os padrões de comportamento utilizados pelos saguis (*Callithrix jacchus penicillata*) na retirada do exudato. *Psicologia*, 11: 65-74.
- SANTEE, D.P., MELO, M.M. & FARIA, D.S. *em prep.* Estudo de grupos sociais de *Callithrix jacchus penicillata* em áreas devastadas de mata ciliar do cerrado.
- STEVENSON, M.F. & RYLANDS, A.B. *no prelo*. The marmoset monkeys, genus *Callithrix*. Em: *Ecology and Behaviour of neotropical primate II*. W.W.F., Belo Horizonte.
- RYLANDS, A.B. 1981. Preliminary field observation on the marmoset, *Callithrix humeralifer intermedius* (Hershkovitz, 1977) at Dardanelos, Rio Aripuanã, Mato Grosso. *Primates*, 22: 46-59.
- RYLANDS, A. 1986. Ranging behaviour and habitat preference of a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). *Journal of Zoology London (A)*, 210: 489-514.
- RYLANDS, A. *no prelo*. Infant - carrying in a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer*: evidence for a polyandrous mating system. Em: *A Primatologia no Brasil II*.

ESTUDO DE SEPARAÇÃO EM PRIMATAS

9

*Maria Emília Yamamoto**

Os primatas, vivendo em grupos naturais ou em ambientes adequados de laboratório, em interação com outros animais, desenvolvem o que se convencionou chamar de competência social (Suomi, 1982). Esta competência envolve um repertório social extremamente complexo, adequado às diferentes situações que um primata pode enfrentar, e requerendo diferentes tipos de respostas: ora agressão, ora ameaça, ora submissão; interações mais amistosas envolvendo "grooming" e contato físico; comportamento de corte e cópula quando diante de um parceiro de outro sexo. À parte sua determinação genética, o desenvolvimento da competência exige uma certa experiência social que o animal adquire em interação com vários indivíduos no seu ambiente, ao longo de seu desenvolvimento.

Algumas intervenções, no entanto, podem prevenir o aparecimento pleno dessa competência, produzindo animais que mostram parte ou todo seu repertório social inadequado. Talvez a mais estudada dessas intervenções tenha sido a separação social.

Os primeiros a chamar a atenção para os efeitos deletérios da separação social foram Spitz (1946) e Bowlby (1960) ao observarem crianças humanas separadas de suas mães. Esses autores relatam uma resposta que se caracteriza por reação inicial de agitação, que Bowlby chamou de "protesto", seguida de tristeza e retraimento social, chamada de "depressão" e um certo "afastamento" em relação à mãe quando da reunião.

* Setor de Psicologia - CB. Universidade Federal do Rio Grande do Norte - Natal.

Não se passou muito tempo antes que o primata não humano fosse apontado como um modelo interessante para o estudo de intervenções de separação. O primeiro desses estudos foi o de Seay, Hansen e Harlow (1962), no qual macacos *rhesus* de 6 meses foram separados de suas mães por um período de 3 semanas e vários dados coletados antes, durante e após a separação. Os resultados foram bastante semelhantes aos descritos por Bowlby (1960) e Spitz (1946) em crianças humanas, pelo menos no que diz respeito às duas primeiras fases. Imediatamente após a separação, os filhotes mostraram intensa vocalização e aumento acentuado de locomoção (protesto); dentro de poucos dias, no entanto, o comportamento desses filhotes mudou radicalmente, evidenciando diminuição geral da atividade e colapso postural, nunca observado antes da separação (depressão). Após a reunião, no entanto, mãe e filho mostraram altos índices de contato físico e interação, ao contrário do que foi observado em crianças humanas.

Esses resultados estão, de maneira geral, de acordo com os de estudos posteriores (Hinde, et al, 1966; Jones & Clark, 1973; Schlottmann & Seay, 1972), que trabalharam com o macaco *rhesus* e outras espécies do Velho Mundo.

Estes estudos acrescentaram à descrição da reação à separação uma terceira fase, que ocorre quando a separação se prolonga por mais de 3 semanas, que é a gradual recuperação do filhote. Esta fase se caracteriza por interação com o meio físico e social, que se inicia em níveis muito baixos, mas gradualmente atinge os mesmos níveis do período pré-separação.

A partir de então, vários outros estudos de separação foram realizados com primatas, desvendando o papel de um conjunto de variáveis que não foram esclarecidas nos primeiros trabalhos.

Algumas das primeiras variáveis estudadas foram espécie, ambiente social da separação, e a presença de substitutas. Rosenblum e Kaufman (1968) compararam duas espécies de macacos criados em cativeiro, que têm comportamento social bastante diverso: *Macaca nemestrina* ("pigtailed") e *Macaca radiata* ("bonnets"). A maior interação social da *M. radiata* quando comparada à *M. nemestrina* é acompanhada por cuidados à prole bastante diferenciados nas duas espécies: as mães "bonnet" se mostram mais tolerantes em relação a seus filhotes, punindo-os e restringindo-os menos do que as mães "pigtail". Em consequência, o infante "bonnet" é aparentemente mais seguro e menos dependente de sua mãe do que o "pigtail". Este processo diferencial de desenvolvimento tem papel importante nas reações da mãe e filhote a situações variadas em que se possam ver envolvidos. Considerando essas diferenças, Kaufman e Rosenblum (1969) separaram filhotes de *M. nemestrina* e *M. radiata* de suas mães, e obtiveram os seguintes resultados no primeiro dia os filhotes das duas espécies mostraram agitação intensa,

através de gritos e movimentação constante, caracterizando a fase de protesto. Em seguida, os "pigtaills" apresentaram os comportamentos referentes à fase de depressão por 5 ou 6 dias, entrando em seguida em um processo de recuperação. Os filhotes "bonnets", no entanto, conseguiram manter contato ventroventral com outras fêmeas do grupo, na mesma proporção em que mantinham com as mães, não apresentando comportamento característicos de depressão. Os filhotes de *M. radiata*, portanto, não apresentaram a sequência característica agitação-depressão-recuperação, presente nas outras espécies até então estudadas, e nos filhotes de *M. nemestrina*. A ausência desta reação nos "bonnets" foi atribuída à organização social diferencial, e à presença de substitutas.

À época desses estudos, tentou-se explicar a ausência da resposta à separação em *M. radiata* através de uma pretensa imunidade à depressão, específica à espécie, ou através de laços mais frouxos de apego entre mãe e filhote, também característicos da espécie. Kaufman e Stynes (1978), porém, respondem brilhantemente a essas interpretações, induzindo depressão em um filhote "bonnet", pelo artifício de mudar seu grupo social, compondo-o somente de espécimes de *M. nemestrina*. Evidencia-se, portanto, a adaptação de cada espécie, que propicia e molda comportamentos que aumentarão as possibilidades de sobrevivência.

Coe & Levine (1981) e Dolhinow (1980) relatam adoção após separação da mãe, respectivamente em *Saimiri sciureus* (macaco de cheiro) e *Presbytes entellus* (langur), sem manifestação de depressão comportamental na maioria dos filhotes separados.

Estes resultados, semelhantes aos de Kaufman e Rosenblum com relação aos "bonnets", sugerem que a organização social da espécie e a presença de substituta é de fundamental importância na reação do filhote à separação. Coe & Levine (1981), no entanto, observaram que os filhotes, embora não mostrando sinais comportamentais de depressão, apresentaram uma elevação da taxa de cortisol no plasma tal como os filhotes deprimidos. Isto sugere que a presença de substitutas, provavelmente atenua, mas não suprime completamente a ausência da mãe.

A variação na reação à depressão tem sido também atribuída a variáveis pré-separação, que são inerentes à relação mãe-filhote. Bowlby (1973) sugere que crianças que mostram um "apego ansioso" à mãe, isto é, que se mostraram agarradas e possessivas, negando-se a vê-las afastarem-se, ainda que por pouco tempo, são mais prováveis de serem afetadas por separações do que crianças que mostram apego de forma mais "segura", sem angústia. Em macacos, o "apego ansioso" se manifestaria em filhotes com mães punitivas e restritivas. Estes comportamentos da mãe revelam um índice de tensão na relação mãe-filhote que, quanto mais alto, mais provável de induzir respostas profundas de depressão no filhote, quando da

separação (Hinde & Spencer-Booth, 1971). Isto foi essencialmente o que ocorreu nos estudos de Kaufman & Rosenblum (1969) onde os filhotes de "pigtaills", cujas mães eram mais punitivas, mostraram uma reação mais severa do que os "bonnets", cujas mães eram mais permissivas. Em estudo anterior, Rosenblum & Kaufman (1968) se referem a um filhote "pigtail" que não apresentou depressão. Sua mãe era a fêmea dominante, o que lhe permitia acesso aos outros membros do grupo, com menor restrição por parte da mãe. Para este filhote em particular, o ambiente pré-separação era tão permissivo quanto o dos "bonnets" em função da posição social de sua mãe. Daí a ausência de depressão.

O ambiente de separação também pode variar em relação a outros aspectos além da presença de substitutas. Um grupo de pesquisadores da Universidade de Cambridge investigou as diferenças na reação à separação mãe-filhote, quando um ou outro era removido do grupo social, ou o efeito da remoção de ambos sem separação (Hinde & Davis, 1972; McGinnis, 1978). Observou-se que o efeito é complexo: o animal que é removido do grupo apresenta forte reação. Nesse sentido, o filhote que é removido e separado de sua mãe, apresenta uma reação de depressão mais severa do que aquele que é separado e deixado no grupo; por outro lado, aquele que tem a mãe removida apresentará maiores dificuldades na reunião, pois a mãe, ao voltar, deve reatar todas as suas relações sociais. Dessa forma ela tem pouco tempo para dar atenção ao filhote e auxiliar sua readaptação. A remoção de ambos afeta pouco ao filhote, e à mãe da mesma forma que quando da remoção e separação, no que diz respeito à sua posição no grupo. Estes resultados vêm evidenciar que a resposta à separação é complexa e se refere a vários aspectos do ambiente. Além disso, evidenciam a natureza recíproca da relação mãe-filhote, e seu efeito na reação à separação.

Outra variável bastante estudada é idade dos filhotes na época de separação. Variações de idade na faixa do 1 ano de vida não parecem ser responsáveis pelas diferenças encontradas na reação à separação (Mineka & Suomi, 1978; Suomi & al, 1983). No entanto, uma vez que a remoção da mãe priva o filhote de seu principal meio de acesso ao ambiente social, previa-se que macacos juvenis teriam melhores condições para lidar com essa situação, pois não são tão dependentes de suas mães, e dispõem de uma rede de relações sociais alternativas. A separação da mãe, nesse sentido, poderia ser estressante, mas não deveria levar à resposta característica de protesto-depressão. Bernstein e Dobrofsky (1981) separaram macacos "pigtaills" juvenis de suas mães e não observaram a resposta de protesto-depressão ou qualquer outro distúrbio mais profundo. No entanto, a dependência social da mãe ficou evidenciada pela diminuição da brincadeira social e principal-

mente da esquiwa a encontros agonísticos, onde a mãe é a maior aliada. Isto parece indicar que a perda da mãe em macacos mais velhos não é tão traumática quanto em filhotes de idade mais precoce.

Embora a maioria dos estudos de separação tenham se preocupado com a relação mãe-filho, vários pesquisadores demonstraram que a separação de outros indivíduos próximos ao filhote também pode desencadear a reação protesto-depressão. Os companheiros da mesma idade, ao lado da mãe, são peças fundamentais na produção de um animal socialmente ajustado. Isto foi muito bem demonstrado no trabalho de Harlow & Harlow (1962) onde filhotes criados só com a mãe, sem companheiros, são comparados com filhotes criados com companheiros sem as mães. Embora os filhotes criados somente com seus companheiros permanecessem mais tempo agarrados uns aos outros ("clinging") de uma maneira geral, seu repertório comportamental relativo a sexo, brincadeira e agressão era mais próximo ao de animais criados em condições normais, do que ao grupo criado só com as mães. Suomi (1982) também relata deficiências no comportamento de brincar, de contato e de agressão em macacos privados de companheiros. Além disso, apresenta dados que evidenciam a capacidade terapêutica da exposição a companheiros socialmente competentes, mesmo em macacos isolados nos primeiros seis meses de vida, fato observado também por outros pesquisadores (Novak & Harlow, 1975). Em função desses dados, e de evidências de relações de apego entre companheiros da mesma idade, muitos estudos foram dirigidos à separação de companheiros com o objetivo de desenvolver um novo modelo para o estudo da depressão e ansiedade. Bard & Nadler (1983), Snyder et al (1984) relatam separação de companheiros em chipanzés, onde a resposta foi bastante semelhante à de primatas separados de suas mães: uma fase inicial de protesto e posterior depressão. No entanto, tal como quando da separação mãe-filhote, nem todas as separações de companheiros foram capazes de induzir um estado de depressão (Porsolt, 1983). Fatores atenuantes no ambiente físico e social dos animais provocaram a resposta de protesto pelo afastamento dos companheiros, mas não a de depressão.

Alguns estudos foram feitos tentando encontrar correlatos fisiológicos da "síndrome de separação", como, por exemplo, alterações no sono de filhotes separados de suas mães (Reit & Short 1978), alterações na taxa de cortisol de mães e filhotes separados, (Coe et al, 1983; Hennessy, 1986; Levine et al 1985), e taxa de batimento cardíaco e temperatura corporal (Reite et al, 1981). Todos esses estudos sugerem que a separação é fator de distúrbios fisiológicos, embora estes possam não estar perfeitamente correlacionados com distúrbios comportamentais. Vários autores relacionam tais mudanças fisiológicas a estados tais como estresse

e ansiedade, propondo a reação à separação como modelo comportamental para o estudo desses estados. Reite et al (1981), resumem as mudanças fisiológicas e os mecanismos subjacentes a cada um dos estágios da reação à separação. Segundo esses autores, a fase de protesto seria caracterizada por uma ativação geral do sistema simpático adrenérgico, evidenciada através de aumento na taxa de batimentos cardíacos e na temperatura corporal. Além disso, foram verificadas alterações nos padrões de sono, com aumento da latência e diminuição do tempo total de sono, e várias alterações no sono REM¹, tais como aumento da latência, diminuição no tempo total, no número de períodos e na duração média dos períodos de REM. Por outro lado, mudanças essencialmente opostas foram observadas na fase de depressão. Diminuição da taxa de batimentos cardíacos, com o aparecimento de algumas arritmias e a diminuição da temperatura corporal, sugerindo o envolvimento do sistema parassimpático nesta fase. Algumas alterações no sono REM persistiram da fase de protesto até a de depressão, quais sejam, diminuição no tempo total do sono REM, no número de períodos e em sua latência. O efeito rebote aparece somente após a reunião. Estes resultados iniciaram uma linha bastante promissora que pode levar a elaboração de um modelo de reação à separação de maior sensibilidade, uma vez que as respostas fisiológicas muitas vezes estão presentes, mesmo na ausência de qualquer reação comportamental aparente.

PROPOSTAS DE EXPLICAÇÃO

Várias teorias têm apresentado explicações para a resposta de protesto-depressão. Analisaremos rapidamente algumas delas:

1. O modelo etológico de Bowlby (1973): a explicação que Bowlby oferece à resposta de protesto-depressão deriva-se de algumas suposições teóricas sobre a função do comportamento de apego. Segundo este autor, a função de um objeto de ape-

1. Segundo Houssay (1984), o sono REM ou paradoxal é um estágio do sono caracterizado por: a) atonia muscular; b) ocorrência de movimentos oculares rápidos (que deu origem a uma das denominações dessa fase do sono REM, *rapid eye movement*); c) a presença no eletroencefalograma de potenciais de alta frequência e baixa voltagem, característicos da vigília (que deu origem à outra denominação, *paradoxal*, pois junto à atonia muscular há uma atividade cerebral paradoxalmente semelhante à da vigília).

go, no caso a mãe, seria fornecer uma base de segurança à criança, a partir da qual ela pode explorar o ambiente e superar seus medos. Uma vez perdido o objeto de apego, portanto, a criança perde sua base de segurança e seu refúgio contra estímulos ameaçadores. Em função dessa perda, Bowlby propõe uma resposta universal à separação, que é inicialmente uma resposta de angústia ou *protesto*, que é substituída pela *depressão*, à medida que a separação se prolonga.

2. A teoria da conservação - retraimento de Kaufman (1974): Kaufman sugere que a separação é uma de muitas situações estressantes, às quais o organismo responde com uma reação do tipo "lutar-fugir" (fight-flight), que pode ser seguida em alguns casos por uma fase de conservação-retraimento. O protesto corresponderia a essa primeira fase e a depressão à segunda. Esta resposta bifásica, ainda segundo este autor, tem alto valor adaptativo para o filhote separado de primata: a fase de protesto, com vocalização e locomoção excessiva, serve para chamar a atenção sobre o filhote, aumentando a probabilidade deste ser encontrado por sua mãe; após um certo tempo a probabilidade do filhote ser encontrado diminui muito, e a fase de protesto é substituída pela de depressão, que tem a função de conservar energia e diminuir a probabilidade de que o filhote seja detectado por predadores.

3. A teoria do desamparo-aprendido de Maier e Seligman (1976): esta teoria, embora não tenha sido desenvolvida para explicar a resposta à separação em primatas, tem sido proposta com uma explicação para a resposta de protesto/depressão dado o aparente desamparo durante a fase de depressão. Segundo esta teoria, a certa altura da separação, o filhote perceberia que suas resposta (da fase de protesto) são ineficazes em trazer de volta a mãe, o que lhe daria uma sensação de desamparo, induzindo à depressão. Esta sensação de desamparo viria da percepção, pelo organismo, de que ele não tem qualquer controle sobre um evento importante de sua vida, qual seja, o retorno da mãe.

4. A teoria do processo-oponente de Solomon e Corbitt (1974): de acordo com estes autores, o término de *qualquer* estado afetivo ou motivacional intenso tem como sub-produto uma resposta de tristeza ou depressão. Este estado é um "processo-oponente", que tem como função trazer o organismo de volta à neutralidade hedonista. Ao se repetir, este processo adquire força, sobrepondo-se, inclusive, ao estado afetivo ou motivacional ao qual se contrapõe. Isto explicaria o fato de separação repetidas aumentarem a intensidade da depressão apresentada pelos filhotes. Deste ponto de vista, portanto, a resposta à separação seria uma resposta motivacional adquirida (para uma discussão mais ampla dessas teorias ver Mineka & Suomi, 1978 e Suomi et al, 1983).

5. O ajustamento trifásico à separação de Rosenblum e Plimpton (1981): estes autores propõem que o filhote separado responde não apenas à perda psicológica, mas a desorganização de seu ambiente social, uma vez que a regulação social e fisiológica geralmente se dá através da mãe. Nesse sentido, o filhote separado precisa reestabelecer o equilíbrio regulatório antes fornecido pela mãe. Sugerem, portanto, que o filhote mostra um ajustamento trifásico à separação, onde:

a. protesto, é uma reação que envolve um programa genético fechado², e que é desencadeado pela partida súbita da mãe. Esta fase é limitada ao período em que o restabelecimento de contato tem probabilidade máxima, em geral restrito às primeiras horas ou ao 1 dia de separação;

b. depressão, que apresenta intensidade máxima do 2º ao 8º dias de separação. Esta fase, ao contrário da 1ª, sofre grande influência de variáveis ambientais, e tem a função de, através do recurso a um grupo de comportamentos, promover o restabelecimento do equilíbrio afetivo, perturbado pela ausência da mãe. Mostra ampla variação individual, como resultado de diferenças genotípicas e das histórias individuais de reforçamento;

c. recuperação, caracterizando-se pelo retorno à estabilidade afetiva, que se manifesta pelo reaparecimento dos níveis normais de atividade. Os comportamentos relativos a este estágio estão ligados ao meio físico e social, e são portanto, bastante idiossincráticos na forma, estrutura e padrão temporal. Ela se inicia, em geral, após o 10º dia de separação, e depende do desenvolvimento bem sucedido das fases de protesto e depressão.

MANIPULAÇÕES DE SEPARAÇÃO NO *CALLITHRIX JACCHUS*

A maioria dos estudos de separação, usou espécies de primatas do Velho Mundo, ou mesmo espécies do Novo Mundo, como *Saimiri sciureus* (macaco de cheiro), que se caracterizaram pelo cuidado com o filhote quase que exclusivo da

2. Segundo Mayr (1977) um programa genético fechado é aquele que não permite nenhuma inserção através da experiência.

mãe. Por outro lado, os *Callitrichidae*, (sagüis, tamarinos e micos leões), uma família de primatas do Novo Mundo, mostram envolvimento do pai e de outros membros da família no cuidado com os filhotes (Arruda et al, 1986; Cleveland & Snowdon, 1984; Eppe, 1975).

O *Callithrix jacchus* (sagüi comum), uma das espécies desta família, tem sido bastante estudado. Os dados obtidos na natureza são escassos (Alonso, 1923; Hubrecht, 1963), mas levam a crer que os grupos, formados de 3 a 13 animais, têm apenas uma fêmea reprodutora. Em cativeiro esses animais são mantidos em grupos familiares, onde um único par se reproduz, e os filhotes, geralmente gêmeos, são cuidados por todos os membros da família (Arruda et al, 1986; Locke-Haydon & Chalmers, 1983). Este sistema parental tem sido explicado como adaptativamente vantajoso, aumentando as chances de sobrevivência da prole (Ingram, 1977). Gêmeos tornam o custo de criação muito alto, e a presença e ajuda contínuas do macho permitiriam à fêmea arcar com o peso de 2 filhotes e ter tempo para encontrar alimento suficiente para sua sobrevivência e para produção de leite. Além disso, constituiria uma defesa contra possíveis predadores, aos quais os filhotes são mais vulneráveis. A permanência do macho com a fêmea, portanto, é vantajosa para ambos. É claro que esses padrões de cuidado com a prole modificam o apego dirigido a cada membro da família, e o papel de mãe deixa de ser tão enfatizado como nos primatas do Velho Mundo (Gubernick, 1981; Ingram, 1977).

Em estudos realizados em nossos laboratórios (Arruda et al, 1986; Moreira 1986), descrevemos as relações familiares de grupos de saguis comuns compostos de um par reprodutor e filhotes gêmeos observados durante o primeiro mês de vida. A figura 1 mostra a percentagem média do tempo que o filhote era carregado pelo pai (tempo "on" p) e pela mãe (tempo "on" m), em 11 famílias.

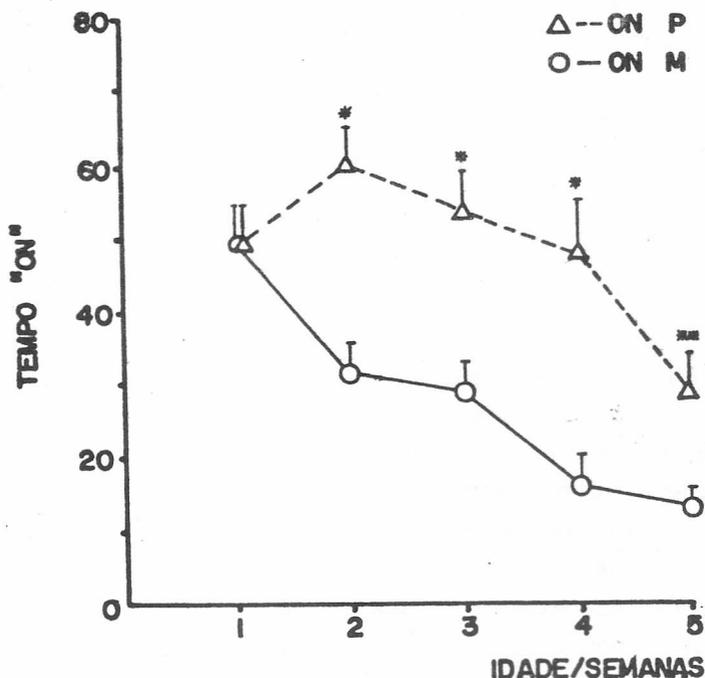


Figura 1 - Porcentagem de tempo que os filhotes eram carregados pelo pai ("on" p) e pela mãe ("on" m) para II famílias, da 1ª à 5ª semana. As linhas verticais representam I EP.

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$ no teste t de Student

O tempo "on" p e "on" m são semelhantes na primeira semana, mas da 2 à 5 semanas o tempo "on" p é significativamente maior do que o tempo "on" m. A partir da 5 semana, no entanto, o tempo "on" já é bastante reduzido, dado o aumento de peso dos filhotes, e o desenvolvimento de habilidade motoras e sociais (Ingram, 1977; Yamamoto, 1984; Yamamoto et al, 1986).

A figura 2 mostra aquele que é o principal fator de controle do tempo "on", a rejeição pelo pai e pela mãe. Como se pode ver durante quase todo este período as mães rejeitam seus filhotes mais do que os pais, o que talvez explique o menor tempo "on" m.

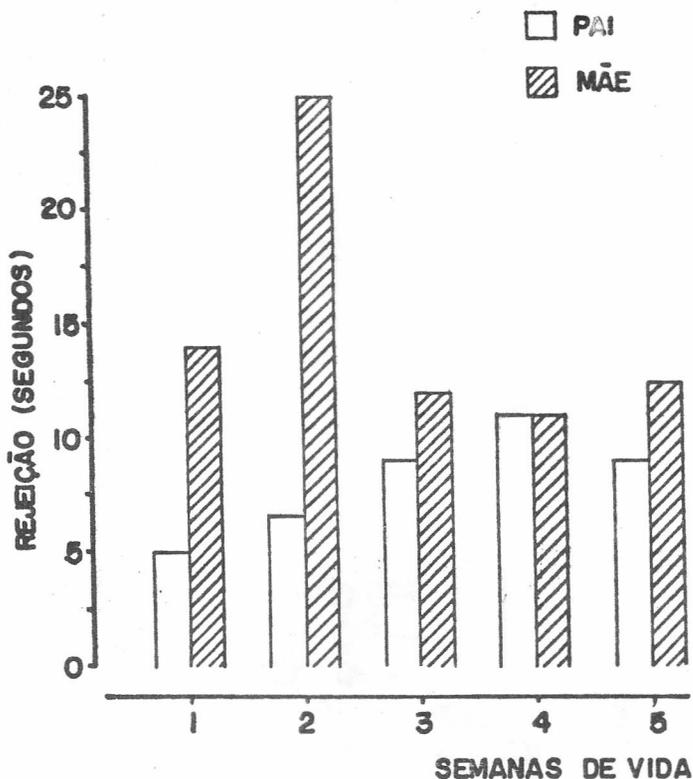


Figura 2 – Soma da duração dos episódios de rejeição (em segundos), pelo pai e pela mãe, da 1ª à 5ª semana. Outras informações tal como na Fig. 1.

Estes dados enfatizam a importância do pai no cuidado com os filhotes no 1º mês de vida, dado o maior tempo “on” e menor rejeição. Uma análise de regressão (Forward), vem a confirmar esta tendência, evidenciando que a variável mais influente sobre o tempo que os filhotes não estão sendo carregados (tempo “off”) é a idade, seguida pelo tempo “on” p. O tempo “on” m é a menos influente das três variáveis estudadas.

Uma vez estabelecida a participação e até a predominância do pai no cuidado com os filhotes, resolvemos removê-lo de famílias estabelecidas, aos 15, 30 ou 45 dias de vida dos gêmeos, por 3 dias. Dessa forma pretendíamos separar os filhotes

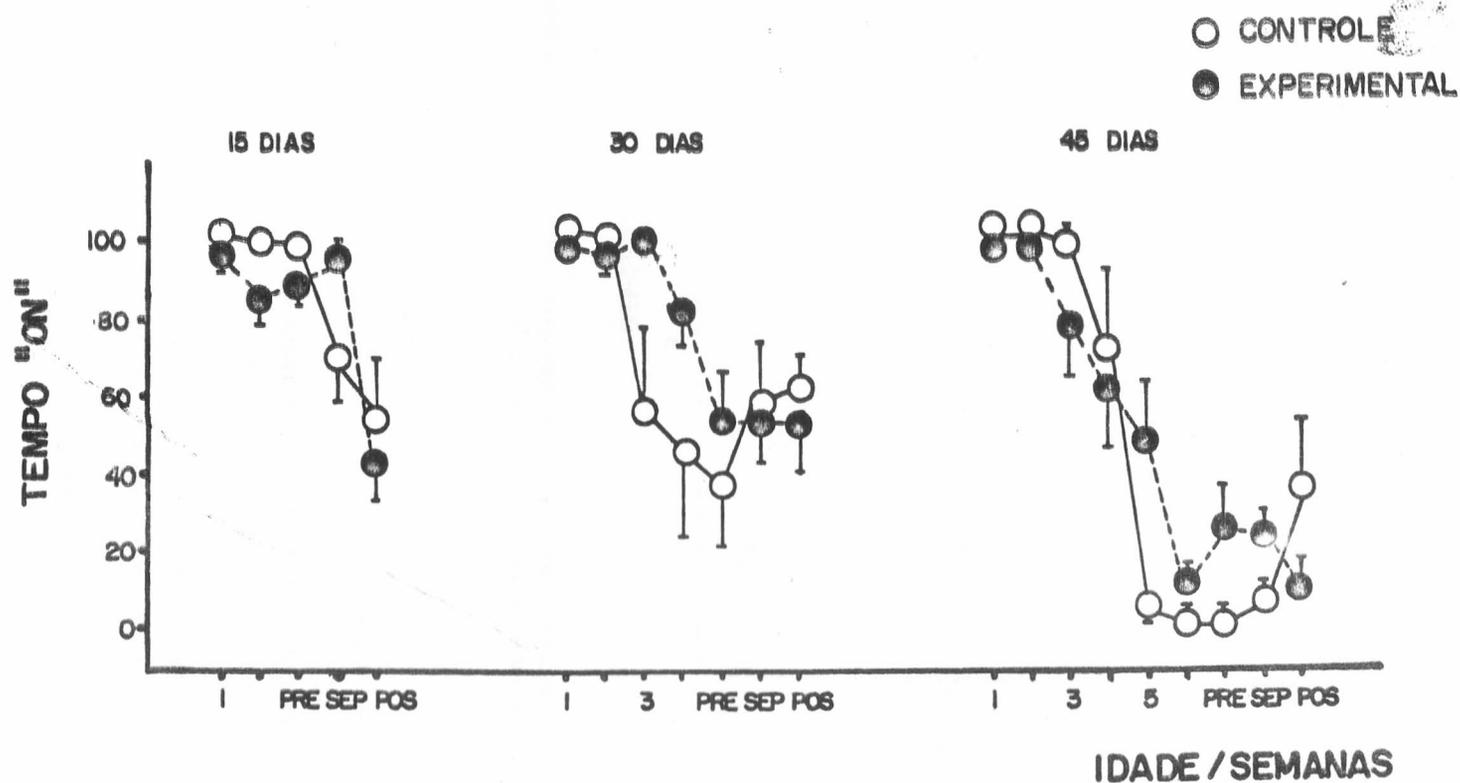


Figura 3 – Porcentagem de tempo que os filhotes são carregados (tempo "on") para famílias experimentais e controle, aos 15, 30 e 45 dias. Os dados estão representados em médias semanais e dos períodos pré-separação, separação, pós-separação. As linhas verticais representam I EP. (Arruda et al, 1986, reproduzido com permissão).

do pai, e verificar a ocorrência de reação à separação na forma de protesto-depressão, e a manifestação de alternativas à ausência de cuidado, seja por parte da mãe ou de interações com o gêmeo.

Nossos resultados, no entanto, mostram que a remoção do pai não provocou alterações significativas em várias medidas das relações familiares (Arruda et al., 1986).

A figura 3 mostra que o tempo total em que os filhotes foram carregados não diferiu das famílias experimentais para as famílias controle.

A razão disso fica clara na figura 4, que mostra a porcentagem de tempo "on" m para famílias experimentais e controle no período pré-separação (2 dias), separação (3 dias) e pós-separação (2 dias). O tempo "on" m é sempre maior para as famílias experimentais no período de separação, diferença essa mais marcante aos 15, do que aos 30, do que aos 45 dias. Isto pode ser explicado pela maior dependência dos filhotes no início da vida, quando passam mais tempo sendo carregados. Dessa forma, há maior necessidade de compensação.

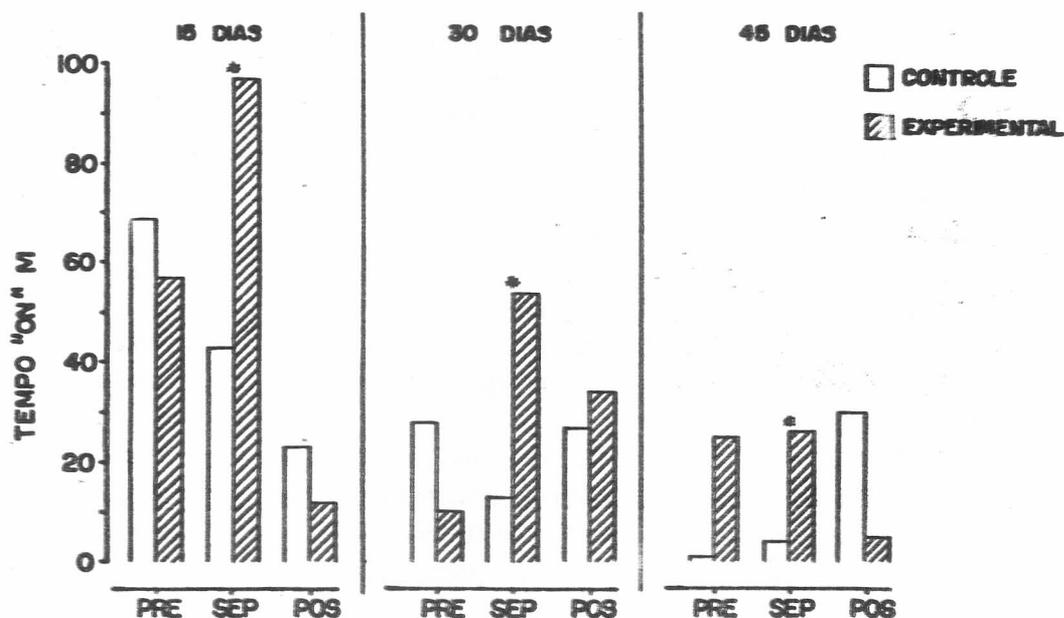


Figura 4 - Porcentagem de tempo que os filhotes eram carregados pela mãe ("on" m) para famílias experimentais e controle, aos 15, 30 e 45 dias. Os dados estão representados em médias para os períodos pré-separação, separação, pós-separação.

* diferença significativa no teste Mann-Whitney (15 dias, $p = 0.013$; 30 dias, $p = 0.021$; 45 dias, $p = 0.032$).

Além de carregar mais os filhotes, a mãe rejeita-os menos durante a ausência do pai. Sua rejeição durante o período de separação foi menor do que a rejeição do pai e da mãe somadas nas famílias controle, aos 15, 30 e 45 dias.

O tempo que os gêmeos ficaram em contato físico durante a separação, não foi diferente nos grupos experimental e controle, a não ser nas famílias de 45 dias, quando há um pequeno aumento do grupo experimental.

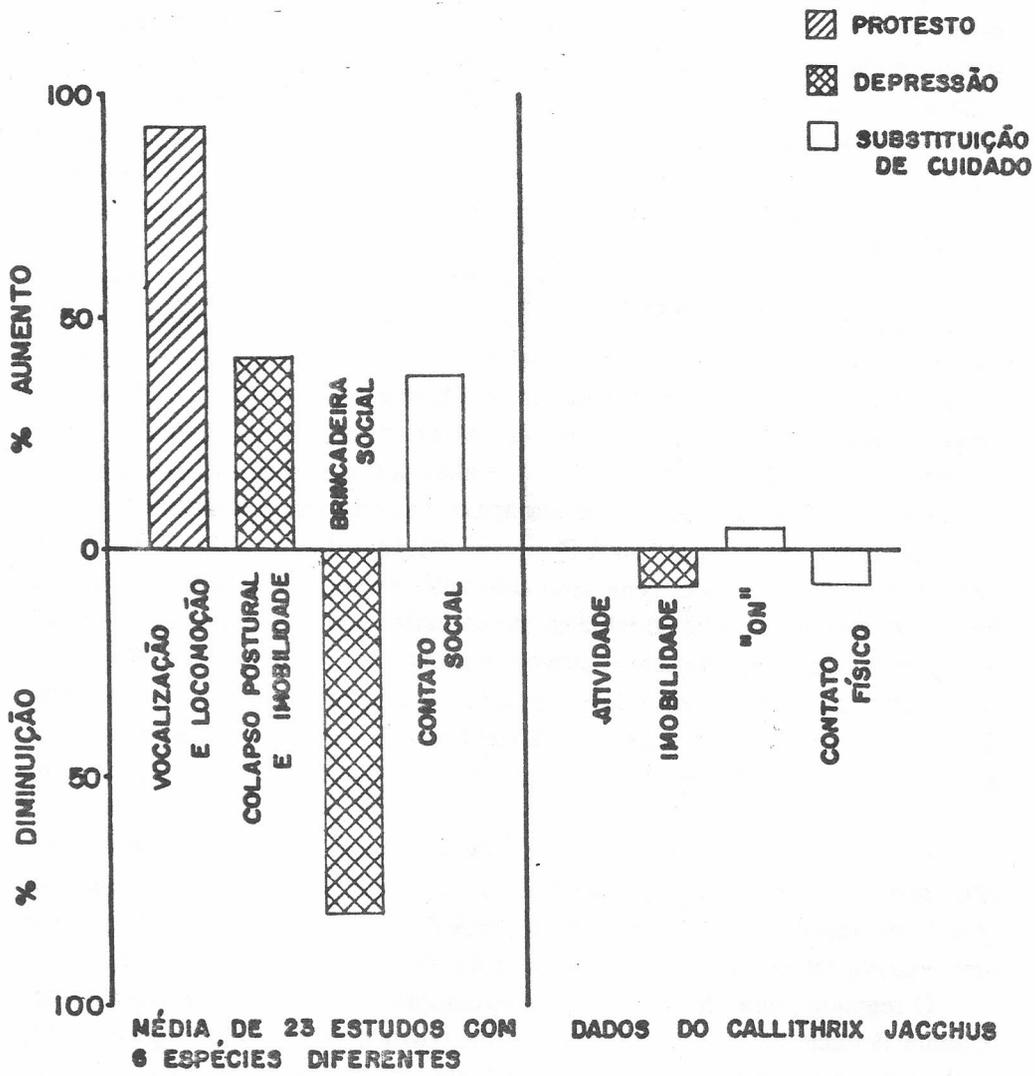
Dois pontos devem ser destacados nesses resultados: primeiro, a não ocorrência de uma resposta de protesto-depressão nos filhotes quando da remoção do pai; segundo, que a mãe compensa o cuidado com os filhotes na ausência do pai.

A ausência da resposta de depressão não é em si surpreendente quando se considera que havia um outro animal familiar (a mãe), disponível para oferecer aos filhotes uma quantidade de cuidado ao meio igual à que recebiam em condições normais. A presença de substituta, como já demonstrado em outros estudos, (Dolhinow, 1980; Kaufman & Rosenblum, 1969) previne o aparecimento da resposta de depressão.

Vários estudos (Hinde & Spencer-Booth, 1971; Swart & Rosenblum, 1981) demonstraram que quanto mais permissivos a mãe e o ambiente social tanto menos provável que o filhote exiba uma reação depressiva à separação. Ora, o ambiente social do sagüi comum tende a ser bastante permissivo, uma vez que é um grupo de parentesco. Além disso, desde muito cedo os filhotes interagem com os outros membros do grupo e são encorajados a explorar o ambiente. O gêmeo, provavelmente, também desempenha um papel importante como fonte de apoio social, uma vez que ambos permanecem próximos antes, durante e após a separação, seja quando carregados ou não. O irmão gêmeo parece ter um efeito benéfico sobre o desenvolvimento social, que inclusive supera o de companheiros da mesma idade (Deets, 1974).

Rosenblum & Plinton (1981) sugerem que um filhote separado pode estar respondendo não apenas à perda psicológica, mas também à desorganização de todo seu ambiente social, cujo acesso se dá através da mãe. Isto não acontece com o sagüi, uma vez que seu ambiente social se torna empobrecido, mas não desorganizado.

Na realidade, se compararmos as modificações por que passam filhotes separados, que não vivem em grupo de parentesco, com filhotes de sagüi, podemos ver que este é muito menos afetado (fig. 5).



(ADAPTADO DE ROSENBLUM & PLIMPTON, 1981)

Figura 5 - Comparação da reação de filhotes de 6 espécies, com a reação do *Callithrix jacchus* à separação. Os dados são apresentados na forma de comportamento relativos às fases de protesto, de depressão, ou à substituição de cuidado.

A figura 5 mostra que os filhotes separados de 6 espécies dos 23 estudos revisados por Rosenblum & Plimpton (19981) mostram alterações profundas em seu comportamento, no que diz respeito a respostas de protesto (locomoção e vocalização), depressão (colapso postural, imobilidade e brincadeira social) e alternativas à ausência de cuidado da mãe (contato social). Já o *Callithrix jacchus* mostra uma alteração comportamental mínima em relação ao período pré-separação. Seu ambiente social muda muito pouco, uma vez que a mãe altera toda sua relação de cuidado com os filhotes.

Porém, se a ausência da reação de depressão parece muito bem explicada, o mesmo não ocorre com a ausência de protesto, uma vez que ele é exibido por todos os filhotes primatas separados, até agora. A reação típica à remoção do pai em nossos animais era a imediata e geralmente mútua aproximação mãe-filhotes, a primeira carregando-os por períodos que variavam de poucos minutos a todo o período subsequente de observação. Esta é aliás, a reação dos adultos em relação aos filhotes em qualquer situação de ameaça ou na presença de humanos.

De acordo com Rosenblum & Plimpton (1981) a reação de protesto, sendo um programa genético fechado, seria uma consequência necessária da separação. Em função de uma organização social diferente de outros primatas utilizados em estudo de separação, um comportamento bastante diverso pode ter evoluído no *Callithrix jacchus*, qual seja, diante da perda de um de seus provedores de cuidado, procurar rapidamente por outro, uma vez que estes são múltiplos. É claro que a reação poderia ser diferente em relação à separação da mãe, o que estamos atualmente investigando.

Porém, a resposta de protesto faz parte do repertório do sagui. Observamos altos níveis de vocalização e procura de cuidado em filhotes de 2 e 3 semanas, quando rejeitados e largados por longos períodos na tela da gaiola. Isto é, esta é uma resposta característica desta espécie, mas não quando da separação do pai.

O segundo ponto diz respeito à compensação da mãe. Nesse sentido, é interessante destacar que os dados disponíveis (Arruda et al, 1986; Ingram 1977; Locke-Haidon & Chalmers, 1983), mostram que em condições normais o cuidado é exercido principalmente pelo pai nas primeiras 4 semanas de vida. Porém Ingram relata que a mãe diminui o cuidado na presença de irmãos mais velhos. Nossos dados mostram, por outro lado, que ela aumenta o cuidado quando sozinha com os filhotes. Sugerimos, portanto, que a ela é dado determinar a quantidade necessária de cuidado, oferecendo-o quando necessário, mas deixando de fazê-lo quando há outros disponíveis para tanto.

No entanto tem havido alguns desacordos em relação ao grau de compensação dentro da família, no que diz respeito ao cuidado com os filhotes. Ingram (1975, citada

por Locke-Haydon, 1984a), relata que quando um dos pais carregava os filhotes menos do que o usual, o outro compensava carregando-o mais.

Locke-Haydon (1984a), por outro lado, descobriu que mães não compensavam o comportamento de pais que haviam recebido um neuroléptico (uma droga tranquilizante) e que em função disso ofereciam menos cuidado aos filhotes. Uma vez que a remoção do pai, tal como realizada em nossos laboratórios (Arruda et al, 1986) perturba o grupo familiar muito mais do que apenas drogá-lo, poder-se-ia sugerir que a resposta compensatória da mãe ocorreria como resultado desta perturbação, e não da ausência do cuidado paterno, ou de ambas as coisas.

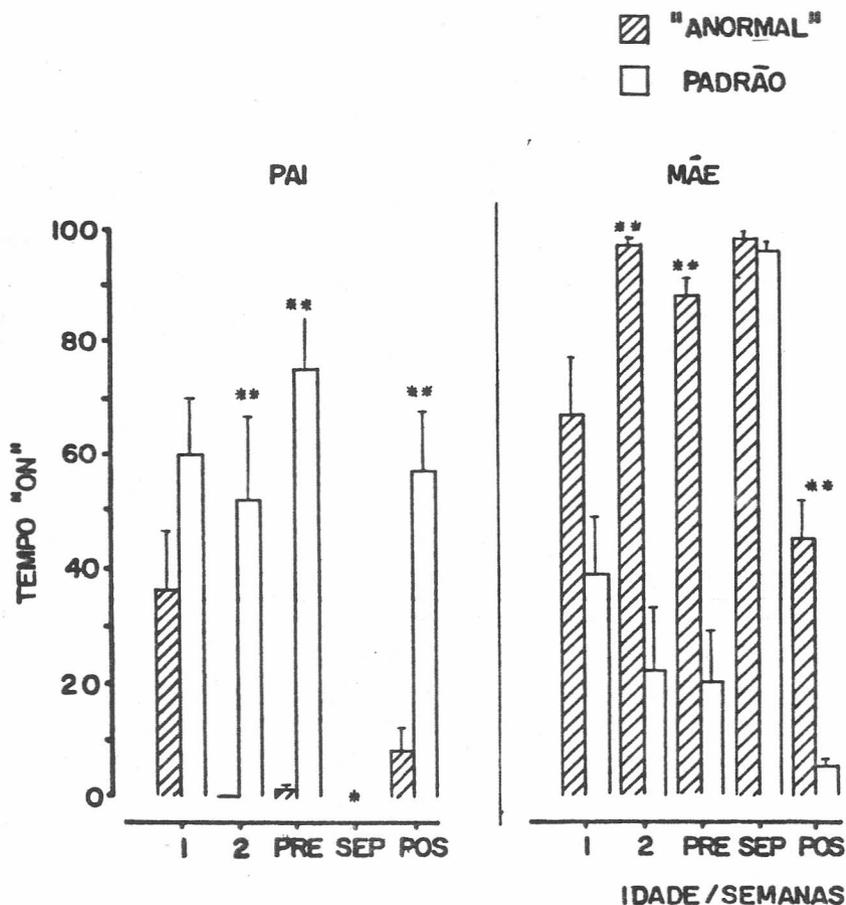


Figura 6 - Porcentagem média do tempo "on" p e "on" m para famílias "anormais" e padrão, na 1ª e 2ª semanas e nos períodos pré-separação, separação, e pós-separação. As linhas verticais representam I EP.

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$ no teste t de Student

Nesse sentido, observamos o comportamento de cuidado da mãe em famílias onde o pai estava presente, mas carregava muito pouco os filhotes (Yamamoto et al, 1985). Duas dessas famílias tiveram o pai removido aos 15 dias e uma aos 30 dias de vida dos filhotes. Foram comparadas com duas famílias padrão, uma delas separada aos 15 e outra aos 30 dias. A figura 6 mostra o tempo "on" p e "on" m para famílias "anormais" e padrão, separadas aos 15 dias.

O pai das famílias "anormais" carrega os filhotes significativamente menos do que o pai da família padrão na 2 semana, e nos períodos pré e pós-separação. Exatamente nesse período, a mãe nas famílias "anormais" carrega os filhotes significativamente mais do que a mãe padrão. Isto torna o tempo que os filhotes são carregados nas famílias "anormais" equivalente ao da família padrão, havendo mesmo uma super-compensação na 2ª semana.

Na família "anormal" com separação do pai aos 30 dias, a mãe deixa de compensar pela ausência de cuidado do pai já na 3ª semana, levando a uma forma alternativa de compensação, que é o contato físico entre os gêmeos, que está aumentado na família "anormal" exatamente a partir da 3ª semana.

Esses resultados mostram que há compensação por parte da mãe mesmo na presença do pai. Uma variável de crucial importância é provavelmente a idade dos filhotes. Enquanto que Locke-Haydon (1984b) drogou o pai quando os filhotes tinham 4 semanas de idade, nós encontramos compensação principalmente na 1 e 2 semanas. Com 4 semanas os filhotes estão mais independentes e apresentam um comportamento mais diversificado, o que permite o aparecimento de outros tipos de compensação.

O contato físico parece cumprir esse papel: Locke-Haydon & Chalmers (1983) e Moreira (1986) relatam aumento no tempo gasto com o gêmeo para filhotes com pai ou mãe altamente rejeitadores. É isto o que acontece em nosso trabalho, ao menos na família "anormal" separada aos 30 dias. No estudo de Locke-Haydon (1984b), possivelmente ocorre algo semelhante, uma vez que os pais drogados, embora mais passivos, não mostraram diminuição no tempo que carregavam ou ficavam com os filhotes. Isto sugere que alguma forma de contato físico ocorria entre filhotes e pai drogado, que mesmo não sendo qualitativamente tão satisfatório quanto o cuidado dispensado em condições normais, poderia ser suficiente para que não houvesse compensação. Esta é uma condição, de fato, que lembra bastante a "mãe de pano" de Harlow (1958), que embora passiva, substituiu adequadamente o contato físico (contact comfort) que filhotes separados normalmente recebiam de suas mães.

CONCLUSÕES

Os dados apresentados neste trabalho mostram que o estudo da separação social em primatas é um campo bastante fértil, e que apesar de muito que vem sendo feito, variáveis relevantes permanecem à espera de maior esclarecimento. No entanto, parece haver concordância quanto ao fato de que, para o filhote primata, a separação pode ser um evento profundamente traumatizante, seja do ponto de vista comportamental, seja do ponto de vista fisiológico.

No sagüi comum, a remoção do pai de famílias constituídas revelou aspectos na reação dos filhotes e da mãe diferentes daqueles obtidos em outras espécies. Isto provavelmente se deve a uma organização social bastante peculiar e características da família *Callitrichidae*. Destacamos, nessa reação, e na dinâmica de cuidado à prole no *Callithrix jacchus*:

1. A ausência da resposta de protesto-depressão em filhotes separados do pai;
2. A compensação, pela mãe, quando da diminuição do cuidado, seja na ausência ou na presença do pai;
3. A importância da idade dos filhotes, como determinante da compensação pela mãe;
4. A ocorrência de aumento de contato físico como uma alternativa à diminuição de cuidado.

Esses resultados sugerem haver uma certa dinâmica familiar no que diz respeito ao cuidado à prole, que é responsável pela manutenção de um certo nível de cuidado que varia com a idade dos filhotes. Na manutenção desse nível de cuidados, a mãe assume um papel de capital importância, na medida em que compensa a diminuição do cuidado pelo pai, quer em sua ausência, quer em sua presença. É claro que esta afirmação ainda tem seus limites bastante restritos, pois as situações em que a mãe apresentou compensação se limitam a grupos familiares. Resta verificar como ela se comportaria em grupos não-familiares e familiares ampliados (com a presença de outros filhos já adultos) em caso de diminuição de cuidado. Além disso, seria interessante verificar se é possível induzir compensação pelo pai, através da diminuição de cuidado pela mãe. O papel do gêmeo merecia, também, ser melhor estudado, seja pelo inusitado de sua ocorrência, ao menos como regra, na ordem primata, seja pela relação bastante próxima que mantêm ao longo de seu desenvolvimento. Seu papel na independência e socialização do irmão está à espera de melhores esclarecimentos.

Em conclusão, o *Callithrix jacchus*, em função de sua organização social, amplia o estudo das relações de apego, originalmente quase que restritas à dfade mãe-filhote. A presença de outros membros do grupo que tomam parte no cuidado à prole, nos permite estudar a ligação dos filhotes com outros animais além da mãe e a dinâmica do grupo no cuidado aos filhotes.

REFERÊNCIAS

- ALONSO, C. 1983. Observações de campo sobre o cuidado à prole e o desenvolvimento dos filhotes de *Callithrix jacchus*. Em M.T. MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil*. Anais do Iº Congresso de Primatologia no Brasil. Belo Horizonte.
- ARRUDA, M.F., YAMAMOTO, M.E. & BUENO, O.F.A. 1986. Interactions between parents and infants, and infants-father separation in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 27: 215-228.
- BARD, K.A. & NADLER, R.D. 1983. The effect of peer separation in young chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, 5: 25-37.
- BERNSTEIN, I.S. & DOBROFSKY, M. 1981. Compensatory social responses of older pig-tailed monkeys to maternal separation. *Developmental Psychology* 14: 163-168.
- BOWLBY, J. 1960. Grief and mourning in infancy and early childhood. *Psychoanalytic Studies of the Child*, 15: 9-52.
- BOWLBY, J. 1973. *Separation: Anxiety and Anger*. Basic Books, New York.
- CLEVELAND, J. & SNOWDON, C.T. 1984. Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Animal Behaviour*, 32: 432-444.
- COE, C.L., GLASS, J.C., WIENER, S.G. & LEVINE, S. 1983. Behavioral, but not physiological, adaptation to repeated separation in mother and infant primates. *Psychoneuroendocrinology*, 8: 401-409.
- COE, C.L. & LEVINE, S. 1981. Normal responses to mother infant separation in nonhuman primates. Em: D.F. KLEIN & J. RABKIN (org.) *Anxiety: New Research and Changing Concepts*. Raven Press, New York.
- DEETS, A.C. 1974. Age-mate or twin sibling: Effects on monkey age-mate interactions during infancy. *Developmental Psychology*, 10: 913-928.
- DOLHINOW, P. 1980. An experimental study of mother loss in the Indian langur monkey (*Presbytes entellus*). *Folia Primatológica*, 33:77-128.
- EPPLÉ, G. 1975. Parental behavior in *Saguinus fuscicollis* spp. (*Callithricidae*). *Folia Primatológica*, 24: 221-238.
- GUBERNICK, D.J. 1981. Parent and infant attachment in mammals. Em: D.L. GUBERNICK & P.H. KLOPFER (org.) *Parental care in Mammals*. Plenum Press, New York.
- HARLOW, H.F. 1958. The nature of love. *American Psychologist*, 13: 673-685.
- HARLOW, H.F. & HARLOW, M.K. 1962. Social deprivation in monkeys. *Scientific American*, 207: 137-147.

- HENNESSY, M.B. 1986. Maternal separation alters later consumption of novel liquids in the squirrel monkey. *Behavioral and Neural Biology*, 45: 254-260.
- HINDE, L.A. & DAVIES, L.M. 1972. Removing infant rhesus from mother for 13 days compared with removing mother from infant. *Journal Child Psychology and Psychiatry*, 13: 227-237.
- HINDE, R.A. & SPENCER-BOOTH, Y. 1971. Toward understanding individual differences in rhesus monkeys mothers-infants interactions. *Animal Behaviour*, 19: 165-173.
- HINDE, R.A., SPENCER-BOOTH, Y. & BRUCE, M. 1966. Effects of 6-day maternal deprivation on rhesus monkey infants. *Nature*, 210: 1021-1022.
- HOUSSAY, B. 1984. *Fisiologia Humana*. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro.
- HUBRECHT, R.C. 1984. Field observations on group size and composition of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*), at Tapacura, Brazil. *Primates*, 25(1): 13-21.
- INGRAM, J.C. 1977. Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour*, 25: 611-827.
- JONES, B.C. & CLARK, D.L. 1973. Mother-infant separation in squirrel monkeys living in a group. *Developmental Psychobiology*, 6: 259-269.
- KAUFMAN, C. 1974. Mother/infant relations in monkeys and humans: A reply to Professor Hinde. Em: N.F. WHITE (org.) *Ethology and Psychiatry*. University Toronto Press, Toronto.
- KAUFMAN, C. & ROSENBLUM, L.A. 1969. Effects of separation from mother on the emotional behavior of infant monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 159: 681-695.
- KAUFMAN, C. & STYNES, A.J. 1978. Depression can be induced in a bonnet macaque infant. *Psychosomatic Medicine*, 40: 71-75.
- LEVINE, S.; JOHNSON, D.F. & GONZALEZ, C.A. 1985. Behavioral and hormonal response to separation in infant rhesus monkeys and mothers. *Behavioral Neuroscience*, 99: 399-410.
- LOCKE-HAYDON, J. 1984a. The caregiving/care-seeking balance in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour*, 32: 806-815.
- LOCKE-HAYDON, J. 1984b. Injection of a neuroleptic produces changes in caregiver-infant interaction in marmosets. *Behavioural Processes*, 9: 261-269.
- LOCKE-HAYDON, J. & CHALMERS, N.R. 1983. The development of infant caregiver relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal Primatology*, 4: 63-81.
- MAIER, S.F. & SELIGMAN, M.E.P. 1976. Learned helplessness: Theory and evidence. *Journal of Experimental Psychology: General*, 105: 3-46.
- MAYR, E. 1977. Behavior programs and evolutionary strategies. Em: J. L. JANIS (org.) *Current Trends in Psychology. Readings from American Scientist*. Los Altos, William Kaufman, California.
- MCGINNIS, L.M. 1978. Maternal separation in rhesus monkeys within a social context. *Journal Child Psychology and Psychiatry*, 19:313-327.
- MINEKA, S. & SUOMI, S.J. 1978. Social separation in monkeys. *Psychological Bulletin*, 85: 1376-1400.
- MOREIRA, M.F.A.M. 1986. Relações parentais no sagui comum (*Callithrix jacchus*) durante o primeiro mês de vida dos filhotes. Tese de mestrado apresentada à Escola Paulista de Medicina.-

- NOVAK, M.A. & HARLOW, H.F. 1975. Social recovery of monkeys isolated for the first year of life: I. Rehabilitation and therapy. *Developmental Psychology*, 11: 453-465.
- PORSOLT, R.D. 1983. Failure of repeated peer separations to induce depression in infant rhesus monkeys. *Drug Development Research*, 3: 567-572.-
- REITE, M. & SHORT, R.A. 1978. Nocturnal sleep in separated monkey infants. *Archives of General Psychiatry*, 35: 1247-1253.
- REITE, M., SHORT, R., SEILER, C. & PAULEY, J.D. 1981. Attachment, loss, and depression. *Journal Child Psychology and Psychiatry*, 22: 141-169.
- ROSENBLUM, L.A. & KAUFMAN, C. 1968. Variations in infant development and response to maternal loss in monkeys. *American Journal of Orthopsychiatry*, 38: 418-426.
- ROSENBLUM, L.A. & PLIMPTON, E.H. 1981. The infant's effort to cope with separation. Em: M. LEWIS & L. ROSENBLUM (org.) *The Uncommon Child*. Plenum Press, New York.
- SCHLOTTMANN, R.S. & SEAY, B. 1972. Mother-infant separation in the Java monkey (*Macaca irus*). *Journal Comparative Physiological Psychology*, 79: 334-340.
- SEAY, B., HANSEN, E. & HARLOW, HARLOW, H.F. 1962. Mother-infants separation in monkeys. *Journal Child Psychology and Psychiatry*, 3: 123-132.
- SNYDER, D.S., GRAHAM, C.E., BOWEN, J.A. & REITE, M. 1984. Peer separation in infant chimpanzees, a pilot study. *Primates*, 25: 78-88.
- SOLOMON, R.L. & CORBIT, J.D. 1974. An opponent-process theory of motivation: 1. Temporal dynamics of affect. *Psychological Review*, 81: 119-145.
- SPITZ, R.A. 1946. Anaclitic depression. *Psychoanalytic Studies of the Child*, 2: 313-342.
- SUOMI, S.J. 1982. The development of social competence by rhesus monkeys. *Ann. Ist. Super. Sanita*, 18: 193-202.
- SUOMI, S.J., KRAEMER, G.W., BAYSINGER, C.M. & DELIZIO, R.D. 1981. Inherited and experimental factors associated with individual differences in anxious behavior displayed by rhesus monkeys. Em: D.F. KLEIN & J. RABKIN (org.) *Anxiety: New Research and Changing Concepts*. Raven Press, New York.
- SUOMI, S.J., MINEKA, S. & HARLOW, H.F. 1983. Social separation in monkeys as viewed from several motivational perspectives. Em: E. SATINOFF & P. TEITELBAUM (org.) *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol.6. *Motivation*. Plenum Press, New York.
- SWARTZ, K.B. & ROSENBLUM, L.A. 1981. The social context of parental behavior: A perspective on primate socialization. Em: D.J. GUBERNICK & P.T. KLOPFER (org.) *Parental Care in Mammals*. Plenum Press, New York.
- YAMAMOTO, M.E. 1984. Levantamento e avaliação do repertório psicomotor inicial do sagui comum (*Callithrix jacchus*). Tese de mestrado apresentada à Escola Paulista de Medicina.
- YAMAMOTO, M.E., ARRUDA, M.F. & BUENO, O.F.A. 1985. Mecanismos de compensação em situações não usuais de cuidado com a prole no sagui comum (*Callithrix jacchus*). Trabalho apresentado durante a 37ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência, Belo Horizonte.
- YAMAMOTO, M.E., ARRUDA, M.F. & BUENO, O.F.A. 1986. Desenvolvimento Psicomotor do (*Callithrix jacchus*), no primeiro mês de vida. Em: M.T. MELLO (org.) *A Primatologia no Brasil*. Anais do 2º Congresso de Primatologia do Brasil. Campinas.

COMPORTAMENTO SOCIAL DE MACACOS RHESUS (*Macaca mulatta*)

10

*Emma Otta**

Os primatas atuais são divididos em duas subordens (Ploog, 1973; Washburn e Hamburg, 1965; Leakey e Lewin, 1977; Sussman, 1979): os Prosimii e os Anthrooidea. Os Prosimii incluem o lêmur, o lóris, o poto, o galago e o társio. Os Anthrooidea incluem: os macacos do Novo Mundo (cebóideos) – entre os quais temos o sagüi, o mico-leão, o cuxiu, o macaco aranha e o barrigudo – os macacos do Velho Mundo (cercopitecoídeos) – entre os quais temos o rhesus, o babuíno, o macaco patas, o langur e o narigudo – e os hominoídeos – entre os quais temos o gibão, o chimpanzé, o orangotango, o gorila e o homem.

Os prossímios foram os primeiros primatas a evoluir, há cerca de 70 milhões de anos atrás. Durante o Paleoceno e o Eoceno, os primatas foram representados por um grande número de prossímios, altamente diversificados, espalhados pelo mundo. No entanto, provavelmente em virtude de competição com seus descendentes, entraram em declínio e hoje estão extintos nas regiões norte e temperada e no Novo Mundo. Os prossímios atuais vivem na Ásia e na África. Os lêmures, por exemplo, estão restritos às ilhas de Madagascar e Cômoros. São espécies predominantemente noturnas, que não competem com os macacos.

Os macacos do Novo Mundo e do Velho Mundo surgiram a partir dos prossímios. Alguns dados geológicos ajudam a compreender a evolução dos primatas não humanos (Gould, 1973; Leakey e Lewin, 1977). De início havia uma massa única de terra (Pangéia), que começou a se dividir, há cerca de 200 milhões

* Depto. de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

de anos atrás, em dois grandes continentes, ao norte (Laurásia) e ao sul (Gondwana). A deriva dos continentes prosseguiu e, há cerca de 40 milhões de anos, a América do Sul estava se separando da África e a América do Norte, da Eurásia. Aos poucos, estabeleceu-se a distribuição de continentes com que estamos familiarizados hoje. A massa de terra que se tornou a América do Sul era habitada por prossímios semelhantes aos que habitavam o Velho Mundo. Estes prossímios deram origem, respectivamente, como um caso de evolução paralela, aos macacos do Novo Mundo e do Velho Mundo. Na América do Sul, o clima – tropical e subtropical era bastante estável e as florestas eram espessas, enquanto no Velho Mundo, o clima era mais frio e a floresta, mais rala. Estas diferenças ecológicas ajudam a explicar o aparecimento dos grandes símios na África e na Ásia e não nas Américas.

Os macacos do Novo Mundo são encontrados na América Central e na América do Sul. A América do Norte não tem primatas não-humanos. Seu clima é muito frio para que eles possam sobreviver. Os macacos do Novo Mundo dividem-se em duas famílias: Callitrichidae e Cebidae. São predominantemente diurnos e arbóreos.

Os Callitrichidae (ex: sagüi) são macacos pequenos (100-450g), enquanto os Cebidae (ex: macaco aranha) são maiores (600g - 11 kg). Entre os macacos do Novo Mundo, a maioria dos Cebidae e nenhum dos Callitrichidae tem a cauda preênsil. O macaco aranha, por exemplo, pode se equilibrar, suspendendo-se num galho unicamente pela cauda. A cauda preênsil é uma característica que distingue os macacos do Novo Mundo daqueles do Velho Mundo.

Os macacos do Velho Mundo dividem-se em duas subfamílias: Cercopithecinae e Colobinae. Os colobinae (ex: langur) são predominantemente arbóreos, têm estômagos grandes e especializados para a digestão de grandes quantidades de folhas e não possuem bolsas bucais. São particularmente abundantes na Ásia. Os cercopithecinae (ex: babuíno) são mais terrestres, alimentam-se de uma dieta mais diversificada e possuem bolsas bucais. São particularmente abundantes na África.

Os grandes símios dividem-se em duas famílias: Hylotidae e Pongidae. Os hylotidae são encontrados na Ásia e incluem gibões e siamangos. Seu modo típico de locomoção é a braquiação. Os pongidae incluem gorilas e chimpanzés, encontrados na África, e orangotangos, encontrados na Ásia. Os orangotangos são predominantemente frugívoros e passam a maior parte do tempo nas árvores. Os gorilas, que são estritamente herbívoros, e os chimpanzés, que são frugívoros ou onívoros, possuem uma forma característica de locomoção no solo, que é o andar sobre os nós dos dedos. Diferentemente dos macacos, os grandes símios não têm cauda.

Este artigo vai tratar de alguns aspectos do comportamento social de macacos rhesus (*Macaca mulatta*), relativos a estrutura de grupo e comunicação. Como vimos, o rhesus é um macaco do Velho Mundo (subordem: Anthropeidea; infraordem: Catarrhini; superfamília: Cercopithecoidea; família: Cercopithecidae; subfamília: Cercopithecinae). É um macaco asiático, encontrado tipicamente na Índia (Washburn e Hamburg, 1965; Southwick, Beg e Siddiqi, 1965). Southwick et al. (1965), por exemplo, a partir do levantamento que fizeram, estimaram que a população de rhesus de Uttar Pradesh, a área que escolheram para o seu estudo no norte da Índia, era de um milhão de indivíduos. O langur é o macaco sagrado da mitologia hindu. Hanuman, o deus-macaco da mitologia, é geralmente representado como um langur. Os rhesus tornaram-se parcialmente sagrados por associação. Eram freqüentemente alimentados e protegidos em templos e lugares sagrados, sendo sua concentração particularmente grande em áreas de significado religioso para os hindus.

Southwick, Beg e Siddiqi (1965) fizeram um levantamento de população destes primatas em vida livre no norte da Índia. Este levantamento envolveu 399 grupos. O tamanho médio dos grupos era de 17,6 indivíduos, distribuídos nas seguintes categorias de sexo/idade: 3,7 machos adultos, 7,7 fêmeas adultas, 4,5 filhotes e 1,7 jovens. Houve, contudo, diferenças significativas, tanto em tamanho, como em composição dos grupos, entre diferentes categorias de habitat. Os grupos maiores foram observados em áreas de floresta – 49,8 indivíduos – e os menores, ao longo de estradas – 12,4 indivíduos. Nos grupos observados em florestas e em templos, a porcentagem de indivíduos juvenis – 27,3% e 22,3%, respectivamente – era maior que nos outros ambientes.

O presente estudo relata o resultado de observações feitas de uma colônia de 15 macacos rhesus, mantida numa área confinada, no Instituto Butantã em São Paulo. O trabalho é essencialmente descritivo e trata de relações de dominância entre os membros da colônia, estabelecidos a partir da prioridade de acesso a alimento e da exibição de comportamentos agonísticos. Apresenta um levantamento de padrões de comunicação, cujo significado é avaliado em função dos conceitos de dominância e subordinação.

Método – aspectos gerais

Foi observada uma colônia de macacos rhesus (*Macaca mulatta*), formada há quatro anos, composta: de três machos adultos (M9, M11 e M13), seis fêmeas adultas (F2, F4, F6, F8, F10 e F12), duas fêmeas subadultas (2A e 2B), um macho subadulto (3B) e três filhotes (1C, 1D e 2D).

Historicamente, esta colônia originou-se de um grupo de rhesus trazido da Índia, em 1929. Foi localizado um exemplar do Diário da Noite de 9 de novembro de 1929, noticiando a chegada dos animais. A manchete era: "Cem macacos vieram da Índia, para o Butantan" e em título menor. "São empregados em experiências científicas sobre a febre amarela os quadrumanos importados". Esta informação coincide com dados publicados numa revista científica de 1930 - *Memórias do Instituto Butantan*. Cem animais foram trazidos para as pesquisas do Dr. Lemos Monteiro sobre febre amarela. Várias formas de manutenção dos animais tem sido empregadas. Quatro anos antes do início das observações, formou-se uma colônia. A função desta colônia era unicamente reprodutiva, destinada à produção de animais para pesquisas médicas. Os macacos utilizados nesta pesquisa, que forneciam periodicamente amostras de sangue, eram mantidos em gaiolas individuais, numa área situada atrás do espaço reservado para a colônia. Os membros da colônia não eram manipulados.

A colônia ficava numa área cercada de 40,0 x 17,0 x 2,5 metros. O chão era gramado. Aproximadamente no meio do gaiolão, havia uma área coberta, na qual os macacos ocasionalmente se abrigavam. Nesta área, havia dois bebedouros. Num dos cantos do cercado, havia um pequeno tanque, com água jorrando continuamente. Dos dois outros bebedouros, a água só saía quando o animal fazia pressão. Distribuídos pelo espaço, encontravam-se nove troncos cortados. Dependurados do teto, por uma corrente, havia seis pneus, que ficavam balançando acima destes troncos. Com freqüência, os troncos eram usados para saltar até os pneus. Havia, ainda, vários canos verticais de sustentação das grades, equidistantes, pelos quais os macacos escorregavam.

As condições de manutenção da colônia consistiam em trabalho de limpeza, dentro e em torno do cercado, e alimentação diária, sendo o alimento distribuído em três áreas diferentes. Pela manhã, eram fornecidos ração, pão, grãos (amendoim, girassol ou ervilha) e ovos. À tarde, eram fornecidos legumes, frutas e verduras.

No restante, a rotina de interferência humana limitava-se a um trabalho de manutenção anual da colônia, feito em janeiro, quando os animais eram submetidos a teste de tuberculose, vermifugados, tatuados com números no peito e submetidos a exames biométricos (peso, comprimento cabeça-cauda, comprimento da cauda).

Foram feitas observações, sistemáticas e não-sistemáticas, dos animais da colônia, durante três anos. No texto a seguir, serão mais detalhadamente analisados os resultados de dois estudos: (1) no primeiro, cada animal da colônia foi ob-

servado durante três sessões de 30 minutos cada uma; (2) no segundo, seis animais – três machos adultos e três fêmeas adultas – foram observados durante 16 sessões de 15 minutos cada uma.

RELAÇÕES DE DOMINÂNCIA*

Estrutura de Grupo

O grupo de rhesus observado estruturava-se de forma hierárquica, com dominância claramente evidenciada de um dos machos adultos (Tosi et al., 1986; Francomano et al., 1986; Otta et al., 1986), tomando-se por base vários indicadores: prioridade de acesso a alimento, frequência de exibição de comportamentos agonísticos e padrões de deslocamento pelo espaço.

Prioridade de acesso a alimento

Foram feitas três observações, de trinta minutos, de cada um dos animais da colônia, totalizando 90 minutos de observação por animal. O início da observação coincidia com o momento em que o alimento era fornecido, no período da tarde. Frutas, verduras e legumes eram distribuídos em três lajes de cimento (posições 1, 2 e 3), aproximadamente equidistantes, no fundo do cercado. Utilizou-se uma folha de registro dividida por intervalos de 30 segundos. Registrava-se, a cada intervalo: (1) a ocupação de uma posição com alimento pelo indivíduo focal e se este estava sozinho ou com outros indivíduos e (2) ameaças e ataques de que foi alvo ou que dirigiu a outros indivíduos.

O desempenho do macho 9 destacou-se em relação aos demais. Foi o animal que ficou mais tempo comendo sozinho numa posição com alimento: praticamente todo o período inicial de 10 minutos, com decréscimo nos períodos subseqüentes, sugerindo a atuação de um processo de saciação. No período inicial da sessão, os valores talvez tivessem sido inclusive maiores, se tivessemos tomado, como critério de início da sessão, o momento de saída do funcionário do cercado e não, como fizemos, o momento em que terminava de colocar alimento na primeira laje.

* Parte dos resultados sistematizados neste artigo foram apresentados, na forma de comunicações breves, em congressos. Foram obtidos em conjunto com alunos, que trabalharam sob minha supervisão.

O Macho 9 só passava a ocupar com exclusividade uma posição com alimento, a partir do momento em que o funcionário saía. Nisto, o seu comportamento diferia dos outros animais, que se orientavam para o alimento, enquanto o funcionário ainda estava no cercado. Uma função de proteção do grupo, associada a dominância (Bernstein, 1964), parecia competir, no caso deste macho, com a motivação ingestiva. A partir do momento em que o funcionário saía, no entanto, M9 ocupava uma posição (geralmente pl) e, quando isto acontecia, os animais que estavam lá imediatamente se afastavam, amontoando-se numa das duas outras posições. Nenhum outro indivíduo apresentou a mesma exclusividade de acesso a alimento. Mesmo aqueles que se destacaram em relação aos demais, num ou outro período, ficaram muito abaixo do M9.

As fêmeas F2, F4 e F8 passaram mais tempo comendo em conjunto numa posição com alimento que as outras fêmeas, F6, F10 e F12. Examinando o desempenho dos subadultos e dos filhotes, verificou-se que 2B e 2D, respectivamente, destacaram-se nos seus grupos de idade. Talvez este resultado possa ser interpretado com base na noção de posto dependente (Hinde, 1974; Horrocks e Hunte, 1983), elaborada originalmente para interpretar observações feitas em contextos agonísticos, especialmente a observação de que o resultado de confrontos muitas vezes depende de coalisões, alianças que um indivíduo estabelece com outros. Talvez se possa transpor esta interpretação para a situação de prioridade de acesso a alimento, já que 2B e 2D eram filhas, respectivamente, de F2 e de F8, exatamente aqueles animais que se destacaram no conjunto das fêmeas. Um resultado discrepante, no entanto, são os baixos valores de F12. Sendo filha de F4, uma fêmea com valores altos, deveria, ela também ter apresentado valores mais elevados.

O espaço disponível em pl, a posição geralmente ocupada pelo Macho 9, era suficiente para comportar um maior número de animais. Imediatamente depois de M9 sair de pl, o que ocorria algumas vezes durante um período de observação, esta era imediatamente ocupada. O maior número de animais que observamos amontoados em pl foi nove. Os exemplos a seguir são ilustrativos:

Seis minutos após a saída do funcionário (nove minutos após a colocação de alimento em pl), o Macho 9 saiu da posição 1, que havia ocupado com exclusividade durante todo este período de seis minutos. Pulou para cima do murinho que fica logo atrás. Cerca de cinco segundos depois, um filhote subiu em pl e começou a comer.

Sete minutos após a saída do funcionário (na mesma sessão de observação da qual foi extraído o exemplo acima), o Macho 9 saiu da posição 1, caminhando

em direção ao fundo do cercado. Sentou na grama, entre a posição 1 e o tanque. Cerca de quatro segundos após a sua saída, dois filhotes subiram em pl e começaram a comer.

Não foi observada, para nenhum dos outros indivíduos da colônia, a mesma relação sistemática entre saída do animal de uma posição e ocupação imediata desta.

Observou-se também que uma posição com alimento, ocupada por um ou vários animais, se esvaziava imediatamente após a chegada do Macho 9. Os exemplos a seguir são ilustrativos:

Um filhote estava comendo em pl. O Macho 9 chegou e o filhote ocupou a posição 1 durante menos de 30 segundos, aparentemente aproveitando uma saída temporária do Macho 9.

Um subadulto estava comendo em pl. O Macho 9 chegou e o subadulto saiu de lá, cerca de três segundos depois.

Os animais se afastavam diante de mera aproximação de M9, sem que este exibisse qualquer gesto de ameaça. Este resultado é compatível com a idéia de que a hierarquia de dominância não é mantida apenas por iniciativa dos indivíduos que estão no topo (Hinde, 1974). Uma vez estabelecida, a auto-afirmação pelos dominantes pode ser menos conspícua que a esquiva exibida pelos subordinados em relação aos dominantes.

Comportamento agonístico

A Figura 1 mostra a frequência com que cada animal ameaçou ou atacou outros, no conjunto das sessões em que foi alvo de observação focal, na mesma situação de acesso a alimento analisada acima. A linha tracejada assinala a média do grupo. O comportamento de M9, de um lado, e de M11 e F6, de outro, destacaram-se como extremos. M9 foi o animal que mais atacou ou ameaçou outros. A frequência com que exibiu estes comportamentos excedeu a média do grupo em cerca de cinco vezes. Isto indica que a sua prioridade de acesso a alimento – foi o único animal que passou a maior parte do tempo, em que foi observado, comendo sozinho numa posição com alimento – era ativamente mantida. M11 e F6, um macho e uma fêmea com baixos níveis de acesso a alimento, destacaram-se por não

terem exibido qualquer ameaça ou ataque em relação a outros indivíduos. Os demais animais situaram-se em torno da média do grupo.

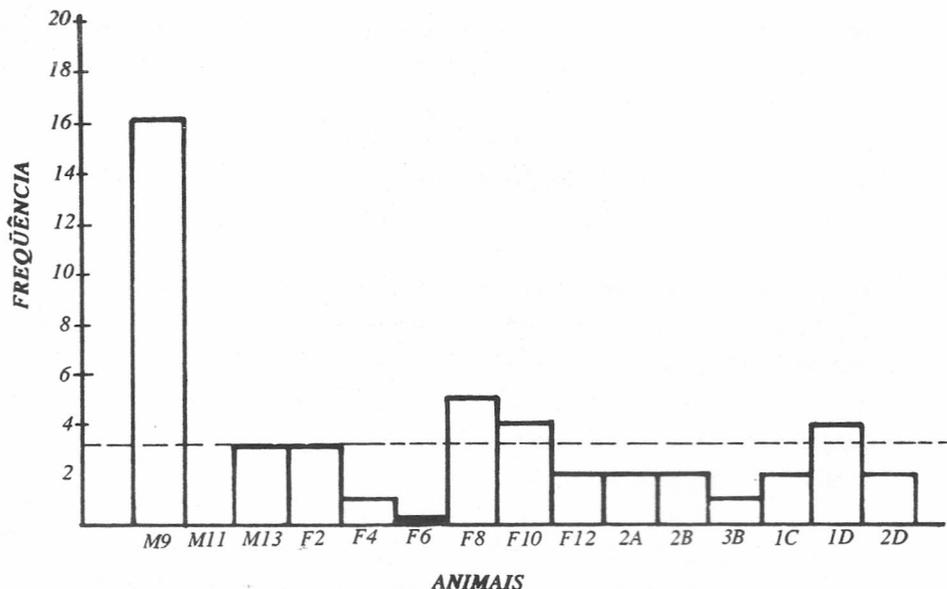


Figura 1 – Frequência com que cada animal ameaçou ou atacou outros, no conjunto das sessões de observação.

A Figura 2 mostra a frequência com que cada animal foi ameaçado ou atacado por outros, no conjunto das sessões em que foi alvo de observação focal. A linha tracejada assinala a média do grupo. O comportamento de M13 e do filhote 2D, de um lado, e de M9, F2 e F8, de outro, destacaram-se como extremos. O filhote 2D e M13, um dos machos adultos, destacaram-se como os animais que mais foram alvo de ameaça ou de ataque. Por sua vez, M9, F2 e F8 nunca foram alvo de agressão por outros.

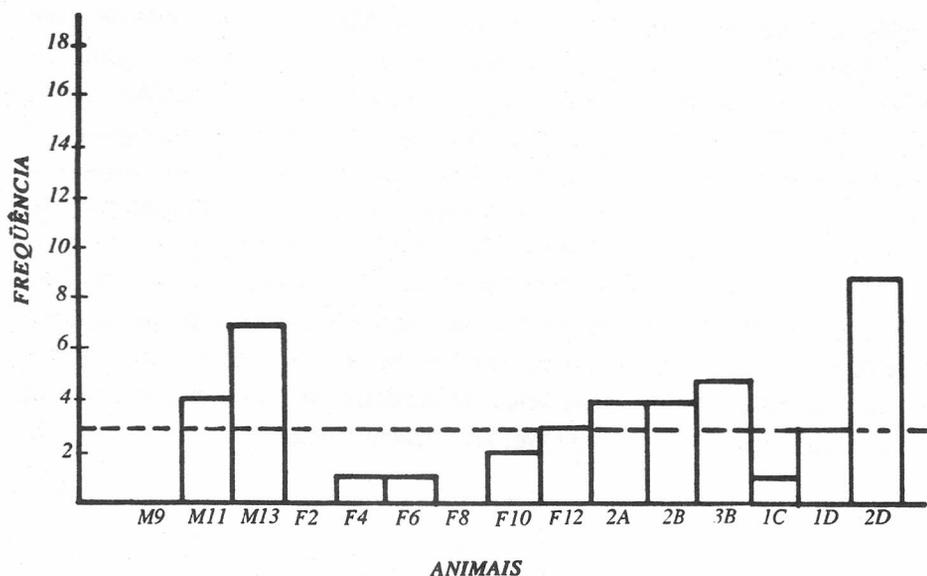


Figura 2 – Frequência com que cada animal foi ameaçado ou atacado por outros, no conjunto das sessões de observação.

Segundo Hinde (1974), quando as relações de dominância num grupo estão muito bem estabelecidas, o(s) indivíduo(s) com posto(s) elevado(s) praticamente não se engaja(m) em comportamentos agonísticos. Os subordinados evitam o confronto, afastando-se diante da simples aproximação do indivíduo alfa. Desempenham, assim, um papel ativo na manutenção das relações hierárquicas. Como, no grupo observado, o Macho 9 (alfa) exibiu níveis muito elevados de agressão, embora esta nunca tenha recebido retorno, procuramos examinar mais detalhadamente o seu comportamento.

Examinando os alvos de agressão de M9 surgiu um padrão interessante (Figura 3). Os seus alvos preferenciais de ataque foram subadultos e filhotes, provavelmente indivíduos que não chegavam a ameaçar as relações hierárquicas da colônia. De fato, pareciam ser estes os indivíduos que mais freqüentemente estavam em torno de M9, aparentemente observando-o enquanto ele comia sozinho numa posição com alimento. Quando ele acabava se saciando, no final de uma sessão de

observação, e permitindo o acesso de outros indivíduos na mesma posição com alimento, aparentemente eram os subadultos e filhotes que se juntavam a ele. Talvez o padrão observado, neste caso, reflita mais um certo grau de liberdade social, permitido a indivíduos jovens, que uma instabilidade nas relações hierárquicas da colônia. Nenhum dos subadultos ou filhotes atacados pelo M9 saiu ferido. É possível que as conseqüências de um ataque real do M9 em relação a um dos machos adultos fossem muito mais sérias. Estes indivíduos pareciam evitar o confronto, ao contrário dos subadultos e filhotes, que passavam grande parte do tempo em torno do macho dominante. No entanto, algum risco existe mesmo para estes indivíduos. O macho subadulto 3B (Pitoco) possuía só um toco de cauda; o restante da cauda foi perdido numa briga. O incidente em si, no entanto, não foi observado e não se sabe se o responsável foi o macho dominante.

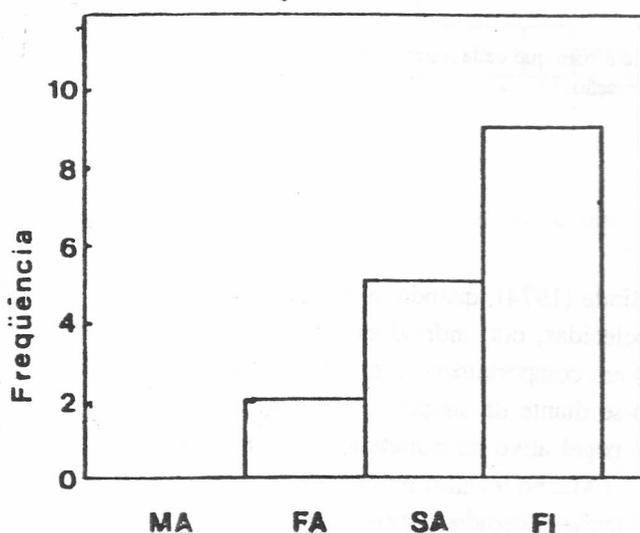


Figura 3 – Frequência com que o Macho 9 agrediu machos adultos (MA), fêmeas adultas (FA), subadultos (SA) e filhotes (FI).

Deslocamento pelo espaço

O deslocamento dos animais pelo espaço parecia ser outro indicador a partir do qual era possível inferir relações de dominância. Com o objetivo de estudar o deslocamento dos animais pelo espaço, dividiu-se o cercado em dez áreas de mesmo tamanho, utilizando como referência os canos de sustentação das grades que formavam o teto (Figura 4). Foram feitas 16 sessões de observação, de 15 minutos cada uma, de seis animais da colônia – três machos adultos (M9, M11 e M13) e três fêmeas adultas (F2, F4 e F8). Foram feitas observações de animais focais, totalizando 240 minutos de observação por animal.

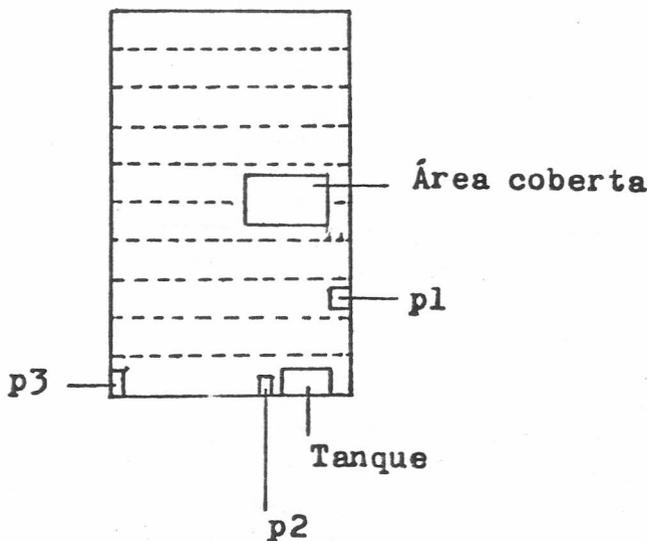


Figura 4 – Desenho esquemático do cercado (situando a área central coberta, o tanque no fundo e as três posições em que o alimento costumava ser fornecido dividido em áreas, com o objetivo de estudar o deslocamento dos animais pelo espaço.

A Tabela 1 mostra o padrão de deslocamento pelo espaço de cada um dos seis animais. Mostra o número médio de áreas visitadas, calculado sobre as 16 sessões, e a frequência média de mudança de área. Em média, o Macho 9 e as fêmeas F2, F4 e F8, visitaram, numa sessão de 15 minutos, de metade a 2/3 do espaço, enquanto os machos M11 e M13 visitaram menos de 1/3 do espaço.

TABELA 1

Deslocamento pelo espaço

Animais	Nº de áreas visitadas X	Frequência com que mudou de área X	Nº de sessões em que só ocupou uma área	Nº de sessões em que visitou as 10 áreas
M9	6,4 (1-10)*	12,3 (0-35)	1	4
M11	2,3 (1-6)	2,9 (0-18)	7	0
M13	1,8 (1-5)	2,0 (0-16)	11	0
F2	7,3 (1-10)	13,6 (0-33)	1	7
F4	7,0 (3-10)	14,6 (2-30)	0	4
F8	5,3 (1-10)	8,9 (0-28)	1	3

* Os números entre parenteses, nas duas primeiras colunas, referem-se à faixa de variação.

Em metade ou mais das sessões de observação, os machos M11 e M13 foram vistos ocupando uma única área. No caso dos outros indivíduos isto aconteceu numa única sessão e no caso de uma das fêmeas (F4) não aconteceu nunca. Em nenhuma das sessões de observação, os machos M11 e M13 foram vistos visitando as dez áreas do cercado. O seu comportamento contrastava com o dos outros animais, que em mais de uma sessão (3-7) foram vistos percorrendo todo o cercado.

A impressão que se tinha é que os dois machos M11 e M13 estavam "encurralados", enquanto os outros indivíduos tinham liberdade de deslocamento pelo espaço. Estes dois machos eram sistematicamente vistos no fundo do cercado, enquanto os outros animais eram encontrados em locais mais diversificados. Esta impressão foi confirmada em observações adicionais, não sistemáticas, feitas em dias de muito frio e em dias de chuva. Enquanto M11 e M13 ficavam encolhidos e abraçados um no outro (lembravam os macaquinhos de Harlow (Harlow, McGaugh e Thompson, 1972) criados sem mãe em grupos de companheiros), sob um telhadinho no fundo do cercado, os animais restantes da colônia ficavam abrigados sob a área central coberta.

Em conclusão

Os resultados disponíveis até agora, obtidos a partir de medidas de prioridade de acesso a alimento, de exibição de comportamentos agonísticos e de padrões de deslocamento pelo espaço, revelaram uma estrutura hierárquica, em que estava bem definida a posição dominante do macho adulto mais velho (com aproximadamente 16 anos) e a posição periférica dos outros dois machos adultos de menor idade (aproximadamente 7 anos). A discriminação das relações de status existentes entre os demais membros do grupo parece mais difícil e dependente de medidas mais finas.

Estudos feitos com rhesus em vida livre mostraram uma quantidade significativa de transferência de machos entre grupos, enquanto as fêmeas permaneciam no grupo de origem (veja revisão feita por Demarest, 1977). Drickamer e Vessey (1973) estudaram colônias de rhesus nas ilhas de LaCueva e Guayacan, em Porto Rico. Observaram que as migrações atingiram um pico durante a estação de acasalamento. Dos machos que mudaram de grupo, um mudou antes de ter três anos, e 50% o fizeram entre três e quatro anos. Todos os machos atingindo sete anos deixaram sua tropa de origem e o posto da mãe não influenciava a idade da transferência. Segundo Carpenter (1964), o macho tipicamente separa-se do seu grupo parental no início da adolescência e vive em grupos unissexuais até o início da vida adulta, quando então entra num grupo heterossexual. Passa por vários estágios de subordinação, até ser tolerado e tornar-se parte integral do grupo heterossexual.

Talvez esta literatura ajude a explicar a posição periférica dos machos M11 e M13 no nosso estudo. A possibilidade de migração inexistia. Talvez a não migração de indivíduos, quando o esperado seria a transferência de grupo, resulte num aumento da tensão intra-grupo, que empurra estes indivíduos cada vez mais para a periferia.

COMUNICAÇÃO

O rhesus possui um repertório de sinais sociais (táteis, visuais, auditivos e olfativos) utilizados na comunicação intra-específica. Alguns aspectos deste sistema de comunicação serão descritos a seguir. Suas características básicas estão relacionadas com a estrutura do grupo. Segundo Marler (1965) a maior parte do sistema de comunicação de primatas não humanos parece estar voltada para a organização do comportamento social do grupo, dominância e subordinação, manutenção da paz e coesão do grupo. Informações ambientais, presentes ou passadas, estão pouco representadas nos seus sistemas de comunicação.

Comunicação tátil

Uma forma característica de comportamento envolvendo estimulação tátil entre os rhesus é a limpeza social. O comportamento de limpeza social caracteriza-se por um animal examinar, manipular e/ou tocar com a boca regiões do pelo de outro. Vários padrões podem ser utilizados: (1) Uma das mãos é apoiada sobre uma região do pelo do outro. A outra mão é movimentada, em contato com o pelo, numa área próxima, executando movimentos de varrer. Aparentemente, estes movimentos separam o pelo; (2) Há outros movimentos que parecem envolver maior precisão, em que o animal une os dedos em contato com o corpo do parceiro. Aparentemente, o animal pega alguma coisa; (3) A mão é levada à boca e ocorrem movimentos de mastigação. Aparentemente, o animal come alguma coisa que tirou do pelo do outro; (4) A boca também pode ser aproximada da região manipulada. Aparentemente, são executados movimentos de morder/lamber em contato com o pelo.

O animal que executa a limpeza (agente) permanece sentado, as patas anteriores livres para a manipulação e as posteriores apoiadas no chão. No curso de um episódio, pode curvar mais o tronco ou esticá-lo, de modo a alcançar outras regiões do corpo do parceiro; ou, ainda, pode deslocar-se mais para um lado ou mais para o outro. O indivíduo que é alvo da limpeza (alvo) assume posturas e posições mais diversificadas: deitado – de lado, de costas, de bruços – sentado – de frente, de lado ou de costas para o parceiro – ou de quatro. No curso de um episódio, todas elas podem chegar a ser assumidas. O indivíduo alvo de vez em quando muda de postura/posição. Ou, ainda, é o agente que força a mudança, puxando um braço ou uma perna. Enquanto o agente olha atentamente a região manipulada, o alvo permanece com os olhos fechados, dando a impressão de relaxamento. Quando fica de olhos abertos e está de frente para o agente, a cabeça permanece voltada para um lado ou erguida, de modo que o olhar não é fixado neste.

A limpeza social pode servir para retirar sujeira/ectoparasitas. Segundo Marler (1965), a concentração de ações de limpeza social em partes do corpo do parceiro que são inacessíveis à auto-limpeza talvez reflita esta possibilidade. Aponta, contudo, que a limpeza social é particularmente freqüente em espécies como o rhesus e o babuíno, em que relações de dominância desempenham um papel significativo. Comparativamente, é muito menos freqüente em gorilas (Schaller, 1963), que exibem relações de dominância mais sutis e pacíficas.

Vários aspectos dos resultados obtidos (Franco et al., 1984 a, b; Fernandes et al., 1986) sobre o comportamento de limpeza social de macacos rhesus, nos estudos realizados com a colônia mantida no Instituto Butantan, parecem compatí-

veis com a idéia de Marler (1965) de que as conseqüências do comportamento não se limitam à remoção de sujeira/ectoparasitas, podendo estar em jogo mecanismos adicionais de redução de tensão e/ou obtenção de tolerância por parte dos membros do grupo.

Nas observações sobre limpeza social (Franco et al., 1984 a) foram focalizados seis animais da colônia – três machos adultos (M9, M11 e M13) e três fêmeas adultas (F2, F4 e F8). Cada um deles foi observado durante seis sessões de quinze minutos cada uma. Analisou-se o tipo de início e de término de todos os episódios de limpeza social registrados. Basicamente, um episódio podia ocorrer por iniciativa do alvo, como no exemplo a seguir:

A Fêmea 2 andou em direção da Fêmea 10, que estava sentada. Sentou bem na sua frente e depois deitou. A Fêmea 10 começou, então, a limpar a Fêmea 2. ou por iniciativa do agente:

A Fêmea 2 estava sentada, engajada em auto-limpeza. A Fêmea 8 aproximou-se por trás, sentou e começou a limpar suas costas.

O término podia ocorrer, igualmente, por iniciativa do alvo.

A Fêmea 12 estava limpando a Fêmea 8. A limpeza terminou quando a Fêmea 8 foi embora.

Ou por iniciativa do agente:

O macho 13 estava limpando o Macho 11. A limpeza terminou quando o Macho 13 foi embora.

Verificou-se (Figura 5) que a limpeza social ocorreu mais freqüentemente por iniciativa do agente que por iniciativa do alvo, um resultado também encontrado por Seyfarth (1980), em fêmeas de *Cercopithecus aethiops*. O término do comportamento também ocorreu mais freqüentemente por iniciativa do agente que por iniciativa do alvo.

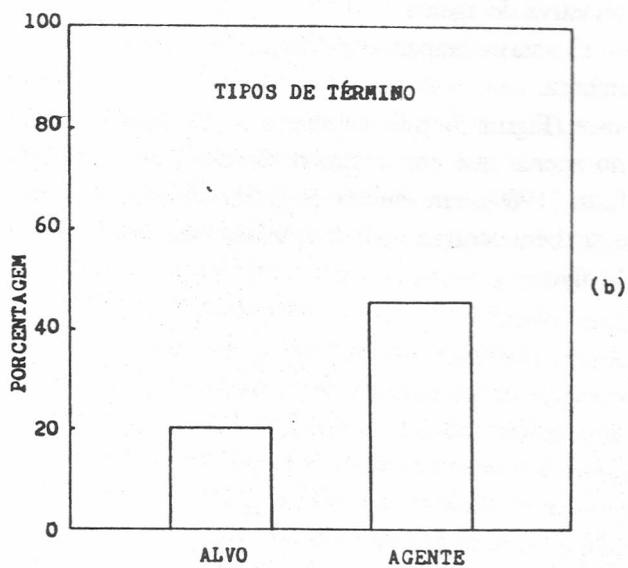
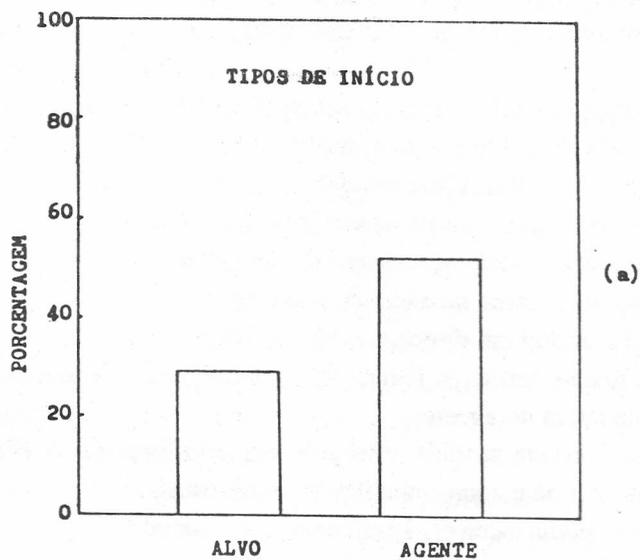


Figura 5 – Frequência relativa de início (a) e de término (b) de limpeza social por iniciativa do alvo por iniciativa do agente.

Analisou-se, ainda, a participação de cada animal nos papéis de agente e de alvo (Franco et al., 194b). Entre as fêmeas chamou atenção o comportamento da Fêmea 2 em relação às duas outras. Do total de episódios em que participou, que foi bastante elevado (= 53), em 85% assumiu o papel de alvo e só em 15%, o papel de agente. Como mostra a Tabela 2, esta diferença é estatisticamente significativa. As Fêmeas 4 e 8 apresentaram tendências opostas, no sentido de assumirem mais freqüentemente o papel de agentes. Estas tendências não chegaram, contudo, a se traduzir em diferenças estatisticamente significativas. Entre os machos, destacou-se o comportamento do Macho 13, que assumiu o papel de agente em 71% dos episódios de limpeza social em que participou e o de alvo, em 29%, uma diferença estatisticamente significativa. Os machos M9 e M11 apresentaram tendências opostas, no sentido de assumirem mais freqüentemente o papel de alvo que o de agente, mas estas tendências não chegaram a superar o nível esperado pelo acaso.

TABELA 2

Valores calculados de quiquadrado, comparando a freqüência com que cada animal assumiu os papéis de agente e de alvo e as probabilidades associadas.

Animal	Papel Assumido		Quiquadrado	Probabilidade
	Agente	Alvo		
M9	7	12	1,316	> 0,05
M11	6	8	0,286	> 0,05
M13	17	7	5,566	< 0,02
F2	8	45	25,830	< 0,001
F4	15	9	1,500	> 0,05
F8	31	18	3,448	> 0,05

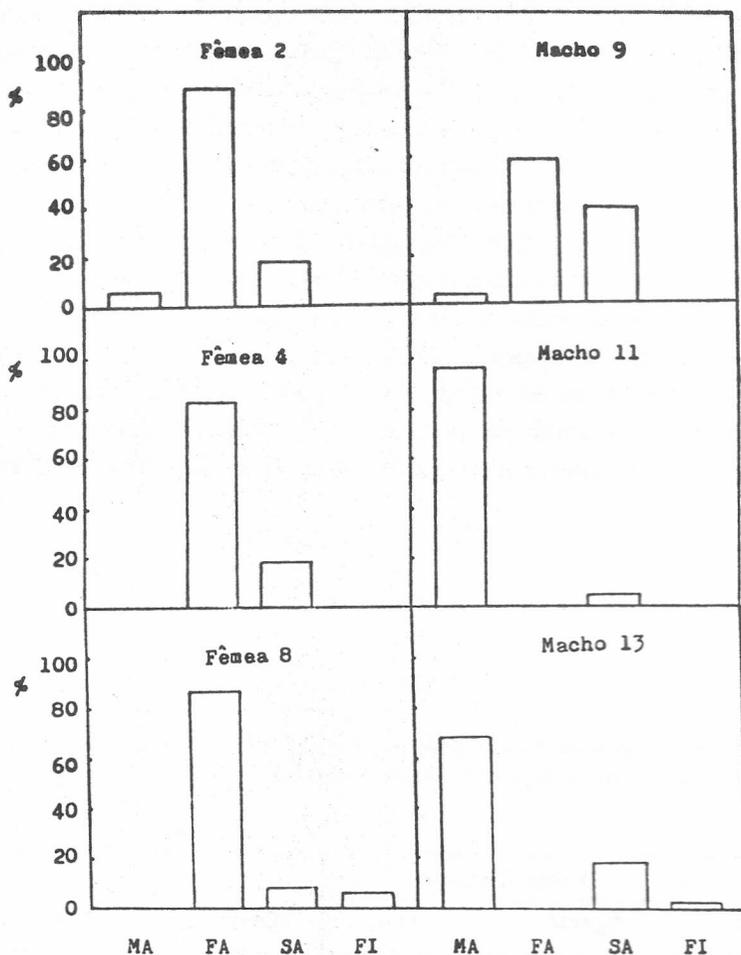


Figura 6 – Identidade do parceiro envolvido em limpeza social: (MA) macho adulto, (FA) fêmea adulta, (SA) subadulto e (FI) filhote.

É interessante lembrar que a Fêmea 2, que se destacou no conjunto dos animais, apresentando a desproporção mais marcada entre os papéis de agente e de alvo, a favor deste último, era a fêmea mais velha da colônia. Este resultado é sugestivo, quando comparado com a observação de Hanby (citado em Deag, 1980), mostrando que “OLD”, a fêmea fundadora da colônia de rhesus com que traba-

lhou, era mais freqüentemente alvo que agente de limpeza social. Não encontrou a mesma desproporção entre os papéis de agente e de alvo para os outros membros da colônia.

Analisou-se também a identidade dos parceiros envolvidos na limpeza social. Como mostra a Figura 6, os parceiros das fêmeas adultas eram predominantemente (77 a 83%) outras fêmeas também adultas. Subadultos apareceram em pequena proporção (8 a 18%) como parceiros das três fêmeas, F2, F4 e F8, enquanto a categoria filhotes só apareceu em relação a F8 (6%). Isto aconteceu nos poucos episódios em que F8 limpou seu próprio filhote. A categoria Machos Adultos só apareceu em relação a F2 e numa proporção baixa (5%). Isto aconteceu quando o Macho 9 limpou a Fêmea 2.

De modo geral, a distribuição dos parceiros das três fêmeas adultas focalizadas foi notavelmente constante; as diferenças, apesar de existentes, foram pequenas. O mesmo não ocorreu entre os machos. O Macho 9 engajou-se em limpeza social predominantemente com fêmeas adultas e com indivíduos subadultos. Houve apenas um episódio de interação com um dos outros dois machos – o Macho 9 foi limpo pelo Macho 13: O Macho 13 estava sentado num murinho, no fundo do cercado. O Macho 9 aproximou-se e sentou perto dele. O M13 fez várias apresentações “sexuais” para o M9 (virou o traseiro para o M9, a cauda afastada lateralmente, olhando por cima do ombro; é interessante notar que em várias destas apresentações o M9 não estava olhando na sua direção) e, depois, começou a limpar o M9 pela região das costas.

O Macho 11 engajou-se só uma vez em limpeza social com um indivíduo subadulto, tendo sido limpo por este; em todos os outros episódios apareceu em interação com o Macho 13. Já o Macho 13 apareceu em interação com as categorias Machos Adultos (69%) – devendo-se destacar que seu parceiro predominante foi o Macho 11, tendo interagido apenas uma vez com o Macho 9 – subadultos (29%) e filhotes (2%).

Os Machos 11 e 13 tinham em comum a completa ausência de interação com fêmeas adultas. O Macho 11 apareceu como um indivíduo com baixíssima penetração no grupo. O Macho 13, apesar de também ter se apresentado com baixa penetração no grupo era menos extremo que o Macho 11 – interagiu com um maior número de indivíduos que este. Este resultado ganha sentido no contexto das relações de dominância. É provável que os dados sobre parceria em limpeza social espelhem a participação em comportamento sexual, embora este não tenha sido sistematicamente investigado.

Comunicação visual

Quatro tipos principais de expressões faciais foram identificados: exibição com exposição silenciosa dos dentes, exibição com boca aberta sem exposição dos dentes, fazer bico/estalar os lábios e cara de brincadeira.

Na *exibição com exposição silenciosa dos dentes*, foi observado o mesmo padrão descrito por van Hoof (1972) em *Macaca irus*: os cantos da boca e os lábios são retraídos, de tal modo que os dentes e uma parte das gengivas são expostos; não há vocalização; os olhos são dirigidos diretamente ou obliquamente ao parceiro de interação. (Ex: 1C, filhote da Fêmea 10, envolveu-se numa briga e começou a gritar. A Fêmea 10 saiu correndo na sua direção, mas em vez de atacar o indivíduo que estava brigando com seu filhote – como geralmente ocorre quando as mães interferem nas brigas dos seus filhotes (Horrocks e Hunte, (1983) – a Fêmea 10 parou perto dele e lhe dirigiu a “expressão silenciosa dos dentes“.) Segundo van Hoof (1972), este é um gesto de submissão, possivelmente derivado da exibição com exposição de dentes associada a vocalização. Ocorre quando o animal está sujeito a alguma ameaça ou estimulação aversiva intensa, e a tendência de fuga, simultaneamente ativada, é bloqueada (por exemplo, o animal está encurralado) ou algum outro fator (como a tendência para ficar perto dos filhotes) está inibindo a fuga.

Na *exibição com boca aberta sem exposição dos dentes*, novamente foi observado o mesmo padrão que em *Macaca irus*. (Marler, 1965; Hinde e Rowell, 1962): os cantos da boca são trazidos para a frente e os lábios pressionados firmemente contra os dentes, que não são expostos; o olhar é fixado diretamente no parceiro de interação. (Ex: Quando o bioterista entrou no cercado, o Macho 9 lhe dirigiu a exibição com boca aberta sem exposição dos dentes. Este bioterista é a pessoa que, quando necessário, pega os animais no cercado e os anestesia. É interessante notar que o bioterista provoca este tipo de exibição, mesmo quando, no fim de semana, vestido de forma comum, fica do lado de fora, entre os visitantes que vão ao Instituto Butantan, para olhar os macacos.) Ao contrário da exibição descrita acima, este é um gesto de ameaça. Marler (1965) chama atenção para o fato de o olhar fixo ser um componente do comportamento de ameaça e de desviar o olhar ser um sinal de submissão.

Davis (1971) também discute o fato de o olhar sustentado e fixo ser uma forma de ameaça para muitos animais. Schaller (1964) observou a ocorrência de verdadeiros combates de olhares entre os gorilas machos, que observou em vida livre, no Parque Nacional do Congo. Ele mesmo tinha receio de ser atacado, se olhasse fixamente para um animal. Um estudo de Exline (1963) sugere que o re-

ceio de Schaller provavelmente era fundamentado. Observou que o rhesus reage com violência ao olhar fixo de um ser humano. Fez experimentos com macacos rhesus mantidos em gaiolas individuais. Quando o pesquisador se aproximava da gaiola com o olhar baixo, praticamente não havia reação, mas quando se aproximava, olhando diretamente nos olhos do macaco, este reagia com ameaça violenta. Se o pesquisador se inclinasse para a frente e sacudisse a gaiola com os olhos fechados, no entanto, os macacos não reagem com ameaça. Imagina-se que, na comunicação intra-específica, o olhar seja decodificado de forma semelhante e que o rhesus também reaja com violência quando outro macaco o olha fixamente. Marler (1965) aponta, de fato, que o olhar fixo muitas vezes é suficiente por si só, na ausência de outras exibições, para deslocar um subordinado em gorilas, babuínos, macacos rhesus e langures.

Nos mamíferos, os diferentes movimentos de sinalização, usados em exibições, em lugar de serem discretos, tendem freqüentemente a apresentar intergradações, que presumivelmente permitem a comunicação de informações mais sutis (Hinde, 1970). São clássicos os estudos de Leyhausen (1956), em que as exibições de ameaça de gatos (compostas por expressões faciais, que envolvem mudanças da posição das orelhas, da abertura da boca, da dilatação das pupilas, por posturas do corpo, que envolvem mudanças no grau de arqueamento do dorso, por mudança no tipo de vocalização e piloereção) são analisadas em termos de uma sobreposição de tendências de ataque e de fuga. A natureza da postura muda com as forças das duas tendências em jogo.

Segundo Chevalier-Skolnikoff (1973), é possível mapear as expressões faciais de primatas, como Leyhausen (1956) mapeou as do gato, segundo emoção (medo e raiva) e intensidade. Mostrou que, em *Macaca arctoides*, ocorrem contínuos de expressões entre diferentes estados emocionais. Há expressões que representam misturas de medo e de raiva. Além disso, as expressões também transmitem graus de intensidade emocional. No eixo *raiva*, à medida que o macaco fica cada vez com mais raiva, o olhar fixo é intensificado, as orelhas são trazidas para frente, há piloereção na região da cabeça e do pescoço, os lábios são pressionados contra os dentes que não são expostos, e a boca, aberta. No eixo *medo*, à medida que o medo aumenta, as orelhas são trazidas para trás, para junto da cabeça, onde não são exibidas, e os lábios são retraídos na horizontal, expondo os dentes. Por alterações nos vários elementos que compõem a exibição, são inferidas misturas de medo e raiva, leves, moderadas e intensas.

É provável que uma análise mais minuciosa dos movimentos expressivos do macaco rhesus revele intergradações entre a *exibição com exposição silenciosa*

dos dentes e a exibição com boca aberta sem exposição dos dentes, semelhantes às descritas por Chevalier-Skolnikoff (1973) para *Macaca arctoides*.

Na exibição que denominamos *fazer bico/estalar os lábios*, observamos o mesmo padrão descrito por Chevalier-Skolnikoff (1973) para *Macaca arctoides*: a boca fica fechada ou apenas ligeiramente aberta, os lábios ficam protraídos e franzidos, as orelhas ficam para trás, junto da cabeça, e ocasionalmente o animal estala os lábios. (Ex: 2A afastou-se do seu filhote, quando este tinha um mês, até aproximadamente dois metros. Continuou olhando para ele, no entanto, e dirigiu-lhe a exibição "fazer bico/estalar os lábios"). Berman (1977) observou macacos rhesus, em vida livre, na ilha de Cayo Santiago. Observou, igualmente, a exibição "fazer bico/estalar os lábios" de mães em relação a filhotes, quando estes se apresentam relutantes em segui-las para dentro da água. As mães tipicamente entram no mar sozinhas, enquanto os filhotes ficavam para trás, na praia. Depois de alguns metros, paravam, olhavam para eles e estalavam os lábios. Aparentemente, usavam a exibição para encorajar os filhotes a segui-las. Segundo Chevalier-Skolnikoff (1973), esta é uma expressão amistosa, que se desenvolve ontogeneticamente, a partir do reflexo de sucção do filhote.

Na *cara de brincadeira*, a boca fica bem aberta e os dentes são expostos. Esta expressão é exibida por filhotes engajados em brincadeira social, envolvendo perseguição e luta simuladas (Loizos, 1967; van Hoof, 1976). É interpretada como um movimento ritualizado de morder, que funciona como um sinal de meta-comunicação (Bateson, 1976; Blurton Jones, 1976), indicando que a luta não deve ser levada a sério. (Ex: Foi observada também num filhote em relação à mãe. Com aproximadamente seis meses, o filhote de 2A começou a perseguir e morder a cauda da mãe, exibindo a cara de brincadeira. A mãe não exibia a mesma expressão, limpava o filhote, enquanto ele brincava com a sua cauda.)

Foram identificadas também posturas características do corpo. São especialmente bem diferenciadas as posturas de ameaça e de submissão. Na postura de *ameaça*, a parte anterior do corpo fica numa posição baixa e a parte posterior do corpo, numa posição elevada, e o animal fixa frontalmente o parceiro. A cauda muitas vezes fica erguida e enrolada na extremidade (Figura 7). Na *postura de submissão*, o corpo é flexionado lateralmente e o animal parece tentar apresentar ao seu parceiro, simultaneamente, a parte posterior do corpo, com a cauda abaixada ou desviada lateralmente, e a face, em que aparece a exibição com exposição silenciosa dos dentes (Sade, 1976).

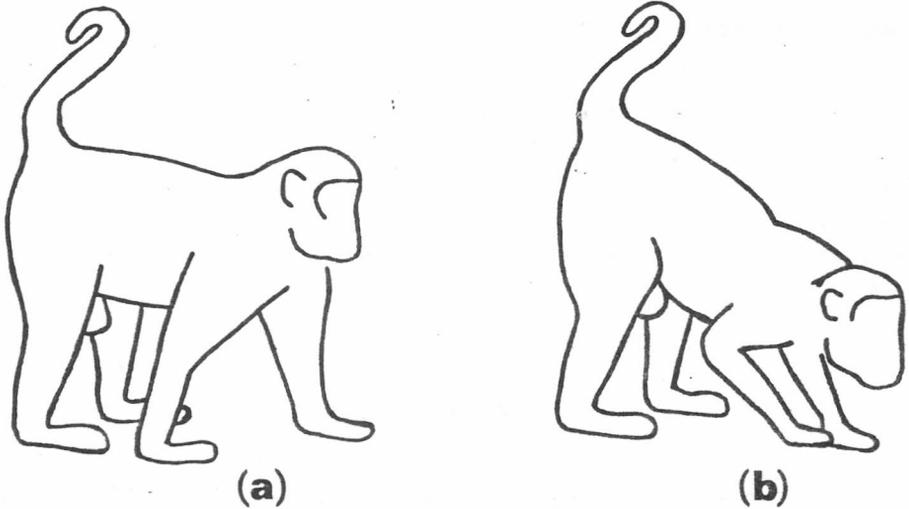


Figura 7^a – Desenho esquemático de uma seqüência, indicando a adoção de uma postura de ameaça por um macho dominante.

A própria postura de um animal, enquanto se locomove ou simplesmente fica sentado, pode ser informativa, mesmo quando não parece diretamente direcionada para um parceiro. Segundo Hinde (1974), um subordinado senta encolhido e anda curvado, com a cauda bem abaixada, constantemente alerta para um atacante em potencial. Esta descrição ajusta-se bem ao que observamos para os Machos 11 e 13, animais que eram colocados em fuga até por filhotes, muitas vezes menores que eles. Um macho dominante anda empertigado, com a cauda erguida e enrolada na extremidade. Na colônia que observamos, este padrão era típico do Macho 9. Estas alterações posturais parecem refletir o *princípio da Antítese*, formulado por Darwin (1872). O animal transmite uma disposição para o ataque, tornando-se maior, e uma disposição para a fuga, encolhendo-se.

Há sinais visuais que são estruturais e transmitem informações sobre sexo e idade, podendo ser acentuados por meios comportamentais. Alguns são permanentes, a partir de uma certa idade. Por exemplo, os filhotes, ao contrário dos outros membros da colônia, não apresentam a pelagem avermelhada na face interna e lateral das patas posteriores e próximo à região ano-genital. Outros são temporários e transmitem informações sobre a condição reprodutiva do animal. Por

exemplo, 2A, quando tinha aproximadamente quatro anos, apresentou, durante a estação reprodutiva, intenso inchaço, localizado em torno da região ano-genital, estendendo-se até a base da cauda e pela parte superior e lateral das patas posteriores. Durante este período, 2A foi alvo de intensa atenção por parte do Macho 9, que a seguia por toda a parte. Rowell (1967), que estudou o ciclo reprodutivo de fêmeas rhesus, verificou que fêmeas adultas de modo geral não exibem inchaço sexual. O inchaço é característico de fêmeas adolescentes, entre dois e quatro anos. A função sinalizadora desta alteração estrutural, restrita à adolescência, não está esclarecida.

Comunicação auditiva e olfativa

O rhesus possui um repertório de sinais auditivos, que podem ser discriminados pelo observador humano. A análise destes sinais exige equipamentos de espectrografia sonora. Esta análise foi feita por Rowell (1962) e por Rowell e Hinde (1962). Foram diferenciados nove sons, quanto às suas características físicas e às funções desempenhadas: (1) bramido - ruído alto e longo, exido por um animal muito confiante, ameaçando outro de posto inferior; (2) bramidos curtos - é semelhante ao anterior, mas mais interrompido, e é exibido por um animal que ameaça outro, mas está menos confiante e deseja o apoio do restante do grupo; (3) ganido - é emitido por um animal que está ameaçando, mas não está suficientemente agressivo para se aproximar de outro; (4) rosnado - soa como um "r" arrastado e é emitido por um animal moderadamente alarmado; (5) latido - chamado de alarme, provavelmente provocado pela identificação de predadores; (6) berro - a altura do som muda abruptamente para cima e para baixo. Ocorre quando a ameaça é dirigida a um animal de posto mais alto, por um indivíduo excitado ou alarmado; (7) berros curtos - é semelhante ao anterior, mas mais interrompido. É emitido por um animal que é ameaçado por outro; (8) grito - é emitido pelo macaco perdedor, quando é mordido; (9) guincho - ruídos curtos, muito altos, emitidos por um perdedor exausto, no fim de uma luta.

Não se discrimina um repertório igualmente diversificado de sinais olfativos, embora se deva considerar as limitações da capacidade olfativa humana. Não foram identificadas no rhesus glândulas especializadas, nem comportamentos utilizados para marcação. Nisto, o rhesus e os macacos do Velho Mundo, de modo geral, se diferenciam dos prossímios, que possuem glândulas especializadas em várias regiões do corpo, como peito, pescoço e patas anteriores (Wilson, 1975). As secreções destas glândulas são esfregadas em galhos, na área de moradia. As

patas também podem ser umedecidas com urina, que o animal espalha sobre si mesmo ou sobre galhos.

A forma de comunicação predominante depende do meio em que o animal vive. Os prossímios são animais noturnos, que utilizam sinais olfativos como o principal meio de comunicação. O rhesus e os macacos do Velho Mundo, de modo geral, por sua vez, são animais diurnos. A visão torna-se o principal meio de comunicação e o olfato perde importância (Marler, 1965; Chavalier-Skolnikoff, 1973).

No cérebro dos prossímios, os lobos olfativos são muito desenvolvidos (Passingham, 1982). Nos macacos, os lobos olfativos são particularmente reduzidos. As áreas correspondentes foram ocupadas pelo córtex cerebral.

As mudanças que ocorreram na predominância das funções sensoriais ficam também bem evidenciadas na análise feita por Chevalier-Skolnikoff (1973) da evolução dos músculos da face. Os anfíbios e os répteis só são capazes de abrir e fechar os olhos e a boca. Comparativamente, a musculatura da face dos mamíferos é mais desenvolvida, mas a mobilidade ainda é limitada. Nos prossímios, a musculatura da face não é bem diferenciada. São especialmente bem desenvolvidos, no entanto, grupos de músculos em torno das orelhas, *tornando-as altamente móveis*, e em torno do focinho, controlando o movimento da sua ponta úmida sensível. Nos macacos do Velho Mundo, encontra-se uma redução no número, tamanho e atividade dos músculos externos à orelha e no tamanho da orelha, indicando uma diminuição da função acústica, em relação aos prossímios. Houve também aumento e diferenciação dos músculos da boca e das bochechas, que possibilita aos macacos uma maior diferenciação de expressões e revela a predominância da função visual em relação aos prossímios.

Em conclusão

Vários tipos de sinais podem se sobrepor, comunicando informações redundantes. A redundância ajuda a assegurar que a mensagem seja transmitida. No rhesus, a comunicação visual, olfativa e tátil predomina sobre a comunicação olfativa, o que se relaciona com o modo de vida diurno da espécie. O sistema de comunicação está a serviço da coordenação das interações sociais, transmitindo mudanças de estado emocional de um indivíduo a outro.

REFERÊNCIAS

- BATESON, G. 1976. A theory of play and fantasy. Em: J.S. BRUNER, A. JOLLY e K. SYLVA (orgs.) *Play — its role in development and evolution*. Penguin Books, Nova York. (Artigo publicado originalmente em 1955).
- BERMAN, C. 1977. Seaside play is a serious business. *New Scientist* 73: 761-763.
- BERNSTEIN, I.S. 1964. Role of the dominant male rhesus monkey in response to external challenges to the group. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 57: 404-406.
- BLURTON JONES N. 1976. Rough-and-tumble play among nursery school children. Em: J.S. BRUNER, A. JOLLY e K. SYLVA (orgs.) *Play-its role in development and evolution* Penguin Books, Nova York.
- CARPENTER, R.C. 1964. *Naturalistic behavior of non-human primates*. Pennsylvania State University Press.
- CHEVALIER-SKOLNIKOFF, S. 1973. Facial expression of emotion in non-human primates. Em: P. EKMAN (org.) *Darwin and facial expression*. Academic Press, Nova York.
- CHEVALIER-SKOLNIHOFF, S. 1973. Visual and tactile communication in *Macaca arcoides* and its ontogenetic development. *American Journal of Physical Anthropology*, 38: 515-518.
- DARWIN, C. 1872. *The expression of the emotions in men and animal* Murray, Londres.
- DAVIS, F. 1971. *A comunicação não-verbal*. Summus, São Paulo. (Tradução de 1979).
- DEAG, J.M. 1980. *O comportamento social dos animais*. EDUSP, São Paulo. (Tradução de 1981).
- DEMAREST, W.J. 1977. Incest avoidance among human and non-human primates. Em: S. CHEVALIER-SKOLNKOFF e F.E. POIRIER (orgs.) *Primate bio-social development: biological, social and ecological deternnants*. Garland, Nova York.
- DRICKAMER, L.C. e VESSEY, S. 1973. Group changing in rhesus monkeys. *Primates*, 14: 359-368.
- EXLINE R.V. 1963. Explorations in the process of person perception: visual interaction in relation to competition, sex, and need for affiliation. *Journal of Personality* 31: 1-20.
- FERNANDES, M.E.B., OTTA, E. e CASTRO, R.F. de 1986. Comportamento de limpeza social e individual em *Macaca mulatta*. Trabalho apresentado no 13º Congresso Brasileiro de Zoologia.
- FRANCO, M. DE F., TEREPINS, S.S., BRACCO, S.M., COHEN, R.N., CINTRA, A.C. de A. ROSSA, M.M., OTTA, E. e CASTRO, R.F. 1984a. Dados descritivos sobre a atividade de limpeza social em macacos rhesus. Trabalho apresentado na 14ª Reunião Anual de Psicologia, promovida pela Sociedade de Psicologia de Ribeirão Preto.
- FRANCO, MDE F., ANDREIS, M., MIRIM, L.A.L., MALERMAN G., OTTA, E. e CASTRO, R.F. de 1984 b. Limpeza social em macacos rhesus: distribuição do comportamento entre os membros de uma colônia. Trabalho apresentado na 14ª Reunião Anual de Psicologia, promovida pela Sociedade de Psicologia de Ribeirão Preto.
- FRANCOMANO, A.L., OTTA, E., LIMA, J.E.R., PIETROFORTE, A.R.S., SIMONKA, C.E. e TEMER, A. de A. 1986. Levantamento de padrões de comportamento social em macacos rhesus. Trabalho apresentado na 38ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência.
- GOULD, S.J. 1973. *Ever since Darwin — Reflections in Natural History*. Burnett Books, Londres.

- HARLOW, H.F., MCGAUGH, J.L. e THOMPSON, R.F. 1972. *Psicologia*. Brasiliense, São Paulo. (Tradução de 1978.)
- HINDE, R.A. e ROWELL, T.E. 1962. Communication by postures and facial expressions in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138: 1-21.
- HINDE, R.A. 1970. *Animal behaviour - A synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill Kogakusha, Tóquio.
- HINDE, R.A. 1974. *Biological bases of human social behaviour*. McGraw-Hill, Nova York.
- HORROCKS, J. e HUNTE, W. 1983. Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: an appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour*, 31: 772-782.
- LEAKEY, R.E. e LEWIN, R. 1977. *Origens*. Melhoramentos, São Paulo. (Tradução de 1982).
- LEYHAUSEN, P. 1956. Verhaltenstudien bei Katzen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Beiheft, 2. Citado em HINDE (1970).
- LOIZOS, C. 1967. Play behavior in higher primates: a review. Em: D. MORRIS (org.) *Primate ethology*. Weidenfeld e Nicolson, Londres.
- MARLER, P. 1965. Communication in monkeys and apes. Em: I. DEVORE (org.) *Primate behavior - Field studies of monkeys and apes* Holt, Rinehart e Winston, Nova York.
- OTTA, E., BARROS, D.A. de, SOUZA, L. de, FRANÇA, V.L., CASTRO, R.F. de, CANTERAS, N.S. 1986. Um estudo das relações hierárquicas existentes entre os indivíduos componentes de um colônia de macacos rhesus. Trabalho apresentado no 4º Encontro de Etologia.
- PASSINGHAM, R.E. 1982. *The human primate* Freeman, Oxford.
- PLOOG, D. 1973. Comunicação em sociedades de macacos e seu significado para as formas de comunicação do homem. Em: H. G. GADAMER e P. VOGLER (orgs.) *Antropologia, vol.2*. EDUSP, São Paulo.
- ROWELL, T.E. e HINDE, R.A. 1962. Vocal communication by the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138: 279-294.
- ROWELL, T.E. 1962. Agonistic noises of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Symposium of the Zoological Society of London*, 8: 91-96.
- ROWELL, T.E. 1967. Female reproductive cycles and the behavior of baboons and rhesus macaques. Em: S.A. ALTMANN (org.) *Social communication among primates*. The University of Chicago Press, Chicago.
- SADE, D.S. 1976. An ethogram for rhesus monkeys: antithetical contrasts in posture and movements. Em: J.S. BRUNER, A. JOLLY e k. SYLVA (orgs.) *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, Nova York. (Artigo publicado originalmente em 1973.)
- SCHALLER, G. 1963. *The mountain gorilla: ecology and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHALLER, G. 1964. *The year of the gorilla*. University of Chicago Press, Chicago.
- SEYFARTH, R.M. 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 28: 798-813.
- SOUTAWICK, C.H., BEG, M.A. e SIDDIQI, M.R. 1965. Rhesus monkeys in North India. Em: I. DEVORE (org.) *Primate behavior - Field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart and Winston, Nova York.
- SUSSMAN, R.W. 1979. *Primate ecology - Problem oriented field studies*. John Wiley, Nova York.

- TOSL, C., TAVARES, C.S., ANCAJIMA, H.Y., NORIEGA, M.P. E OTTA, E. 1986. Análise de competição por alimento em macacos rhesus. Trabalho apresentado na 38ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência.
- van HOOF, J.A.R.A.M. 1976. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. Em: J.S. BRUNER, A. JOLLY e K. SYLVA (orgs.) *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, Nova York (Artigo publicado originalmente em 1972).
- WASHBURN, S.L. e HAMBURG, D.A. 1965. The study of primate behavior. Em I. DEVORE (org.) *Primate behavior - Field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart Winston, Nova York.
- WILSON E.O. 1975. *Sociobiology* Belknap Press, Cambridge.

COMPORTAMENTO HUMANO ORIGENS EVOLUTIVAS

11

*Vera Sílvia Raad Bussab**

Rastrear as características psicológicas humanas ao longo da evolução, em busca de suas possíveis origens, pode se transformar em um exercício extremamente estimulante e instigador de questões, para quem estiver interessado em desvendar os mistérios do comportamento humano.

Registrar a presença de um fenômeno tido como tipicamente humano em ancestral primitivo, obriga-nos a pensar na força da seleção natural produzindo e mantendo o fenômeno, ou a imaginar uma incrível corrente cultural contínua, um ambiente modelador estável, ou ainda a vislumbrar complicadas interações genéticas e ambientais.

Estamos em terreno francamente interdisciplinar. A própria leitura do registro fóssil anatômico e dos indícios fósseis comportamentais requer intenso estudo comparativo das espécies vivas, bem como intensa consulta às teorias psicológicas e biológicas vigentes. Por sua vez, ao encarmos de novo a questão do desenvolvimento psicológico no indivíduo, a perspectiva evolucionária pode servir de referencial esclarecedor.

O jogo interdisciplinar serve a todas as partes. Prova disso está, por exemplo, nas grandes mudanças que a teoria da evolução humana vem sofrendo, desde que se acrescentou uma preocupação com a inferência sobre o comportamento, à análise sistemática paleontológica simples (Ver, por exemplo, Leakey, 1981; Lovejoy, 1981). Acreditamos que o acréscimo da perspectiva evolucionária possa

* Departamento de Psicologia Experimental. Instituto de Psicologia, USP.

produzir efeito semelhante na Psicologia, como vem sendo demonstrado na tradição de estudo do comportamento animal (Ver Hinde, 1970) e em alguns outros setores (Como Bowbly, 1984; Bruner, 1976).

Divergência e especialização hominida

Se quisermos traçar um perfil humano típico em contraste ao perfil dos pongídeos, algumas características básicas parecerão proeminentes. Isto ocorre mesmo se tomarmos por base as sociedades caçadoras-coletoras, relativamente simples, mas infinitamente mais complexas que as demais sociedades primatas. Dentre estas características, vamos destacar algumas, que procuraremos analisar ao longo da evolução: o bipedalismo, a expansão corporal e cerebral; fabricação e uso intensivo de instrumentos; caça e coleta divisão sexual do trabalho, cooperação grupal e partilha; vinculações duradouras - aumento do investimento parental masculino, intensificação do feminino, aumento da receptividade sexual feminina, ritos e símbolos.

Ocasão da divergência inicial

Uma primeira questão diz respeito a quando um grupo ancestral se separou dos pongídeos e iniciou o que poderíamos chamar de espaço de especialização hominida.

A idéia de que a divergência inicial tivesse ocorrido há cerca de 15 a 20 milhões de anos, vem sendo substituída pela de uma divergência bem mais recente, em função de estudos bioquímicos. Sarich e Wilson (1967) analisaram taxas temporais de modificação de proteínas, os chamados relógios proteicos, e concluíram que esta divergência data, no máximo, de 5 milhões de anos. A comparação de DNA humano com o de chimpanzés revela uma identidade da ordem de 98% (McKean, 1983), que em certo sentido justificaria a colocação de ambos no mesmo gênero.

Esta surpreendente identidade contrastada às intensas diferenças no perfil fenotípico destas espécies coloca questões interessantes quanto aos efeitos das diferenças genéticas.

REVISÃO DA EVOLUÇÃO HUMANA

O registro fóssil é incompleto e as classificações dos achados nem sempre são simples. As concepções sobre a definição das espécies e de suas relações filogenéticas vêm mudando em função de novos achados ou de novas interpretações. Nem sempre há concordância, e é provável que muitas mudanças ainda ocorram com novas descobertas.

Vamos nos restringir à análise da evolução humana de 4 milhões de anos para cá, em parte por ser o período mais bem conhecido.

Australopithecus afarensis - o suposto ancestral

Entre 4 e 3 milhões de anos atrás, temos no Leste da África registro de um único hominídeo: *Australopithecus afarensis*. Alguns traços são bastante semelhantes aos dos pongídeos: arcadas dentárias paralelas e caninos proeminentes; altura variando de 90 a 135 cm, sugerindo forte dimorfismo sexual. Além disso, o cérebro é decepcionantemente pequeno - menor que 500 cc. (Este fato retardou o reconhecimento desta espécie como ancestral por décadas, em decorrência de uma expectativa da diferenciação hominídeo baseada na inteligência.) Porém, um exame mais rigoroso mostra certas peculiaridades. Estudos feitos das "impressões" cerebrais deixadas nas caixas cranianas, mostram que a organização dos lobos cerebrais é mais do tipo humana (lobos temporais mais desenvolvidos) do que pongídeo (predominância dos lobos occipitais) (Holloway, 1974).

Por outro lado, o achado em Hadar, na Etiópia, e as os incríveis pegadas em Laetoli, em Olduvai (ver Leakey, 1981), apontam um traço bastante moderno: um bipedalismo plenamente desenvolvido. Embora nos pareça tão natural, o bipedalismo é uma forma raríssima de locomoção. A mudança para esta forma requer modificações anatômicas e fisiológicas profundas, e tem sub-produtos complicados. Por exemplo, impôs uma limitação para a abertura pélvica feminina e para o tamanho dos recém-nascidos.

As teorias de hominização têm levantado hipóteses diversas para explicar a divergência inicial, e o bipedalismo em particular. Nenhuma teoria relaciona-se a uma adaptação ligada à locomoção terrestre. Ao contrário, o bipedalismo parece requerer mais energia e, em certo sentido, fragilizar a locomoção (Hamilton 1984). A partir de revisão feita por Sato (1985), pode-se notar que o bipedalismo tem si-

do associado à necessidade de liberação das mãos, em função do “carregar” e/ou usar instrumentos e/ou caçar; ou ainda ao ficar mais alto nas savanas.

Com base nas análises dos achados fósseis que se seguiram, é razoável supor que a partir de *A. afarensis* tenham evoluído duas linhagens hominidas independentes (Johanson, White, 1979).

A linhagem divergente: *A. africanus* e *A. robustus*

Uma delas é representada pelos *Australopithecus africanus*, encontrados no Sul da África entre 3 e 2 milhões de anos atrás, e pelos seus supostos descendentes, *A. robustus*, no Sul e Leste da África, entre 2 e 1 milhão de anos. Existem indícios de que *A. africanus* tenha iniciado uma especialização em dieta vegetal fibrosa, especialização esta intensificada em *A. robustus* (padrão dentário específico e grande capacidade mastigatória). Embora tivessem prosperado por 1 milhão de anos, os *A. robustus* desapareceram sem deixar descendência.

A linhagem Homo: *H. habilis* e *H. erectus*

Ao que tudo indica, outra linhagem hominida evoluía com características diversas. Entre 2 e 1,6 milhões de anos, contemporaneamente ao *A. robustus*, viveu no Leste da África uma espécie que foi classificada dentro do nosso próprio gênero: *Homo habilis*. A dentição era menor e a capacidade craniana mais pronunciada-700cc. Outro aspecto marcante é a forte associação com instrumentos de pedra: é a primeira vez que o registro fóssil revela este uso, embora seja muito provável que instrumentos de materiais mais perecíveis tivessem sido usados antes.

Durante muito tempo o homem foi definido como o único ser que fabricava e utilizava instrumentos. Contudo, foram se acumulando evidências em contrário. As esplêndidas descrições e filmagens feitas por Goodall de chimpanzés em ambiente natural, podem ser ilustrativas (van Lawick-Goodall J., 1970). Por exemplo, os padrões de “pesca de térmitas” observados mostraram: seleção e preparação prévias de material - galhos apropriados; transporte para o local do ninho de térmitas; introdução da vara no olheiro do ninho; e retirada em velocidade e ângulos apropriados. Achados deste tipo nos reaproximaram dos pongídeos. Entretanto, um segundo exame mostra que o desenvolvimento do uso de instrumentos

no homem é único, assim como o comprometimento com este uso na evolução. A maioria de nossas atividades básicas de subsistência é mediada por este uso.

Como o registro fóssil mostra, há pelo menos 2 milhões de anos, a evolução natural e cultural vem ocorrendo em um contexto de uso de instrumentos. O modo de vida técnico-cultural está profundamente enraizado em nossa natureza – não é ocasional, nem dispensável.

A análise minuciosa nos sítios de Koobi Fora, Leste da África, com datação entre 2,5 e 1,5 milhão de anos, produziu resultados sugestivos (Isaac, 1978, 1983, Potts, 1984), no sentido de esclarecer a organização social tecnológica ancestral.

Além disso, estes estudos exemplificam a importância da investigação interdisciplinar, pois resultam de análises arqueológicas, paleontológicas, geológicas e ecológicas. Foram também submetidos à chamada análise tafonômica, ou seja, ao exame do que aconteceu às peças enquanto estiveram expostas ao ar e, depois de recobertas, durante o processo de fossilização. Assim, foi possível determinar se: - os ossos foram ou não removidos do local da morte; - no caso de remoção, se esta foi produzida por um agente natural tipo fluxo de água, ou por animais; - tempo durante o qual os ossos ficaram expostos; quem foi o agente de marcas ou quebra-duras; e outras. Para dar um exemplo, durante anos, antropólogos e escritores basearam suas hipóteses do comportamento agressivo humano ancestral, nos bem conhecidos depósitos de ossos humanos quebrados, das cavernas do Sul da África. Análises recentes mostraram que a maioria das quebra-duras, senão todas, foram feitas por hienas, outros carnívoros e carniceiros (ver Behrensmeyer, 1984).

Desse modo, por exemplo, o estudo do sítio KBS (Kay Behrensmeyer Site, o nome da geóloga paleoecologista do projeto), composto de centenas de instrumentos e fragmentos de ossos numa área de 16 metros de diâmetro, demonstrou os seguintes fatos: As pedras foram carregadas para o local, de pelo menos 3 quilômetros de distância; o lascamento ocorreu no próprio sítio: (foram identificados núcleos restantes, lascas afiadas e pedras usadas como martelo.) A maior proporção de pernas do que de carcaças de diferentes animais (ex. hipopótamo, girafa, porco, gazela, etc) sugere que estas partes também foram trazidas para o local depois de destacadas (Isaac, 1978). Ao que tudo indica, o agente do acúmulo foi hominídeo - o ajuntamento não foi produzido por fluxo de água. Através de microscópio eletrônico, foram encontradas marcas dos instrumentos nos ossos, em quantidade significativa, o que sugere processamento de carne e/ou tutano. Os ossos também apresentaram marcas de dentes de carnívoros (Potts e Shipman, 1981). Não há evidências diretas de que o hominídeo em questão tivesse o sido caçador. Talvez, ele estivesse processando partes de presas de outras espécies. O local do KBS era ideal para servir de base para atividade hominídeo: forrado de

areia macia, próximo do curso de um rio, junto a árvores e arbustos em abundância, o que possibilitaria água, sombra e proteção contra predadores.

É de especial interesse investigar se já estava estabelecido um modo de vida de caça - ou pelo menos de aproveitamento da carne - e coleta, posto que este modo de vida perdurou até cerca de 10 mil anos atrás, e tem sido apontado como o principal contexto modulador das adaptações evolutivas humanas. O modelo caçador-coletor implica certa divisão sexual de trabalho - os homens trazem a carne e as mulheres os vegetais para uma base de moradia, onde um grupo tipicamente formado por 30-35 indivíduos partilha ativamente os itens alimentares. Existe vinculação afetiva e alto investimento parental.

No caso do KBS, não se tem provas de que estivesse ocorrendo partilha ativa de alimentos. Não há também registro de itens vegetais. Contudo, estes itens têm menor tendência para se fossilizar e o padrão de desgaste dos dentes dos homínídeos sugere dieta vegetal.

Assim, enquanto não são encontradas evidências arqueológicas diretas, pode-se apenas dizer que os dados são compatíveis com um modelo de caça/aproveitamento de carne e coleta e com uma organização social em que vantagens seletivas adviriam de uma maior habilidade de troca de informações, estabelecimento de vínculos e desenvolvimento tecnológico (Isaac, 1983).

De fato, os achados posteriores revelam este tipo de evolução.

Homo erectus

O registro mais antigo de *Homo erectus* é da ordem de 1,6 milhões de anos, em Turkama, Leste da África. Isto aproxima - o de *H. habilis* e sugere origem africana também para esta espécie. É notável a expansão da capacidade cerebral, variando de 775 a 1029 cc, e o desenvolvimento de novas técnicas de lascamento. Até onde sabemos, este foi o primeiro homínídeo a sair da África e também a penetrar zonas sub-tropicais e temperadas. Existem registros claros de *H. erectus* no Leste e Norte da África e, mais recentes na Ásia, entre 1,6 milhões e 400 mil anos atrás.

Na China, há 650 mil anos, aparecem os primeiros indícios de um fato importante: a domesticação do fogo. O material chinês também apresenta peculiaridade curiosa: a maior parte dos crânios teve a base destruída (Leakey, 1981). Não se pode chegar a conclusões definitivas pois os crânios originais se perderam em um navio, durante a 2ª Guerra, restando apenas os moldes. Assim, foram levanta-

das diversas hipóteses: a) agentes pós morte; b) uso como recipientes; c) práticas rituais e canibalísticas.

Esta é uma primeira possível evidência de manifestações rituais no registro fóssil. Para Mircea Eliade (1976), historiador de religiões, o uso de instrumentos e a domesticação do fogo revelam um nível de inteligência e consciência compatível com estas manifestações. Além disso, o exame do papel dos instrumentos na vida religiosa e na mitologia dos povos ditos primitivos mas contemporâneos, mostra, por exemplo, que na cultura caçadora típica desenvolvem-se relações místicas-religiosas entre o caçador e os animais. Estas concepções tenderam a permanecer ativas, - modificadas revalorizadas, camufladas - mesmo milênios após a transformação destas culturas. Analisando mitos recolhidos em povos vegetoculturalistas, entre outros, Eliade considerou que para cada mudança tecnológica, econômica e social ocorre uma respectiva reprodução do sentido religioso.

Ainda que seja concebível certa opacidade do registro fóssil quanto a significados místicos religiosos ancestrais, as evidências mais claras de manifestações rituais só apareceram mais tarde na evolução.

Homo sapiens Neanderthalensis: uma experiência que durou pouco?

Entre 75 e 35 mil anos atrás foi registrada a existência de uma espécie bem caracterizada, na Europa, Ásia e Oriente Próximo: *Homo sapiens Neanderthalensis*. Os Neanderthais tinham uma capacidade craniana igual à nossa, variando de 1000 a 2000 cc e uma compleição mais robusta e musculatura mais poderosa. Apresentavam uma série de adaptações a clima frio. Aperfeiçoaram técnicas de lascamento já existentes, criaram pontas de arremesso, especializando-se na caça de grande porte. Aliás, a anatomia de braços e ombros é sugestiva de grande força de arremesso. Embora sejam conhecidos como os homens das cavernas, não se restringiram a elas: foram inventivos na construção de abrigos utilizando ossos de mamute na sustentação, bem como na construção de fogueiras. Parece que desenvolveram rituais complexos: existem evidências de sepultamento com flores e oferendas típicas; em vários sítios são encontradas coleções de crânios de urso, sempre dispostos da mesma forma, o que sugere manifestação ritual. Existem indícios de uso de plantas medicinais e de uma amputação bem sucedida. A sobrevida de indivíduos com fortes deficiências anatômicas também sugere complexidade de organização social (Leakey, 1981).

Embora tenham aparecido gradativamente no registro fóssil, tiveram um desaparecimento abrupto: no Leste há 40 mil anos e na Europa, há 35 mil. Foram

praticamente substituídos pelo homem de Cro-Magnon, não tendo sido encontrados sinais de violência para esta transição. Na verdade não se conhece a causa disto. Têm sido levantadas hipóteses associadas a fatores como vantagem tecnológica do *H. sapiens sapiens*, à possível ausência de fala, desvantagens ligadas ao tempo de gestação (11 meses) e outras.

Um ponto interessante a considerar é o de que análises recentes tendem a mostrar que os homens modernos não evoluíram a partir de Neanderthais. A análise dos crânios dos *H. sapiens Neanderthalensis* clássicos, com vista às características típicas derivadas da espécie em contraste aos traços gerais dos hominídeos, mostrou que estas características desapareceram do registro fóssil (Stringer, 1984).

Provavelmente, alguma outra população de *Homo* primitiva deu origem ao *Homo sapiens*. Alguns achados, como por exemplo, um crânio com características modernas em Laetoli, apontam a África como berço da espécie; outros, giram a atenção para a Ásia. Novas descobertas, no período de 400 mil anos, deverão esclarecer as circunstâncias da evolução final de *H. sapiens*.

É interessante notar que, até um tempo relativamente recente, cerca de 35 mil anos atrás, diferentes hominídeos coexistiram e alguns destes parecem não ter contribuído para a constituição genética atual.

Homo sapiens sapiens

O desenvolvimento do homem totalmente moderno marcou uma série de acontecimentos.

Ocorreu uma rápida expansão geográfica, com ocupação total da África, Europa e Ásia. Em seguida, houve a ocupação da América, por povos provenientes da Ásia. Evidências obtidas através de análises dentárias sugerem que a grande maioria dos índios americanos (Norte, Centro e Sul) descende de um mesmo grupo originário do Norte da Ásia. Parece que a passagem se deu pelo Norte, da Ásia para a América, via estreito de Behring, em ocasião de baixo nível oceânico (Turner, 1983).

Além da expansão geográfica, a Terra assistiu a um florescimento da Arte. As pinturas rupestres, esculturas e gravuras aparecem com características determinadas, entre 35 e 10 mil anos, na Europa e África. Ocorre exaltação do animal que é representado com maior frequência e riqueza de detalhes do que o próprio homem. Alguns dos animais, como o cavalo, o touro e o bisão são mais comuns; as espécies que constituíam itens alimentares importantes raramente eram representadas. A arte da era glacial tem recebido diversas interpretações, muitas delas na li-

nha de cerimônias rituais, mas até agora tem sido pouco compreendida (ver, por exemplo, Leakey, 1981).

Que fatores teriam sido importantes na evolução do *H. sapiens*?

Para alguns autores, o aparecimento dos padrões de fala pode ter desempenhado um papel tão importante na divergência de *H. sapiens*, quando o bipedalismo deve ter desempenhado na divergência inicial (Por exemplo, Lieberman, 1975).

A busca de indícios fósseis de uso de linguagem falada tem se baseado em evidências de duas naturezas: 1) considerações de que algumas habilidades culturais complexas requereriam nível sofisticado de comunicação; 2) tentativas de localização de sinais de desenvolvimento do aparelho fonador, ou dos centros nervosos ligados à produção e recepção da fala.

A idéia é a de que o modo de vida caçador-coletor requer habilidades complexas e organização social cooperativa. Para comentarmos um aspecto, sabemos que primatas não-humanos ocupam áreas pequenas; se tomarmos um grupo caçador-coletor atual, uma pequena expedição de caça é mais extensa que a área percorrida a vida toda pelos não-humanos. Este modo de vida envolve, além disso, divisão de trabalho, volta a uma base, partilha, instrumentos cada vez mais elaborados, recipientes de carregar, etc. (Washburn, Lancarter, 1968). Considerações deste tipo apontam uma evolução precoce da linguagem.

É possível buscar no registro fóssil sinais de articulação da fala através de uma técnica engenhosa (Laitman, 1984). A análise da forma da base do crânio permite inferências sobre capacidade, pois há correlação entre base do crânio achatada, posição alta da laringe e baixa capacidade faríngea; portanto, um sinal negativo para a fala articulada. Por sua vez, a base arqueada se correlaciona com posição baixa da laringe e com trato vocal supra laringeal desenvolvido, que permite gerar sinais acústicos bem distintos.

Desse modo, foi possível examinar os crânios dos fósseis disponíveis e compará-los aos de outros primatas vivos e a recém-nascidos e adultos humanos.

Os sinais positivos para a fala só aparecem muito recentemente. Não foram constatados em *Australopithecus*, nem tão pouco nos Neanderthais, apesar do grau de complexidade por eles alcançado. Até mesmo o recém nascido humano não difere do chimpanzé adulto quanto a este traço; só partir de 2 anos é que a característica se estabelece. Entretanto, estes sinais negativos não indicam necessária falta de importância da comunicação vocal. Embora não tão especializados, por exemplo, os chimpanzés são capazes de produzir 11 tipos de sons, através de uma série de manobras articulatórias. Fatos semelhantes devem ter ocorrido com os hominidas.

Além disso, todos estes primatas tinham pré-adaptações desenvolvidas quanto à percepção categórica, ou seja, são capazes de discriminar categorias fonéticas. Isto foi identificado em macacos *rhesus* e em recém-nascidos que ainda não são capazes de articular tais fonemas. (Ver revisão do assunto em Otta, 1985).

De qualquer modo, o homem adulto é o único animal que apresenta esta especialização, que lhe traz alguns prejuízos olfativos, respiratórios e riscos de asfixia, pois implica canais comuns para as vias respiratórias e alimentares. Contudo, o valor adaptativo do traço deve ter sobrepujado seus inconvenientes: possivelmente gerou um grau de independência da comunicação vocal e permitiu um aumento significativo do repertório de sinais eficientes (Lieberman, 1975).

O homem apresenta outras especializações para a fala. A própria assimetria cerebral que o caracteriza, parece ser um arranjo ótimo para a execução de seqüências complexas de movimentos, pois permite um controle centralizado mais rápido (Otta, 1985).

O homem pode ter desenvolvido também outras predisposições para a linguagem. Bruner (1976) comentou os resultados impressionantes das tentativas de se ensinar uma linguagem de sinais para a chimpanzé Washoe, como a aquisição de um certo vocabulário e a formação de frases de 2 ou 3 elementos. Observou, porém, que apesar disso, a distância com a linguagem humana é imensa e o comportamento da aprendiz Washoe, bastante entediada com a tarefa, nada se parece com o de uma criança.

Outra tendência importante da evolução humana, diz respeito ao aumento do período infantil. Mais do que isso: a hominização se deu, em boa parte, por processos neotênicos, que tenderam a manter prolongadamente traços infantis. Isto permitiu, desde um maior crescimento cerebral e a manutenção de padrões como exploração e brincadeira, até a conservação de traços mais específicos como o da forma do crânio e o do perfil (Gould, 1987). Todas estas são características presentes nos primatas jovens, mas que desaparecem no desenvolvimento; no homem, estes traços são mantidos.

Com o aumento do período infantil, e outras mudanças, houve um aumento do investimento parental masculino e feminino. Supõe-se inclusive que o surgimento de uma fase de vida pós-reprodutiva feminina (menopausa) esteja associado a este fenômeno.

A fase infantil prolongada e o contato intenso e duradouro com os adultos e companheiros, parecem ter criado as condições de efetivação da nova organização tecnológica e social.

Os estudos das interações e do desenvolvimento infantil em sociedades caçadoras-coletoras atuais sugerem contatos físicos constantes, envolvimento afetivo

intenso, auto desmame tardio, exposição contínua da criança a todos os eventos significativos do grupo, alto grau de tolerância do adulto, acesso a todos os objetos adultos, baixo grau de frustração infantil. (Ver Konner, 1981, Bruner, 1976.).

É muito provável que muitas adaptações selecionadas ao longo da evolução, tenham ocorrido em um contexto deste tipo. Vamos agora proceder ao exame de alguns aspectos do desenvolvimento infantil precoce, com vista a identificar alguns traços psicológicos humanos avaliados na evolução.

ONTOGÊNESE – ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO PRECOCE

Rastrear as características peculiarmente humanas ao longo do desenvolvimento, também se tornar um exercício bastante instigador.

As características dos bebês, as interações precoces, seus efeitos mediatos e a longo prazo, podem nos informar muito sobre a natureza humana e sobre os processos envolvidos no desenvolvimento.

As pesquisas feitas recentemente sobre o comportamento dos recém-nascidos produziram muitas mudanças nos conceitos sobre crianças pequenas: os bebês passaram de criaturas passivas para ativas; demonstraram possuir capacidades perceptuais e sociais mais precoces do que se imaginava; apresentaram-se como reguladores recíprocos no contato com o adulto e como tendo preferências típicas.

O uso de indicadores comportamentais presente no repertório do recém-nascido, a atenção aos seus estados motivacionais, e a combinação de estudos em situação natural (ou semi) com equipamentos de microanálise, parecem ter sido os responsáveis por estas mudanças.

Há dez anos, Meltzoff e Moore (1977) acabaram com uma controvérsia iniciada anos antes: demonstraram, com todo o rigor metodológico, que bebês de 12 dias são capazes de imitar, sem ensaio, gestos de mão e de boca exibidos por um adulto. Segundo a maior parte das teorias, tal capacidade de integração só viria muito mais tarde, em decorrência de experiências.

Os bebês se comportam expressivamente, e suas expressões são poderosas na regulação de contato com os adultos.

O sorriso do bebê fascina, cativa e parece ser festejado universalmente pelos adultos (ver Konner, 1981). Os primeiros sorrisos verdadeiros aparecem por volta da 3 semana: a idade gestacional em que ocorre é bem mais constante - 46 semanas - do que a cronológica. Isto sugere forte controle hereditário no desenvolvimento inicial. Os estímulos mais eficientes na produção do sorriso, também

nos contam algo. Logo de início, a voz feminina: no entanto, todos nós, homens, mulheres e crianças “afinamos” intuitivamente a voz para falar com bebês. Em seguida, os olhos se tornam estímulos poderosos, depois, todo o rosto, e então, só os rostos familiares. Aos 8 meses, rostos não familiares que antes eliciavam sorrisos, passam a produzir medo (Sarra e Otta, 1988).

O choro e outras vocalizações de desconforto provocam desprazer e alarme no adulto; mobilizam-no para intervir no sentido da interrupção do choro. A reação é universal, podendo ocorrer variações em latência e em consistência em função de algumas condições ambientais. Bell e Ainsworth (1972) estudaram a responsividade materna ao choro, durante o primeiro ano de vida, em 26 díades mãe-bebê, de classe média ocidental. Encontraram diferenças na consistência e na latência das respostas e um correlato sugestivo: mães que ignoram o choro ou demoram para responder têm filhos que choram mais frequente e persistentemente; isto por sua vez, desencoraja as mães a responderem de pronto e resulta num aumento adicional da irritabilidade do bebê. Estes resultados contrariam a suposição de que a atenção materna reforça o choro e produz uma criança mimada.

O modo de vida e de criação parece influir nas reações maternas. Konner (1981), estudou os !Kung, povo caçadores coletores da África setentrional: os bebês são mantidos em contato físico constante com a mãe e suas vocalizações de desconforto são atendidas prontamente, bem antes até do início do choro.

Adultos e crianças, em geral, parecem responder adequadamente a indicadores sutis do estado motivacional de bebês, mesmo que não tenham consciência disso: microanálises em situações naturais revelaram ajustamentos não identificados pelos estudos baseados em relatos verbais (Papousek e Papousek, 1984). Ao interagir com o filho, os pais se colocam face a face, orientação ideal para a percepção do bebê, e a uma “distância de diábolo” de cerca de 22 cm, ótima para a acuidade visual da criança e não para a do adulto. Isto ocorre mesmo nos casos em que os pais declaram que recém-nascidos não enxergam.

É interessante notar o que acontece em torno do contato de olhar, tão crucial nas relações humanas. Já vimos que os olhos são poderosos eliciadores de sorrisos. Em observações que fizemos de gêmeos recém-nascidos, podemos constatar, a partir do 2 dia, episódios de contato de olhar reassseguradores para o bebê: sequências de inquietação, tentativas de acalmar pela mãe, eram acompanhadas por trocas de olhares; à medida em que ia se acalmando e tendendo a adormecer o bebê alternava de sonolência com abrir os olhos e estabelecer contato (Bussab e Ferraz, 1986). Numa situação de interação via espelho, verificou-se que, quando estabelecem contato de olhar com os filhos, os pais não resistem e exibem uma expressão de saudação - sobrancelhas levantadas, olhos bem abertos, boca sorri-

dente e queixo caído - mesmo que tenham recebido instruções para não responder (em Papousek et al, op cit).

Outro fenômeno fascinante da interação é a igualação de expressões faciais e vocais, às vezes de iniciativa do adulto, às vezes do bebê. É como se a natureza tivesse fornecido aos bebês em eco biológico e um espelho, que pode ser um mecanismo importante no desenvolvimento da autoconsciência. Com bebês de 2 meses, ocorrem 2,8 igualações vocais por minuto, por iniciativa da mãe e 2,4 por iniciativa da criança. Podemos acrescentar, contudo, a possível importância para a própria interação, em termos de garantia de sincronização e de sintonização com o tom emocional presente. Outras vezes, por iniciativa de um ou de outro, a atenção de ambos fica voltada para um mesmo objeto. Poderíamos pensar, como Trevarthen (1984), que esta aparente partilha precoce de consciência em torno de eventos e sentimentos é essencial para o desenvolvimento da linguagem: a palavra apenas traduz, concretiza o momento significativo da interação. Sem isto, a linguagem não faria sentido. O desenvolvimento deste sentido parece preceder o da linguagem na ontogênese; fenômeno análogo pode ter ocorrido na evolução.

Estudando as vocalizações de uma menina, dos 5 aos 7 meses, em situação familiar, pudemos verificar uma grande tendência para vocalizações em situações sociais (86%), na forma de diálogos sem palavras e em torno de eventos significativos da vida do bebê, que classificamos em: pedido de ajuda (31%), brincadeira social (23%), pedir alimento (12%), busca de objetos distantes (10%), êxito (6%), conversa de adultos (4%), outros (7%).

Este nos pareceu um arranjo perfeito para a inclusão da linguagem. O fluxo de comunicação é intenso e aparentemente eficiente; nele, a palavra se encaixa como uma luva (Bussab e Pavone, 1986).

Além de imitações recíprocas, encontramos outras formas de ajuste na interação precoce. Os bebês regulam suas emoções em relação à expressão de sentimento de suas mães. Trevarthen (1984) arrolou algumas demonstrações experimentais disto: bebês de 9 semanas que, através de um jogo de espelhos vêem suas mães com os olhos dirigidos para eles, mas, na verdade, conversando com um adulto, param de sorrir, ficam pálidos e inertes (Tatan, 1975). Algo os perturba, talvez a qualidade da conversa, talvez a falta de sincronia. É possível que ambas sejam importantes. Murray (1980) observou brincadeiras mãe-filho, com interação face a face, durante as quais bebês de 6 a 19 semanas mantêm o olhar, sorriem e vocalizam. As mães receberam instrução para, dado um sinal, se imobilizarem por um minuto, mantendo o contato de olhar: isto provoca perturbação nos bebês que param de olhar e de sorrir, e passam a tocar as próprias roupas. Uma vez libera-

das, as mães apresentam estimulação redobrada, como que sensibilizadas pelos sinais de perturbação.

Estes experimentos sugerem que o fluxo de interação requer trocas ajustadas, respeito aos sinais emitidos pelo parceiro. A quebra deste fluxo parece perturbar o parceiro envolvido. Dados de situações anômalas reais parecem confirmar que isto vale tanto para a criança quanto para o adulto. Bebês se perturbam na interação com mães deprimidas. Adultos têm muita falta de empatia e dificuldade de permanecer perto de crianças autistas.

Cabe notar que este fluxo de interação é predominantemente não verbal e que este aspecto pode continuar importante, mesmo depois do desenvolvimento da linguagem.

Ao que tudo indica, em condições normais, os bebês e os adultos ficam muito sintonizados, sincronizados, interessados uns nos outros. Parecem estar presentes nas interações sociais precoces, todos os aspectos fundamentais da interação humana, pelo menos parcialmente desenvolvidos. Os bebês parecem nascer com predisposições especiais para a interação. Os adultos demonstram possuir capacidades inconscientes de ajustamento. A regulação é harmoniosa e contínua.

Esta experiência precoce cotidiana parece ser fundamental para o desenvolvimento integrado da criança. Há evidências de que a intencionalidade, a auto-consciência e as noções de causalidade desenvolvam-se através dessa experiência (Papousek e Papousek, 1984) e da integração de desenvolvimento afetivo e cognitivo. Mesmo Bowlby (1984), que se destacou pela análise do desenvolvimento emocional e por evidenciar a necessidade de apego como primária, tão básica quanto a de alimento e água, demonstrou que a exploração e a amplificação do ambiente físico e social da criança depende de seu desenvolvimento afetivo.

Parece promissora a investigação ontogenética dos vários aspectos que temos chamado motor, cognitivo, afetivo e assim por diante. Talvez seja necessário ir além da idéia de que o produto de um sistema (por exemplo o afetivo) afeta o de outro (por exemplo o cognitivo). Parece que os dados arrolados são sugestivos disso, com os de Papousek e Papousek, quanto ao desenvolvimento da auto-consciência e os de Trevarthen sobre a ontogênese da linguagem. Por outro lado, faz mais sentido pensar que a seleção natural tenha atuado sobre processos gerais: a organização social/afetiva/sexual é absolutamente essencial para o desenvolvimento tecnológico/cultural.

REFERÊNCIAS

- BEHRENSMEYER, A.K. 1984. Taphonomy and the fossil record. *American Scientist* 72: 558-566.
- BELL, S.M.; AINSWORTH, M.D.S. 1972. Infant crying and maternal responsiveness. *Child Development*, 43:1171-1190.
- BOWLBY, J. 1984. *Apego*. Martins Fontes, São Paulo.
- BRUNER, J.S. 1976. Nature and uses of immaturity. Em: J.S. BRUNER, A. JOLLYE K. SYLVA (orgs.) *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books.
- BUSSAB, V.S.R.; FERRAZ, C. 1986. Mãe-bebê: regulação social recíproca. *Anais da 38ª Reunião Anual da SBPC*, p. 1052.
- BUSSAB, V.S.R.; PAVONE, S. 1986. A comunicação pré-verbal: um estudo exploratório. *Anais da 38ª Reunião Anual da SBPC*, p. 1052.
- ELIADE, M. 1976. *História das crenças e das idéias religiosas*. Zahar, Rio de Janeiro.
- GOULD, S.J. 1987. *Darwin e os grandes enigmas da Evolução*. Martins Fontes, São Paulo.
- HAMILTON, M.E. 1984. Revising Evolutionary Narratives. *American Anthropologist*, 86: 651-662.
- HINDE, R.A. 1970. *Animal Behaviour*. McGraw-Hill, Tóquio.
- HOLLOWAY, E.L. 1974. The casts of fossil hominid brains. *Scientific American*, Julho: 106-115.
- ISAAC, G. 1978. The food sharing behaviour of photohuman hominids. *Scientific American*, 238: 90-108.
- ISAAC, G. 1983. Aspects of human evolution. Em: D.S. BENDALL (org.) *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press.
- JOHANSON, D.; WHITE, T. 1979. A systematic assessment of early African hominids. *Science*, 203: 321-330.
- KONNER, M.J. 1981. Etologia de um povo que vive da caça e da coleta. Em: M. BLURTON JONES (org.) *Estudos etológicos do comportamento infantil*. Pioneira, São Paulo.
- LAITMAN, J.T. 1984. The anatomy of human speech. *Natural History*, 93: 20-27.
- van LAWICK-GOODALL, J. 1970. Tool using in primates and other vertebrates. *Advances in the study of behaviour*, 3, 195-249.
- LEAKEY, R. 1981. *A Evolução da Humanidade*. Melhoramentos/Editora da Universidade de Brasília.
- LIEBERMAN, P. 1975. On the evolution of language: a unified view. Em: R.A. TUTTLE (org.) *Present Functional Morphology and Evolution*. Mouton Publishers.
- LOVEJOY, C.D. 1981. *Science*, 211: 340-350.
- MCKEAN, K.; BROWLEE, S. 1983. Facing up to man's past. *Discover*, 4:22-26.
- MELTZOFF, A.N.; MOORE, M.K. 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 198: 75-78
- MURRAY. 1980. Em TREVARTHEN, citado adiante.
- OTTA, E. 1985. A linguagem vista de uma perspectiva evolucionária. *Anais da 15ª Reunião Anual de Ribeirão Preto*.
- PAPOUSEK, H.; PAPOUSEK, M. 1984. Learning and cognition in the every day life of human infants. *Advances in the study of behaviour*, 14: 137-159.
- POTTS, R. 1984. Home bases and early hominids. *American scientist*, 72, 338-347.
- POTTS, R.; SHIDMAN, P. 1981. Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania *Nature*, 291: 577-580.

- SARICH, V.M.; WILSON, A.C. 1967. Immunological time for hominid evolution. *Science*, 158: 1200-1203.
- SARRA, S.; OTTA, E. (no prelo) Um estudo sobre o sorriso. *Revista do Instituto de Psicologia da USP*.
- SATO, T. 1985. Divergência hominida. *Anais da 15ª Reunião Anual de Ribeirão Preto*.
- STRINGER, C.B. 1984. Fate of the Neanderthal. *Natural History*, 93: 6-12.
- TATAN, 1975. Em: TREVARTHEN, citado adiante.
- TREVARTHEN, C. 1984. Emotions in Infancy: Regulations of Contact and Relationships with Persons. Em K.R. SHERER e P. EKMAN (orgs.) *Approaches to Emotions*. London, LEA, New York.
- TURNER, C.G. 1983. Dental evidence for the peopling of the Americas. Em: R. SHUTLER (org.) *Early Man in the New World*. Sabe Publications: Beverly Hills.
- WASHBURN, S.L.; LANCASTER, C.S. 1968. The evolution of hunter. Em: R. LEE e D. DEVORE (orgs.) *Man the hunter*. Aldine, Chicago.

EXPRESSÕES FACIAIS DE EMOÇÕES

12

*Ailton Amelio da Silva**

Atualmente existe um grande interesse pelos estudos das expressões faciais de emoções. Este interesse tem sido episódico. Floresceu entre 1920 e 1940, diminuiu nos 20 anos seguintes e voltou a ser reavivado, de uma forma crescente, nas últimas três décadas (Ekman e Oster, 1979). O grande interesse atual por esta área talvez possa ser explicado pelas perspectivas abertas pelos estudos de Paul Ekman e colaboradores e Carrol E. Izard e colaboradores. Estes autores mostraram, de uma forma bastante convincente, que a face humana apresenta informações fidedignas a respeito das emoções que estão sendo experienciadas (por exemplo, ver Ekman, 1973 e Izard, 1971). Estes autores também contribuíram decisivamente para o desenvolvimento de uma metodologia de pesquisa adequada para os problemas abordados nesta área (por exemplo, ver Ekman, Friesen e Ellsworth, 1972) e criaram instrumentos para avaliar os sinais emocionais presentes em uma dada face (por exemplo, ver Ekman, Friesen e Tomkins, 1971 e Izard e Dougherty, 1980).

A quantidade de estudos sobre expressões faciais de emoções realizada nestas duas últimas décadas é imensa. A diversidade de temas abordados também é muito grande, de tal forma que já existem especialidades e especialistas nos subtópicos desta área (Silva, 1987). Os interessados neste tema frequentemente se sentem desorientados face a esta profusão de problemas que estão sendo pesquisados.

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

Este artigo tem como objetivos: (a) reapresentar sumariamente o modelo teórico proposto por Ekman e Friesen (1969) para explicar as relações entre expressões faciais de emoções e seus antecedentes e conseqüentes; (b) situar os principais tipos de pesquisas realizadas nesta área em relação a este modelo, resumindo, sempre que possível, as suas principais conclusões; (c) propor uma ampliação deste modelo, com a finalidade de abranger certos tipos de pesquisas não cobertos pelo modelo original e (d) propor que este modelo ampliado seja utilizado como um critério classificatório para os estudos que estão sendo realizados nesta área. Este critério, embora incompleto e imperfeito, poderá ser útil para aqueles que não têm uma visão geral deste campo de pesquisa.

EMOÇÕES E EXPRESSÕES FACIAIS DE EMOÇÕES: UM MODELO TEÓRICO

Ekman e Friesen (1969) propuseram o seguinte modelo para explicar a relação entre os “antecedentes do afeto, o programa afetivo, a exibição de comportamentos faciais visíveis e as conseqüências do afeto” (Figura 1).

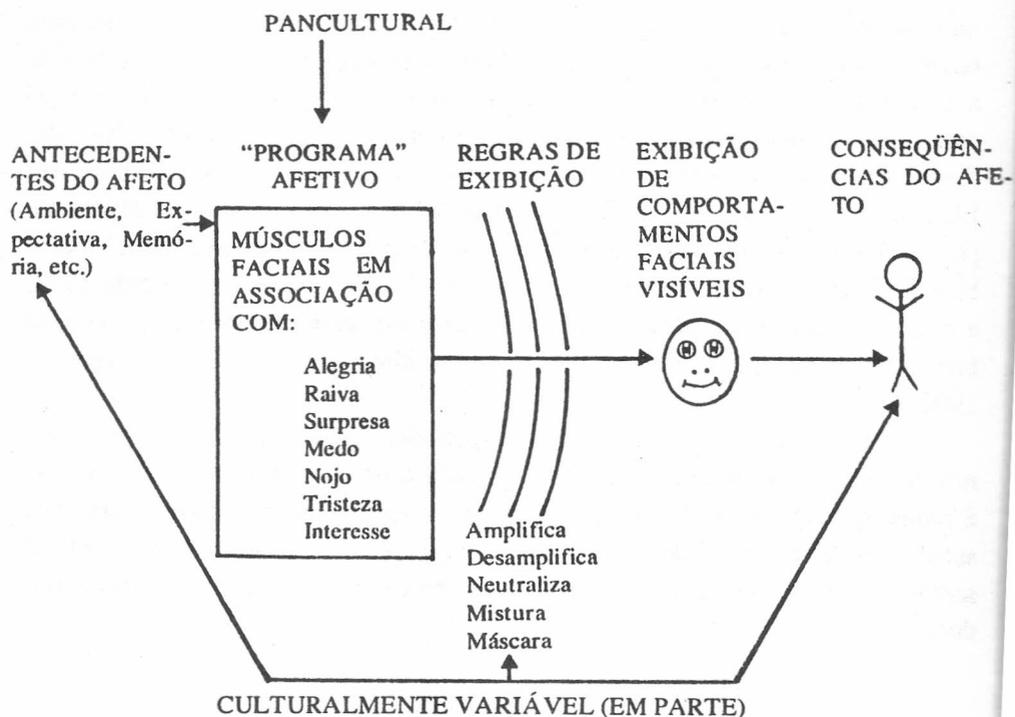


Figura 1 – Representação esquemática do modelo de Ekman e Friesen para as expressões faciais de emoções.

Segundo este modelo uma série de antecedentes afetivos teria a propriedade de acionar "programas" afetivos que comandariam a contração/relaxamento de conjuntos específicos de músculos, principalmente músculos faciais. Este comando, no entanto, não seria prontamente efetivado, mas sofreria correções provenientes das regras de exibição*. Só então a musculatura facial seria acionada, produzindo os comportamentos faciais visíveis. As conseqüências comportamentais que seguiriam ou acompanhariam os comportamentos faciais visíveis, seriam mais facilmente observáveis nas posturas e nos movimentos corporais. Estas posturas e movimentos corporais seriam formas de lidar com o afeto exibido facialmente e seriam apresentadas pela própria pessoa que estaria experienciando a emoção.

Os antecedentes afetivos e as conseqüências comportamentais seriam, em grande parte, afetados pela aprendizagem e variariam, parcialmente, entre as culturas. Os programas afetivos seriam inatos e não variariam entre as culturas. As regras de exibição seriam aprendidas, podendo variar entre as culturas (ver a Fig. 1).

Vários segmentos deste modelo já foram objeto de pesquisas. Uma parte destas pesquisas antecedeu a sua proposição e contribuiu para a sua formulação (Ekman e Friesen, 1969). A outra parte foi realizada após esta proposição. Este modelo, no entanto, não tem sido utilizado para a classificação destas pesquisas, inclusive pelos próprios autores que o propuseram (ver Ekman e Oster, 1979, por exemplo).

O segmento mais polêmico e mais pesquisado deste modelo é aquele que propõe a existência de programas cerebrais inatos que, uma vez acionados, comandariam a exibição de comportamentos faciais visíveis, ou seja, expressões faciais de emoções. Este segmento recebeu corroboração através de três linhas principais de pesquisas: (a) As pesquisas a respeito da interculturalidade das expressões faciais de emoções; (b) As pesquisas a respeito da capacidade dos recém-nascidos e crianças com pouca idade para mostrar, reconhecer e imitar expressões faciais de emoções e (c) As pesquisas a respeito da similaridade das expressões faciais mostradas por homens e outros primatas.

Segundo Manning (1977) uma evidência indicadora de que um dado comportamento é herdado é o fato dele ser apresentado por todos os membros da espécie. As pesquisas sobre a interculturalidade das expressões faciais de emoções básicas mostraram exatamente isso: estas, ao que tudo indica, são apresentadas por

* Estas regras de exibição seriam normas aprendidas que interfeririam na livre exibição dos afetos. Por exemplo: "homem não chora", "homem não tem medo", etc.

todos os membros da espécie humana, independentemente das variações culturais (Ekman e Friesen, 1971 e Izard, 1971). A interculturalidade, no entanto, não é uma condição suficiente para a conclusão de que as expressões faciais de emoções básicas são geneticamente determinadas. Outras razões, que não a genética, podem determinar que um mesmo padrão comportamental seja mostrado em várias culturas (Ekman, 1973).

Eibl-Eibesfeldt (1975) e Ekman e Oster (1979) enumeram vários estudos a respeito da capacidade dos bebês para mostrar e reconhecer expressões faciais das emoções básicas. A capacidade expressiva aparece mesmo em crianças que já nasceram cegas e que, portanto, jamais tiveram a oportunidade de observar uma expressão facial. Outros estudos mostraram que os recém-nascidos são capazes de imitar certas expressões faciais de emoções. A idade dos bebês testados nesta habilidade por Field e outros (1982), por exemplo, era de apenas 36 horas de vida, em média. Estas habilidades precoces em relação aos comportamentos complexos envolvidos nas expressões faciais de emoções básicas, na pior das hipóteses, minimiza o papel da aprendizagem como causa deste tipo de comportamento. As expressões de algumas outras emoções, por outro lado, se desenvolvem mais tardiamente e provavelmente dependem de uma certa dose de aprendizagem (Izard, 1977).

Chevalier-Skolnikoff (1973) apresentou uma revisão dos estudos sobre expressões faciais em primatas não-humanos. Esta autora destaca as semelhanças observadas nas expressões faciais de emoções das seguintes espécies de primatas: lêmures, macacos, chimpanzés e humanos. Esta autora termina o seu artigo afirmando: "... a hipótese central de Darwin que as expressões faciais de primatas não-humanos e dos humanos eram similares - foi rigorosamente confirmada, o que constitui uma evidência muito forte em favor da sua teoria de que as expressões faciais humanas evoluíram a partir dos seus ancestrais, os primatas não-humanos". Estas similaridades nas expressões faciais dos humanos com outros primatas não-humanos constituem, portanto, outro tipo de evidência em favor da existência de um mecanismo central herdado, que estaria envolvido nas expressões faciais de emoções.

As evidências proporcionadas por estas três linhas de pesquisas, resumidas nos parágrafos anteriores, quando consideradas em conjunto, indicam com muita força a existência do programa afetivo, previsto no modelo de Ekman e Friesen (1969), ou de um mecanismo análogo, cuja origem seria genética.

A existência das regras de exibição, outro componente deste modelo, é menos questionada e menos pesquisada. O experimento clássico a respeito destas regras foi realizado por Ekman e Friesen (1975). Estes autores filmaram americanos

e japoneses enquanto assistiam, individualmente, um filme provocador de stress e um filme relativamente neutro. Esta filmagem dos sujeitos foi realizada sem que eles soubessem. Metade dos sujeitos de cada uma destas duas nacionalidades viram os filmes na presença de um pesquisador e as outras metades correspondentes viram os filmes sozinhos. Os autores verificaram que as expressões faciais mostradas pelos sujeitos destas duas nacionalidades, enquanto viam o filme, apresentavam diferenças nítidas quando o pesquisador estava presente. No entanto estas expressões eram praticamente idênticas quando os sujeitos viam os filmes sozinhos. Ou seja, as diferenças culturais só apareciam na presença de um observador. Os autores concluem que as diferenças nas expressões faciais destas duas culturas podiam ser atribuídas às suas diferentes regras de exibição, cujos efeitos são mais marcantes quando as pessoas se encontram na presença de conspécíficos.

O primeiro segmento deste modelo, os antecedentes do afeto, também já foi objeto de muitas pesquisas (para uma descrição mais detalhada deste tipo de pesquisa e suas dificuldades ver Ekman e outros, 1972). A maior dificuldade deste tipo de estudo é encontrar estímulos que seguramente evoquem as emoções pretendidas (Ekman e outros, 1972). Como pode ser visto na Figura 1, estes antecedentes podem ser culturalmente variáveis, sofrendo os efeitos da aprendizagem. Através da aprendizagem certos antecedentes que eram previamente neutros podem adquirir a propriedade de evocar emoções para todos os membros de uma cultura, para subgrupos de uma cultura e até mesmo para apenas um indivíduo da cultura. É possível, inclusive, que a presença de uma emoção evoque outras emoções, dependendo da experiência anterior. Em algumas circunstâncias, por exemplo, certas pessoas sentem vergonha por estarem sentindo prazer ou sentem raiva por estarem sentindo medo (Ekman e Friesen, 1975).

Um outro problema que deve ser enfrentado pelos pesquisadores interessados no primeiro segmento do modelo é que raramente um antecedente evoca apenas uma emoção. O mais usual é que um mesmo estímulo evoque duas ou mais emoções simultaneamente (Ekman e outros, 1972). A visão de uma cobra, por exemplo, pode evocar medo e uma certa dose de nojo.

As dificuldades acima talvez expliquem porque muitos estudos anteriores não conseguiram encontrar as expressões faciais típicas de cada estado emocional. Além disso, as regras de exibição mencionadas acima, interferem nos comportamentos faciais visíveis (Ekman, 1973).

O último segmento deste modelo, as conseqüências do afeto, ainda não recebeu a devida atenção dos pesquisadores. Segundo Ekman e Friesen (1969) a face seria o local privilegiado a ser examinado quando se deseja saber qual emoção

alguém está sentindo. O restante do corpo mostraria apenas se a emoção é negativa ou positiva, qual a sua intensidade e a maneira como a pessoa está lidando com ela. Este último fenômeno possui diversas manifestações corporais, entre as quais estão aquelas denominadas "adaptadores" (Ekman e Friesen, 1969). Os estudos dos adaptadores representam atualmente as maiores contribuições para o entendimento das conseqüências dos afetos (Knapp, 1980; Morris, 1978).

Os parágrafos acima ilustram uma boa parte dos problemas que vêm sendo pesquisados nesta área de expressões faciais de emoções. O modelo proposto por Ekman e Friesen (1969) é bastante útil porque permite situar estas pesquisas segundo as suas contribuições para a elucidação desta seqüência, que vai dos antecedentes do afeto até as suas conseqüências. Este modelo também é útil porque oferece uma explicação para o fenômeno da expressão das emoções e estimula novas pesquisas, que procuram submetê-lo à prova ou explorar as suas decorrências.

Este modelo, por outro lado, não leva em conta duas grandes áreas de pesquisas. A primeira destas áreas é aquela que investiga o desenvolvimento ontogênico das expressões faciais de emoções, bem como o desenvolvimento ontogênico da capacidade de reconhecê-las. Os estudos desta área mostram que a aprendizagem também desempenha um papel importante nestes dois casos. Charlesworth e Kreutzer (1973), após rever a literatura desta área, concluíram que a imitação visual é muito importante para o desenvolvimento de certas expressões faciais e para seus usos adaptativos. Estes autores concluíram, por exemplo, que a imitação não era necessária para o desenvolvimento do sorriso, riso e choro. No entanto crianças com cegueira congênita que, obviamente, não podiam imitar estímulos visuais, apresentavam expressões faciais destas e de outras emoções (surpresa e raiva por exemplo) de uma forma vaga e imprecisa. O papel da aprendizagem também tem sido destacado nos estudos de Izard (1971, 1977, etc).

A segunda grande área de pesquisa que este modelo não leva em conta é aquela que investiga os efeitos das expressões faciais exibidas nos conspécíficos. A maioria dos estudos realizados nesta área têm como tema a capacidade para julgar expressões faciais de emoções. Esta capacidade tem sido avaliada numa grande diversidade de contextos. Só para citar alguns exemplos, muitos destes estudos procuraram comparar esta capacidade em diferentes culturas. Outros estudos procuraram avaliar as suas variações nas diferentes faixas etárias (alguns destes estudos já foram mencionados nos parágrafos acima). Mais recentemente alguns dos principais pesquisadores desta área estão procurando desenvolver cursos para melhorar esta capacidade de julgamento das expressões faciais de emoções (Ekman e Friesen, 1975; Izard e Dougherty, 1980).

Esta área também tem sido pesquisada aqui no Brasil. Silva (1987) apresentou evidências de que as capacidades de julgamento são estáveis no tempo. Um grupo de estudantes foi submetido a um mesmo teste duas vezes, havendo um intervalo de quatorze semanas entre o primeiro e o segundo teste. As percentagens individuais de acertos eram muito semelhantes nestas duas ocasiões. Este mesmo autor verificou também que esta capacidade era praticamente idêntica entre estudantes universitários que cursavam Letras (segundo e terceiro ano) e Psicologia (quinto ano). Isto talvez indique a prevalência das contribuições genéticas e culturais, em um sentido mais amplo, sobre práticas culturais mais específicas, como o tipo de curso universitário frequentado, mesmo se tratando de um curso de Psicologia (Silva, 1987).

Este autor verificou também que os erros de julgamento não são aleatórios, mas tendem a se concentrar em apenas uma ou duas categorias de julgamento, que variam de acordo com o tipo de emoção que está sendo exibida na face. A comparação dos tipos de erros cometidos pelos juízes brasileiros, utilizados nesta pesquisa, com os erros cometidos por juízes americanos, relatados por outros autores, indicam que estes erros também seriam universais, tal como as rotulações corretas das expressões faciais de emoções. Ou seja, as expressões faciais de emoções seriam rotuladas de uma forma muito semelhante pelos povos de diversas culturas, tanto no que se refere às avaliações corretas como aos tipos de erro cometidos (Silva, 1987).

Silva (1987) também apresentou evidências de que o livro/curso proposto por Ekman e Friesen (1975), o *Unmasking the Face*, é eficaz para aumentar a capacidade de julgamentos corretos de expressões faciais de emoções. Esta eficácia seria nítida em relação às expressões faciais de emoções puras, moderada em relação às expressões faciais neutras e quase inexistente em relação às expressões faciais de emoções mistas.

UMA EXPANSÃO DO MODELO DE EKMAN E FRIESEN

O modelo proposto por Ekman e Friesen (1969) pode ser facilmente expandido para abranger estas duas últimas áreas de pesquisa, expostas acima. A Figura 2 apresenta uma proposta para tais alterações. As alterações propostas podem ser facilmente identificadas comparando-se a Figura 1 com a Figura 2. Estas alterações consistem, basicamente, na introdução de três elos adicionais na cadeia de eventos apresentada na Figura 1, e de suas respectivas ligações com outros elos. Os elos acrescentados são os seguintes: um programa afetivo aprendido, um pro-

grama para interpretação dos sinais afetivos e de suas conseqüências no expressor e as conseqüências do afeto no observador.

As ligações entre estes elos e os demais sugerem: (a) O programa afetivo aprendido pode influenciar a exibição dos comportamentos faciais visíveis, as conseqüências do afeto no expressor e as conseqüências do afeto no observador. As evidências neste sentido foram apresentadas nas páginas anteriores, com exceção das conseqüências do afeto no expressor (estas últimas são fornecidas por Ekman e Friesen, 1969 e por Knapp, 1980); (b) As conseqüências do afeto no observador, ao que tudo indica, são em parte influenciadas por um programa afetivo pancultural, provavelmente de origem genética, e em parte influenciadas pelo programa afetivo aprendido, mencionado acima. Várias evidências neste sentido foram apresentadas nas páginas anteriores e também por Ekman e Oster (1979).

Na Figura 2 também foram acrescentadas três setas, que não existem na Figura 1, para indicar que a exibição de comportamentos faciais visíveis, as conseqüências do afeto no expressor e as conseqüências do afeto no observador são, em parte, culturalmente variáveis. Esta possibilidade de variação cultural é uma decorrência direta do papel que a aprendizagem pode desempenhar na ocorrência destes fenômenos, tal como mencionado acima. Sempre que há aprendizagem é possível que ela não se dê da mesma forma para todas as culturas ou indivíduos.

Este esquema, apresentado na Figura 2, pode ser utilizado para situar e relacionar uma boa parte, senão a grande maioria, das pesquisas realizadas neste campo, inclusive as duas grandes áreas não abrangidas pelo modelo inicial, proposto por Ekman e Friesen (1969), mencionadas anteriormente. Evidentemente este modelo, como qualquer outro, envolve certos pressupostos e afirmações que ainda não foram bem fundamentadas. Desta forma ele deve ser encarado mais propriamente como uma tentativa inicial para organizar um pouco esta área de pesquisa e não como uma visão acabada a respeito deste fenômeno, as expressões faciais – seus determinantes e conseqüências.

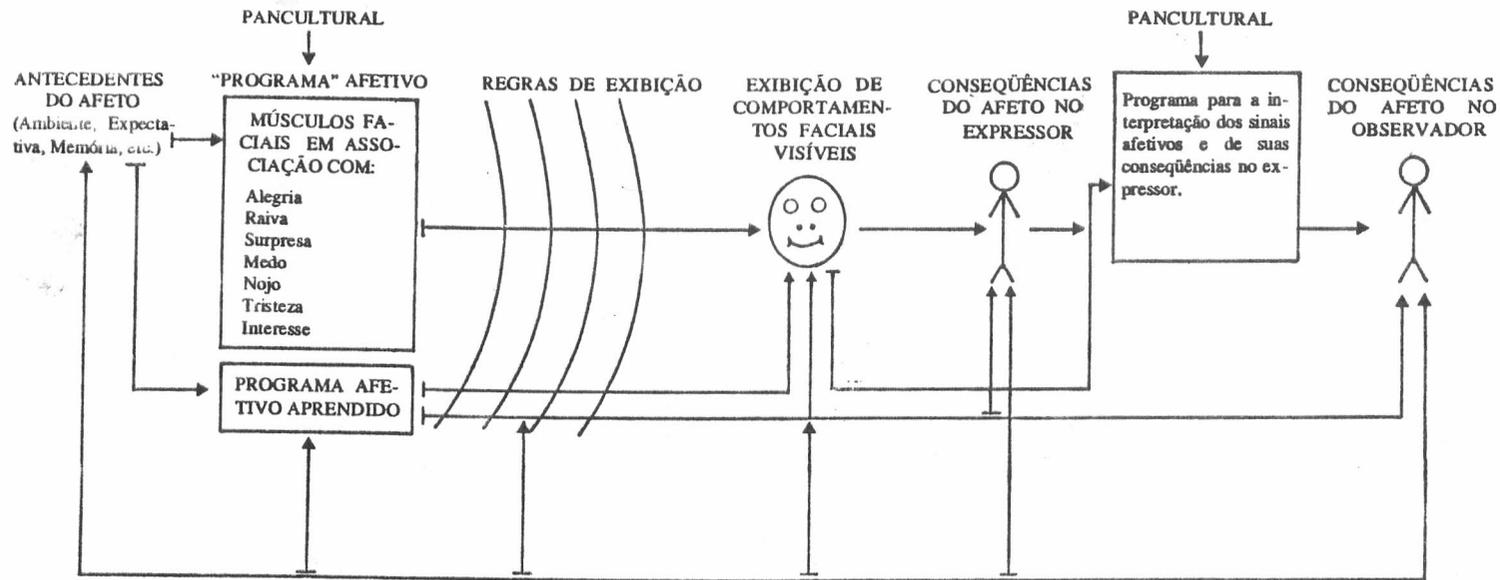


Figura 2 – Modelo de Ekman e Friesen expandido.

REFERÊNCIAS

- CHARLESWORTH, W.R. and KREUTZER, M.A. 1973. Facial expressions of infants and children. Em: P. EKMAN (org.) *Darwin and Facial Expressions*. Academic Press, New York and London.
- CHEVALIER-SKOLNIKOFF, S. 1973. Facial expression of emotion in nonhuman primates. Em: P. EKMAN (org.) *Darwin and Facial Expression*. Academic Press, New York and London.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1975. Similarities and differences between cultures in expressive movements. Em: R.A. HINDE (org.) *Non-Verbal Communication*. Cambridge University Press, Cambridge.
- EKMAN, P. 1973. Cross Cultural studies of facial expression Em: P. EKMAN (org.) *Darwin and Facial Expression*. Academic Press, New York and London.
- EKMAN, P. and FRIESEN, W.V. 1969. The repertoire of non verbal behavior: categories, origins, usage, and coding. *Semiotica*, 1: 49-98.
- EKMAN, P. and FRIESEN, W.V. 1971. Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17: 124-129.
- EKMAN, P. and FRIESEN, W.V. 1975. *Unmasking the Face*. Prentice Hall, New Jersey.
- EKMAN, P. and OSTER, H. 1979. Facial expressions of emotion. *Annual review of Psychology*, 30: 527-554
- EKMAN, P., FRIESEN, W.N. and ELLSWORTH, P. 1972. *Emotion in the Human Face: Guidelines for research and an integration of findings*. Pergamon Press, New York.
- EKMAN, P., FRIESEN, W.V. and TOMVINS, S.S. 1971. Facial Affect Scoring Technique: A first validity study. *Semiotica* 3: 37-58.
- FIELD, T.M., WOODSON, R., GREENBERG, R. and COHEN, D. 1982. Discrimination and imitation of facial expression by neonates. *Science* 218: 179-181.
- IZARD, C.E. 1971. *The Face of Emotion*. Plenum Press, New York.
- IZARD, C.E. 1977. *Human Emotion*. Plenum Press, New York.
- IZARD, C.E. and DOUGHERTY, L.M. 1980. *A System for identifying Affect Expressions by Holistic Judgments (AFFEX)*. Instrucional Resources Center, University of Delaware, Newark, Delaware.
- KNAPP, M.L. 1980. *La Communication no Verbal* (Traduzido do original em inglês por M.A. GALMARINI). Ediciones Paidós, Barcelona.
- MANNING, A. 1977. *Introdução ao Comportamento Animal*. (Traduzido do original em inglês por F.L. RIBEIRO e R. PAZERA). Livros Técnicos e Científicos Editora S/A, Rio de Janeiro - São Paulo.
- MORRIS, D. *Você*. 1978. (Traduzido do original em inglês por M.P. FERREIRA e F. NUÑO). Círculo do Livro, São Paulo.
- SILVA, A.A. 1987. Julgamento de Expressões Faciais de Emoções: Fidedignidade, Erros mais Frequentes e Treinamento. Tese de doutoramento apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (disponível na Biblioteca deste Instituto).

BRINCAR JUNTOS NATUREZA E FUNÇÃO DA INTERAÇÃO ENTRE CRIANÇAS

13

*Ana Maria Almeida Carvalho**

Em qualquer sociedade humana, a partir de algum momento nos primeiros anos de vida, a criança passa a conviver com outras crianças, ainda que haja diferenças, de cultura para cultura, nas condições e na intensidade desse convívio: irmãs de várias idades, parceiros de um grupo familiar extenso (primos, tios jovens), vizinhos, ou, como é típico em nossa sociedade urbana recente, colegas de uma escolinha ou outra instituição semelhante.

Como se dá a entrada da criança no mundo social constituído por outras crianças? Como ocorre o processo de ordenação e familiarização com esse mundo, e que significado terá isso para a criança?

Nos primeiros anos de vida, a experiência social básica da criança criada em condições "normais" é a relação de apego com um ou alguns adultos - em geral os pais, ou figuras substituídas. Essa relação se desenvolve ao longo do 1 ano de vida, e segue um curso previsível de desenvolvimento nos anos seguintes (Bowlby, 1984; Schaffer, 1971). Através dela, o mundo se diferencia para a criança: os objetos de apego são como que figuras significativas que são discriminadas sobre um fundo afetivamente desfocado, e recebem da criança um tratamento diferente das demais pessoas, mesmo que conhecidas e alvos de interações positivas.

Bowlby (1984) afirma que o estabelecimento de uma ou mais relações desse tipo, que dêem estabilidade ao mundo mutável da criança, e tenham flexibilidade suficiente para crescer com ela, são essenciais para o desenvolvimento. A relação de apego provê à criança, não só a garantia de satisfação de suas necessidades bá-

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

sicas, mas também - e talvez principalmente - a segurança emocional necessária para que ela se aventure a explorar o mundo, e com isso dê curso ao seu desenvolvimento.

Desse mundo a ser explorado e conhecido fazem parte outros seres humanos, crianças e adultos, com os quais a criança virá eventualmente a interagir e a estabelecer diversos tipos de relações. Serão essas relações extensão das relações primárias, ou serão de outra natureza? Terão funções semelhantes às do apego, ou haverá funções específicas para cada tipo de relação sócio-afetiva? Caberá pensar sobre essas relações de uma perspectiva etológica, isto é, como fenômenos criados pelo processo de evolução, tal como se pensa atualmente sobre a relação de apego? Essas são questões que se colocam para o pesquisador interessado em conhecer o desenvolvimento da sociabilidade numa perspectiva biológica. Como um passo na direção de delinear melhor essas questões, vamos esboçar aqui uma introdução a alguns aspectos do fenômeno interação entre crianças.

A orientação social

Como os outros primatas, o ser humano é, desde o nascimento, orientado para, e atraído pelo outro ser humano. Os macaquinhos, após a fase inicial de vida, em que permanecem quase continuamente junto à mãe, gradualmente vêm a passar cada vez mais tempo em interação com outros companheiros sociais (Hinde, 1974). Na criança também há sinais precoces de interesse social, principalmente em relação a outras crianças. Esse interesse se evidencia, por exemplo, na frequência de orientação do olhar em relação a parceiros sociais comparativamente a objetos, como ilustra a figura 1

O fato de se poder evidenciar essa orientação para o outro não significa, no entanto, que se possa reduzir a sociabilidade a uma dimensão motivacional única, como o "instinto de gregriedade" postulado antigamente por certos autores. Como aponta Hinde (1974), comportamento social não é uma categoria homogênea do ponto de vista casual: nem a criança interage movida por um impulso unitário de sociabilidade, nem controlada por um estímulo ou padrão de estímulos específicos. Qual é, então, a natureza do fenômeno "interação entre crianças"? Uma primeira pista é nos perguntarmos o que as crianças fazem ao interagirem.

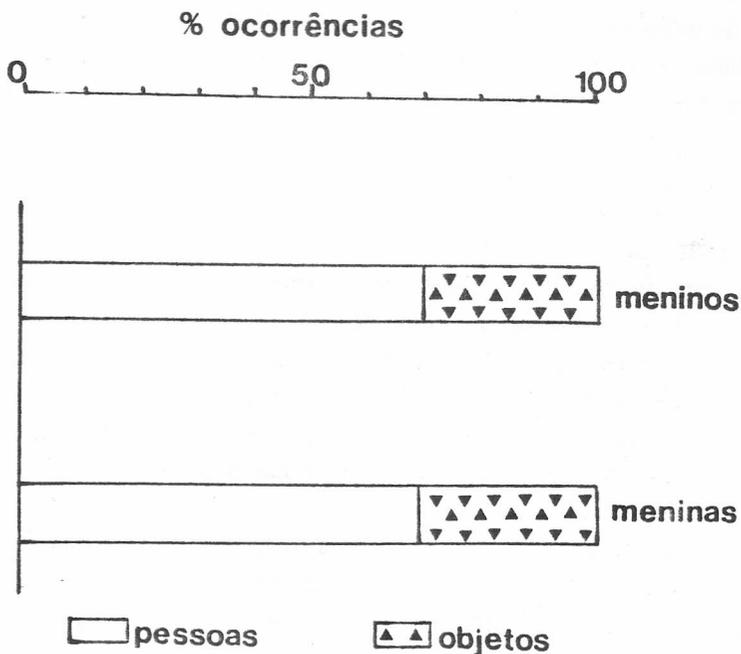


Figura 1 – Porcentagem de olhares orientados para pessoas e para objetos por crianças de 3 anos, em situação de recreação livre (adaptado de Frioli, Guimarães & Jurberg, 1986).

As crianças brincam

A presença da motivação lúdica na interação entre crianças é tão marcante que chega a obscurecer a importância de outras dimensões do interagir. Ao observarmos crianças brincando, podemos ser tentados a pensar que o fenômeno “interação entre crianças” se reduz a, ou consiste basicamente, do ponto de vista motivacional, no fenômeno “brincar”. Nesta perspectiva, poderíamos pensar que a atração da criança pelo parceiro social se explica pelas suas qualidades como objeto de brincadeira: a outra criança é um “brinquedo” complexo, que se movimenta, responde... enfim, se comporta com uma riqueza com a qual o mais engenhoso brinquedo não poderia competir...

Até certo ponto, esta perspectiva é tentadora. A motivação lúdica, ou exploratória, foi uma das primeiras motivações primárias a serem reconhecidas pelos teóricos ao lado das tradicionais fome, sede, evitação da dor, etc. A tendência exploratória e lúdica tem um lugar central em diversas interpretações sobre o processo de evolução humana: na abordagem de Morin (1979), a ludicidade é um dos

aspectos mais importantes da neotenia, isto é, da tendência evolutiva ao prolongamento da infância como um período de dependência, no qual a criança, protegida e cuidada, pode desenvolver as habilidades necessárias para a vida adulta; por outro lado, Morin considera que, na espécie humana, a permanência da motivação lúdica e exploratória ao longo da vida adulta - um dos aspectos do que ele chama de "juvenilização de espécie" - fez do homem um animal cujo período de aprendizagem não se encerra com a maturidade, mas que descobre e inventa durante a maior parte da vida...

De fato, diversas concepções sobre o processo de desenvolvimento pressupõem a prioridade - pelo menos temporal - do objeto sobre o parceiro social como alvo da atenção e do interesse da criança; nessas abordagens, a interação com objetos é pensada como mais compatível com os estágios iniciais do desenvolvimento cognitivo do que a interação social, que seria um evento mais tardio, e no qual se reproduziriam, por assim dizer, esquemas e outras aquisições desenvolvidas na interação com objetos.

No limite, conceber o brincar como a motivação subjacente aos fenômenos de interação social implica em supor uma indiferenciação inicial entre objetos e pessoas para a criança, e ausência de mecanismos específicos para a interação social, que decorreria ou seria uma extensão da interação com o ambiente físico.

Esta forma de conceber a interação social, como uma instância particular da motivação lúdica, e/ou como uma extensão da interação com objetos, embora atraente pela simplicidade, é contrariada por evidências e concepções mais recentes sobre o desenvolvimento humano. Toda uma linha de pesquisa e pensamento, representada por exemplo por T.B. Brazelton e colaboradores, C.B. Trevarthen, e outros, sustenta a posição de que, desde o nascimento, o ser humano está biologicamente preparado para entrar em contato com o ambiente de duas maneiras diferentes: uma relativa às pessoas, que se caracteriza por olhares curtos e cíclicos e atividade motora harmoniosa; a outra relativa a objetos, e caracterizada por fixação visual longa, e atividade motora sacádica (Gouin-Décarie, 1985). Na mesma direção apontam os dados de Frioli, Guimarães e Jurberg (1986) a respeito da frequência e duração do olhar em crianças de 3 anos: embora a frequência do olhar para objetos represente menos de 1/3 das ocorrências registradas, como foi visto na figura 1, o olhar para objetos ocupa mais de 50% do tempo de observação, apresentando uma duração média duas a três vezes maior do que a duração do olhar para pessoas (fig. 2).

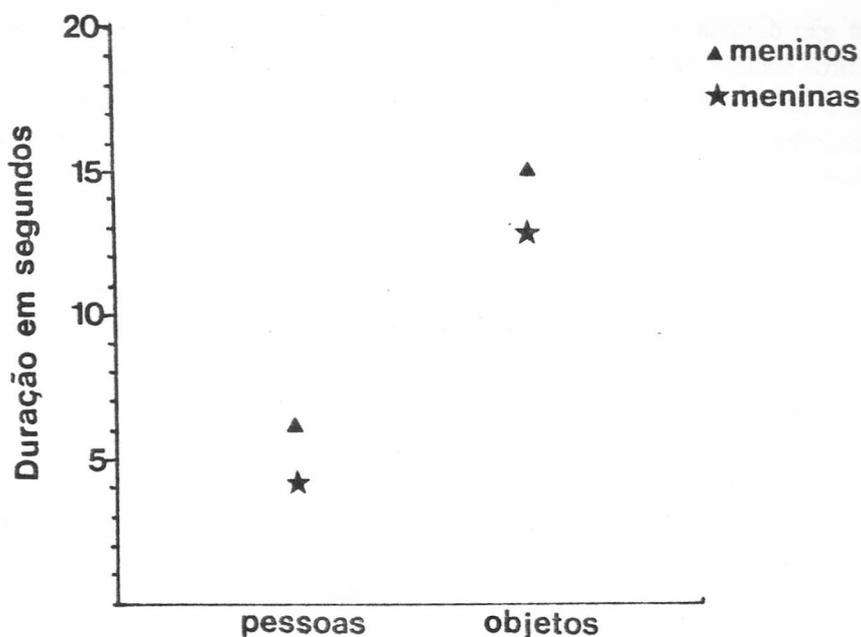


Figura 2 – Duração média de olhares dirigidos a pessoas e a objetos por crianças de 3 anos, em situação de recreação livre (adaptado de Frioli, Guimarães & Jurberg, 1985).

Além disso, toda uma tradição de estudos sobre interação mãe-filho nos últimos anos indica que o comportamento social é regulado por mecanismo próprios e específicos desde o nascimento; e inverte mesmo a perspectiva sugerida antes, propondo que o desenvolvimento cognitivo e a interação com o mundo físico são constituídos na interação social (De Lemos, 1986; Rosseti Ferreira, 1986).

Uma modalidade de interação especialmente interessante para essa discussão, e que caracteriza uma fase bastante precoce da sociabilidade dirigida a parceiros de idade, é a imitação.

Imitação

A imitação foi tratada durante muito tempo como uma forma “inferior” de interação, que indicaria imaturidade e/ou submissão. Hoje temos evidência de que a imitação tem uma função fundamental na sociabilidade da criança pequena, e constitui uma modalidade importante de interação nessa fase. Para a criança que

ainda não domina o código verbal, a ação é a forma principal de contato com os parceiros sociais. Neste contexto, a imitação pode ser considerada como um recurso de comunicação: imitar e ser imitado são, entre outras coisas, formas das crianças comunicarem para os parceiros que os estão levando em conta, que estão disponíveis e dispostas a "agir junto" ou "interagir" (Nadel e Baudonniere, 1981).

Os estudos desses e de outros autores revelam vários fatos fundamentais sobre a imitação na criança pequena (2 e 3 anos de idade):

1) que a imitação constitui uma espécie de jogo, em que os papéis de imitador e imitado são alternados entre parceiros, e portanto não sinalizam necessariamente relações de dominância;

2) que convite para imitar e o imitar são estratégias freqüentes de início de interação;

3) que a motivação para imitar - ou seja, para interagir se sobrepõe claramente ao interesse por objetos: nessas situações de interação, o objeto, por mais atraente que seja, funciona principalmente como instrumento mediador da interação imitativa - ele é tomado ou abandonado pela criança em função de ser tomado pelo parceiro, e não em função de seu interesse intrínseco.

O que a imitação nos sinaliza, portanto, é que é preciso considerar a interação social como um fenômeno com características motivacionais próprias: uma delas; que a imitação exemplifica, é o *fazer como o outro*, quem sabe *ser como o outro*, ou *compartilhar* sua atividade, independentemente do interesse pela própria atividade.

No entanto, para refletirmos sobre a natureza da interação criança-criança, é preciso considerar ainda outras modalidades de comportamento interativo.

Agressão

Uma das descobertas mais interessantes da pesquisa etológica sobre a interação criança-criança foi a distinção entre a luta de brincadeira ou brincadeira turbulenta (*rough-and-tumble play*) e a agressão propriamente dita (Blurton Jones, 1967). Através de análise motivacional, Blurton Jones verificou que alguns componentes da agressão (como perseguir, rolar junto, empurrar), quando associados a certos comportamentos e contextos (risos, gritos), caracterizavam um estado motivacional diferente do agressivo. Esse tipo de brincadeira também ocorre entre primatas não-humanos, e é em geral mais frequente no sexo masculino do que no feminino.

A ocorrência de agressões aparentemente espontâneas, isto é, não associadas a disputa de recursos do ambiente ou a eventos interativos prévios, levanta questões interessantes sobre a função desse tipo de interação. Ela poderia estar indicando, por exemplo, que, como em outras espécies sociais, a agressão entre crianças tem uma função no reconhecimento individual, na definição de papéis e na estruturação do grupo.

Interações de cuidado ou “aloparentais”

Outra modalidade de comportamento que exemplifica a complexidade motivacional da interação entre crianças é o “caretaking”, ou comportamento de cuidado.

Em um trabalho em andamento, Lordelo e Carvalho estão procurando identificar sinais de homogeneidade motivacional na categoria “comportamento de cuidado”, e verificar suas relações com algumas variáveis. Os resultados analisados até o momento sugerem que o comportamento de cuidado tem maior probabilidade de ser dirigido a uma criança mais nova do que a emissora, e a criança de até dois anos de idade; a diferença na probabilidade de emissão em função da idade do emissor é menos relevante: mesmo crianças de dois anos apresentaram esse tipo de comportamento. Tanto meninas como meninos emitiram e foram alvo de cuidado, mas há diferenças no conteúdo específico das interações: comportamentos como afagar, entreter, consolar e cuidar fisicamente foram tipicamente apresentados por meninas; enquanto os meninos se destacaram nos comportamentos de ensinar e controlar. O significado dessas diferenças ainda está sendo explorado em outras análises.

Carvalho (1984) sugere que esse tipo de interação envolve gestos, posturas e entonações específicas, como o “nivelamento postural” (figura 4). Este componente comportamental, que também é comum na interação entre adultos e crianças, resulta em geral na possibilidade de estabelecimento de contato visual ou contato “en face”, o que sugeriria que se trata de um ajustamento postural provocado pela diferença de tamanho entre os parceiros. No entanto, outras observações indicam que a inclinação corporal pode ocorrer, num contexto de comportamento de cuidado, mesmo quando as crianças são do mesmo tamanho, como ilustra a seguinte descrição, feita a partir de um registro em VT:

Virginia (5 a) toma um objeto das mãos de Lia (3 a), explicando que vai consertá-lo. Lia começa a chorar. Susana (3 a, e do mesmo tamanho que Lia)



Figura 4 – Nivelamento postural em episódios interativos de tipo “caretaking” entre crianças de idades diferentes (Carvalho, 1984).

aproxima-se da Lia, e inclina o corpo de tal forma que sua cabeça fica na altura da cintura de Lia; verbalizando repetidamente. "Não chora Lia, depois ela te dá, não chora", Susana procura abraçar Lia; devido à sua postura, o abraço enlaça desajeitadamente as nádegas e pernas de Lia.

Esse tipo de ocorrência sugere a possibilidade, que deve ser melhor pesquisada, de existência, nesse comportamento, de um componente ritualizado, com função comunicativa: nesse sentido, o nivelamento postural poderia ser uma variante da postura de apaziguamento descrita por Montaigner (1978), ou pertencer, junto com esta, a um conjunto ou padrão de gestos comunicativos.

A interação de cuidado, comparada a outras modalidades de interação comuns entre as crianças, apresenta uma característica peculiar em termos de estrutura: é uma interação assimétrica, isto é, em que não há alternância de papéis entre os parceiros. Neste aspecto, ela se assemelha à interação adulto-criança. Carvalho (1984) sugeriu que a entrada da criança pequena no mundo social constituído por outras crianças talvez fosse facilitada pela presença de condições propiciadoras desse tipo de interação, dada sua semelhança maior com a experiência social prévia da criança. Por outro lado, diversos autores sustentam que a relevância do contato com pares de idade para o desenvolvimento social decorre justamente da simetria existente nessas relações (conforme, por exemplo, Camaioni, 1980), que por isso mesmo estimulariam a cooperação e a troca igualitária entre os indivíduos. Neste contexto, cabe mencionar mais uma modalidade de interação, onde essas características estão presentes, e que é a brincadeira cooperativa.

Cooperação

O brinquedo cooperativo envolve troca de papéis e ações complementares e articuladas. A fluência desse tipo de interação depende de um grau bastante elevado de conhecimento compartilhado de expectativas, de regras de interação, e de recursos de comunicação que permitam a explicitação dessas normas. A expectativa ou previsão do comportamento do parceiro é uma condição para a interação social, e está presente, em algum grau, seja de forma simétrica ou não, em todas as modalidades de interação, mesmo nas mais "simples": os "turnos" da imitação, por exemplo, implicam expectativas de comportamento. No entanto, a interação cooperativa exige o *compartilhamento*, e, por isso, frequentemente, a *explicitação* das expectativas de comportamento; ou seja, exige normas ou *regras*.

Um exemplo especialmente interessante disso, é a *criação* de regras explícitas na brincadeira de faz-de-conta. Moraes (1981) identificou diversas modalidades

de regras explícitas enunciadas e seguidas por crianças de 4 e 5 anos ao brincarem de faz-de-conta. Em alguns casos, as regras enunciadas eram derivadas de aspectos da realidade, como normas e costumes culturais, ou observações da natureza, ou ainda de estórias consagradas:

“A mãe tem que fazer assim (abraço)”

“Vulcão não tem porta”

“Sapo não faz assim”

“Batman é assim, ó: BATMAAAN”...

Em outros exemplos, as regras eram aparentemente arbitrárias, como que “inventadas” pelo líder da brincadeira, talvez apenas como exercício de reafirmação de sua posição de líder, talvez com a função de homogeneizar o comportamento dos participantes da brincadeira de forma a configurá-la como uma ação coletiva.

“Não se bate com o pau assim(de cima para baixo), é assim (movimento lateral)”

“Só o meu revólver é que mata de verdade”.

A observação de crianças brincando nos mostra que, ao interagirem, as crianças estão continuamente vivendo, testando, e frequentemente criando regras, não só relativas ao modo de brincar, mas também sobre como deve ser a interação humana na “cultura” da micro-sociedade que é o grupo de brinquedo. A presença desse tipo de regulação tão tipicamente humana na interação entre crianças pequenas é mais uma pista para refletirmos sobre a função da interação entre crianças: uma atividade de alta prioridade motivacional, e que ao mesmo tempo envolve aparentemente muitas motivações diferentes; que em certos momentos se apresenta como um comportamento ritualizado e controlado por características específicas do parceiro, enquanto em outros é maleável e criativa; que nos mostra a criança, não como um ser incompleto ou desorganizado que a educação moldará, mas como uma criaturinha altamente organizada, dotada das complexidades, tendências e conflitos que caracterizam a sociabilidade humana.

Susana (3a), Lia (3a), André (3a 1/2) e Rafael (3a 1/2) brincam próximos no tanque de areia. Ao se movimentar, Rafael espirra areia em Lia, que se volta para ele e fala, em tom forte: “Bobo!”

André intervém: “ele não é bobo não”.

Lia se afasta. Susana, que observa o episódio, senta-se ao lado de André e diz, em tom bem explicado e pausado:

- André, se a pessoa não joga areia na gente, não pode falar “Bobo”. Mas se a pessoa joga areia na gente, *pode* falar “Bobo”!

REFERÊNCIAS

- BLURTON JONES, N.G. 1967. An ethological study of some aspects of social behavior of children in nursery school. Em: D. MORRIS (org.) *Primate Ethology*. Weidenfeld e Nicolson, Londres.
- BOWLBY, J. 1984. *Apego e Perda*. Martins Fontes, São Paulo.
- CAMAIONI, L. 1980. *L'interazione tra bambini*. Armando Armando, Roma.
- CARVALHO, A.M.A. 1984. Relações entre pares de idade na infância. Comunicação apresentada à Reunião Anual da SBPC, Campinas, S.P.
- CASTRO, M.F. de e CARVALHO, A.M.A. 1981. Incidentes agressivos na pré-escola. *Psicologia*, 7: 51-83.
- DE LEMOS, C. 1986. Interacionismo e aquisição da linguagem, (mimeo).
- FRIOLI, P., GUIMARÃES, H.F. e JUBERG, M. 1986. Contatos visuais em crianças de 3 anos, (mimeo).
- GOUIN-DECARIE, T. e RICARD, M. 1985. Le nourisson face a un objet et a une personne: un probleme de repertoire et d'enregistrement des comportements. Em: P.M. BAUDONNIERE (org.) *Étudier l'enfant de la naissance à 5 ans - les grands courants méthodologiques actuels*. CNRS, Paris.
- HINDE, R.A. 1974. *Biological bases of human social behavior*. McGraw-Hill, New York.
- LORDELO, E.R. e CARVALHO, A.M.A. Comportamento infantil de cuidado dirigido a criança. Em preparação.
- MONTAIGNER, H. 1978. *L'enfant et la communication*. Stock, Paris.
- MORAES, M.L.S. 1981. *O faz de conta e a realidade social da criança*. Dissertação de Mestrado, IPUSP.
- MORIN, E. 1986. *O enigma do homem - para uma nova Antropologia*. Zahar, Rio de Janeiro.
- ROSSETTI-FERREIRA, M.C.T., e OLIVEIRA, Z.M.R. 1986. O que é creche, (mimeo).
- SCHAFFER, H.R. 1971. *The growth of sociability*. Penguin Books, Middlesex.

INSUFICIÊNCIA DOS ATUAIS PRINCÍPIOS EXPLICATIVOS DO COMPORTAMENTO PROPOSIÇÃO DE PRINCÍPIOS NOVOS

14

*Walter Hugo de Andrade Cunha**

Acredito que a orientação tomada pela psicologia experimental tem sido insatisfatória e precisa ser mudada para que esse setor da psicologia científica possa vir a cumprir adequadamente sua tarefa. Como esta afirmação é de natureza polêmica, indicarei primeiramente como entendo essa tarefa e, em seguida, as razões por que julgo que ela vem sendo mal cumprida. Finalmente, procurarei apontar uma forma como julgo que a mudança pretendida pode e, talvez, deva ser realizada.

Considero alta a missão que incumbe à psicologia experimental. De fato, constituindo a expressão mais clara e estrita da aplicação do ponto de vista da ciência natural e do naturalismo filosófico ao domínio dos fenômenos psicológicos, a psicologia experimental deveria ter por missão, a meu ver, erigir o saber desse domínio em uma verdadeira ciência, isto é em um saber natural e positivo. Noutras palavras, competir-lhe-ia contribuir para estabelecer uma verdadeira psicologia geral, não no sentido hoje corrente – certamente forçado pela fragmentação dos estudos psicológicos – de ser uma introdução à psicologia, mas no de ser uma ciência fundamental: repositório dos princípios, métodos, técnicas e afirmações demonstradamente válidos da psicologia em todos os seus ramos investigativos. Para isto, a psicologia experimental precisaria ser capaz de formular o fenômeno psicológico não apenas com suficiente especificidade para discriminá-lo dos objetos das demais ciências naturais como também com suficiente generalidade

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, USP.

para acomodar, como casos particulares, os fenômenos especiais que cada corrente existente da psicologia privilegia em suas investigações, proporcionando, assim, para essas correntes, a possibilidade de um consenso. E precisaria, ademais, formular um conjunto demonstrado de princípios gerais de ciência natural como base de uma interpretação psicológica capaz de se revelar útil na orientação dos estudos de cada domínio particular da investigação psicológica.

É manifesto que a psicologia experimental, embora contando, já, com mais de cem anos de existência, não conseguiu ainda promover essas realizações, e é improvável que venha a fazê-lo, caso persista em sua atual orientação. De fato, a psicologia científica continua hoje, como no século anterior, sem um consenso sobre o seu objeto de estudo, e, por isso, dividida em diferentes correntes de opinião que disputam, entre si, o direito de serem consideradas individualmente a posição mais legítima e produtiva para a psicologia.

A esse estado de coisas não escapa nem mesmo a psicologia experimental contemporânea quando, abandonando sua função de mediadora crítica e não doutrinária entre as opiniões existentes, se inclina para uma parte dos contendores na disputa, deixando-se identificar com uma particular corrente de experimentalistas que polemiza acrememente com psicólogos de outras posições sobre o direito de ser considerada a única psicologia científica devido à alegada superioridade de seu objeto e de seu modo de investigação. A mim me parece que é tanto a concordância dos psicólogos dessas outras posições quanto à missão e à filiação que acima aponto para a psicologia experimental, como, também, sua desnecessária confusão deste ramo da psicologia com uma particular corrente de opinião, que os tem levado, por vezes, como o fez, por exemplo, Giorgi (1985, p. 1-22), a afirmar erroneamente, que um ponto de vista de ciência natural não é aplicável ao ser humano, e que a psicologia precisa encontrar alternativas para o seu fazer científico fora desse ponto de vista. Essa opinião parece válida para muitos porque, lidando, sem disso se aperceberem, simultaneamente com duas acepções diferentes do termo "objetivo", aceitam desnecessariamente a idéia de que a ciência natural, porque estudaria somente fatos objetivos, não poderia estudar algo como a experiência vivida de uma pessoa, por ser essa experiência "subjetiva". Mas ser subjetivo, aqui, refere-se ao modo como um fenômeno é percebido, e não implica em negar sua existência ou realidade, que é o atributo qualificado pelo termo "objetivo" quando se fala de ciência natural. A questão importante é esta: se a experiência vivida existe, ela é real, é um fato natural, e, portanto, um objeto de estudo pela ciência natural. A própria obra acima citada, de Giorgi, é repleta de bons exemplos de como tal estudo tem sido efetuado.

Certamente o estudo do comportamento, sobretudo do comportamento animal, é o setor que se apresenta atualmente mais explorado à maneira típica das ciências naturais. Nele se chega, freqüentemente, a conhecimentos que, pelos atributos de controle e precisão com que foram obtidos, mais se aproximam à condição de rigorosamente demonstrados. Por essas características, é natural que sobre ele se debruce especialmente o psicólogo experimental, em sua busca de precisar a natureza do objeto da investigação psicológica e de descobrir-lhe os atributos fundamentais. Suas esperanças de fazê-lo dir-se-iam mais fundadas nesse domínio de fenômenos objetivos, publicamente verificáveis. Sendo assim, nada mais natural, parece-me, do que escolher justamente a abordagem desse setor para objeto de minha crítica, uma escolha que, de outro lado, me é particularmente agradável por se tratar de um setor para o qual, por felicidade, tive voltada minha principal atividade de pesquisa.

Nessa crítica, procurarei mostrar algumas razões que tenho para insatisfação com a atual abordagem experimental do comportamento como caminho para revelar a natureza do fenômeno psicológico e os princípios naturais envolvidos em sua constituição. Para fazê-lo, recorrerei a duas ordens diferentes de considerações: uma, empírica, constituída por resultados de alguns de meus estudos de comportamento animal, e outra, conceitual ou sistemática, baseada numa apreciação crítica dos êxitos e dos insucessos ocorridos na compreensão do nexa causal que prende os organismos a seus ambientes, durante o desenvolvimento histórico da investigação experimental do comportamento, sobretudo do comportamento animal.

CONSIDERAÇÃO DE ALGUMAS EVIDÊNCIAS EMPÍRICAS RELATIVAMENTE À INSUFICIÊNCIA DA ATUAL ABORDAGEM EXPERIMENTAL DO COMPORTAMENTO

A abordagem experimental do comportamento tem falhado no estudo desse fenômeno graças, a meu ver, à sua incapacidade de perceber tanto a verdadeira natureza do organismo psicológico quanto a da situação em que o comportamento psicologicamente determinado se desenrola. Essa verdadeira natureza levaria, no meu entender, a encarar-se o organismo psicológico como uma entidade ao mesmo tempo histórica (no sentido de determinado por eventos antecedentes) e "histórial" (no sentido dado ao tempo por Heidegger, 1952, de um ser que faz suas próprias condições). E ela levaria a encarar-se a situação psicológica como sendo, simultaneamente, dinâmica e arraigada a um dado momento e lugar. De fato, vemos como o mencionado estudo tipicamente procede antes de passar à crítica.

Quando o investigador inicia seus estudos, já encontra o organismo que irá estudar invariavelmente engajado em alguma atividade. Essa atividade será, normalmente, tomada como linha de base ou “variável dependente” para a medida do efeito de alguma condição a que o experimentador submeterá o organismo. Essa condição é denominada “variável independente” e muda de experimento para experimento em conformidade com as funções do organismo que se pretende estudar. Assim, ela pode consistir na aplicação de uma droga, na manipulação indireta de um estado orgânico (por meio de privação seletiva), ou, ainda, como parece ser o caso na maioria dos experimentos, na variação de alguma propriedade física do ambiente.

Esse modo de estudar é, parece-me, comum a etólogos e a psicólogos experimentais. Um objetivo geralmente perseguido pelos etólogos tem sido descobrir que programas de ação ou reação um animal possui em virtude de ser membro de dada espécie, de pertencer a determinado sexo, de estar numa fase de seu desenvolvimento ontogenético ou de estar em determinado estado fisiológico. Quanto aos psicólogos, têm tido comumente por objetivo descobrir de que fatores, sobretudo de criação, manutenção, exposição ou treino, depende uma forma de responder a determinados estímulos do ambiente. A impressão que se tem, diante dessas proposições, é que, em ambas as abordagens, o ambiente, pelo menos por certo lapso de tempo, é tomado como coisa fixa, constante, assim como o próprio organismo, e que, para o estudo, pouca diferença faria transferir o animal de local e momento e refazer o experimento. Lidaríamos, nessas abordagens, por assim dizer, com entidades de sentido fixo, dotadas de estabilidade temporal ou constância, mesmo porque, pensam os investigadores, que conhecimento seria possível se tudo – animal e situação – mudassem de momento a momento?

Escolhi, para dar início a uma crítica dessa abordagem no terreno empírico, considerar os resultados de um experimento que realizei, faz, já, vários anos, com formigas. O experimento permaneceu inédito até recentemente (Cunha, 1984), juntamente com vários outros experimentos que nem sequer chegaram a ser divulgados, acredito que porque só agora começo a formular o arcabouço teórico capaz de, explicitando a apreensão intuitiva que os fez surgir, os acomodar de maneira razoável. No relato que se segue omito pormenores técnicos por brevidade e para ir mais diretamente ao ponto que desejo focalizar.

Uma trilha de formigas *Nylanderia fulva* Mayr, 1862, se estendia por 3,20 metros ao longo de aresta formada pelo chão e duas paredes, desde a entrada do ninho no batente de uma porta até um alimento na outra extremidade do percurso. Sentado no chão, decidi soprar de modo o mais possível igual sobre uma formiga de cada vez quando passasse por um dado ponto. A trilha fora previamente dividi-

da por meio de sete pontos equidistantes, e foi sorteada, também, a ordem temporal em que os vários pontos receberiam a intervenção experimental.

Devo indicar que tentei ser mais sofisticado do que fui, utilizando, para produzir o jato de ar, a queda de um peso solto de altura constante sobre uma pera de borracha fixada ao chão. No entanto, esse aparato se mostrou menos preciso do que o sopro oral que, em adição, podia, numa investigação preliminar, ser variado à vontade para testar várias hipóteses. O sopro, além disso, podia ser efetuado de modo que todas as formigas fossem atingidas por correntes aéreas de igual intensidade, duração e direção o que não acontecia com a pera, cuja operação, desencadeada pela soltura do peso, dependia de uma inferência insegura relativamente à posição futura de cada inseto feita a partir de uma locação, direção e velocidade iniciais por esse inseto apresentadas. Pensando bem, então, a intuição me prestava neste ponto, novamente, um bom serviço, pois a natureza me provera com um aparato experimental que era o melhor nas circunstâncias e que só um preconceito cientificista levaria a rejeitar a favor de equipamento sofisticado, "objetivo".

O dado que eu anotava era se cada formiga, que, sempre, parava ligeiramente e agitava as antenas ao receber o sopro dirigido sobre ela dorsal e lateralmente, invertia o sentido de sua marcha e passava a retornar, ou, ao contrário, prosseguia na direção em que vinha. Esse dado foi obtido para um total de 1092 formigas sopradas.

Decidi analisar os dados em função dos seguintes parâmetros presentes no momento do sopro: 1) O sentido da marcha da formiga, se rumo ao ninho, se ao alimento; 2) A distância em que a formiga se encontrava desses pólos da trilha, ninho ou alimento, e 3) O tempo transcorrido desde que os sopros foram iniciados.

A análise dos resultados revelou que: I) O sopro afetava diferentemente as formigas conforme a direção da marcha. Assim, 57% das formigas assopradas que iam para o alimento retornaram, contra apenas 1,4% das que iam para o ninho; II) A tendência a retornar sob o impacto do sopro era tanto maior quanto menos a formiga já houvesse caminhado numa dada direção. Assim, era mais provável ver-se um retorno de uma formiga que mal tivesse saído do ninho ou do alimento do que de uma que já estivesse chegando ao extremo oposto da trilha; e, finalmente, III) Os primeiros sopros tinham maior efeito e faziam as formigas retornarem mais que os últimos sopros efetuados para cada ponto de operação. Igualmente, havia mais retorno para os pontos da trilha estimulados mais cedo do que para os pontos estimulados mais tardiamente.

Penso que não é preciso empregar muito argumento para fazer ver que esses resultados revelam que um sopro não era um estímulo único para as várias formigas do experimento; que ele não era nem mesmo um estímulo único para uma

mesma formiga; que ele não era nem mesmo um estímulo no sentido de correlato – de qualquer espécie que seja: eliciador, reforçador, discriminativo ou reforçador condicionado – de resposta, porque não era bem a ele que as formigas respondiam com tantas respostas diferentes; e, finalmente, que cada formiga, ela própria, não era um sistema de resposta estável ao longo do experimento. De fato, a formiga se revelava, no tocante a suas tendências de resposta, uma coisa quando em marcha para o ninho, e outra muito diferente quando em marcha para o alimento, e variava não só em função das distâncias desses elementos terminais do trajeto como em função do tempo transcorrido desde o início dos sopros. Falar, mesmo, da formiga, como um sistema de respostas, como se ela fosse algo existente separadamente de seu relacionamento com o ambiente preexistente me parece, desta sorte, inteiramente inapropriado.

O efeito das mudanças no ambiente, tornadas o mais possível objetivamente iguais, parecia depender, dessa forma, da posição que a formiga guardava com todo um campo de elementos do meio os quais – surpreendentemente – já nem mesmo pareciam estar estimuladamente presentes no momento em que o impacto da mudança se verificava. Essas manipulações do experimento, representadas pelos sopros, antes serviam à função de *sondas* que o experimentador lançava para avaliar o estado e as propriedades do *relacionamento do animal com um ambiente presente regulado por seu relacionamento com um ambiente prévio* do que como excitantes ou eliciadores de respostas. No entanto, o caráter aparentemente simples da mudança de comportamento verificada – parar brevemente, agitar as antenas e seguir ou, ao invés, retornar – poderia induzir qualquer observador menos avisado a encarar o comportamento que acabara de ver como uma reação direta ao estímulo (“variável independente”) empregado. Com pesar devo dizer que, em sua maioria, os estudiosos experimentais do comportamento, etólogos e psicólogos, têm, muito freqüentemente, agido como esse observador desavisado acima referido.

Parece-me possível mostrar de maneira talvez ainda mais dramática do que os dados expostos acima como a presença, no ambiente, de determinados estímulos não é suficiente por si só, independentemente da história de relacionamento do organismo com o meio, para dotá-los de importância na determinação do comportamento. Assim, por exemplo, em minha obra “Explorações no mundo psicológico das formigas” (Cunha, 1980), vários dados mostram como uma situação idêntica, do ponto de vista físico, afeta as formigas diferentemente em função de sua experiência anterior. O encontro de uma companheira esmagada sobre a trilha, por exemplo, provoca, na grande maioria das formigas (*N. fulva*), uma ou mais modificações marcantes de comportamento: paradas, estremecimentos, marcha ondulan-

te, retorno, desvio, desorientação, despencamento da parede, etc. analisando os dados obtidos e diversas circunstâncias e examinando, inclusive, correlações entre categorias de dados diferentes, foi possível estabelecer que as formigas que participaram da trilha na sua fase formativa eram menos suscetíveis a retornar, a desorientar-se ou a exibir marcha ondulante e estremecimentos corporais do que formigas que entravam na trilha mais tardiamente, e depois que a rota coletiva já estava consolidada. O fator diferencial para as formigas parece ter sido sua condição de iniciadora, ou, então, de seguidora da trilha. No primeiro caso, o rastro olfativo que vem, depositado no solo, fixar a trajetória coletiva das formigas, não estava ainda presente, de forma que as formigas provavelmente acabavam utilizando outros fatores constantes no meio e regularmente apresentados em conexão com cada sentido de sua marcha como apoio direcional e seus repetidos trajetos do ninho ao alimento ou vice-versa. No outro caso, as formigas entravam na trilha depois que o rastro já estava depositado, e não precisavam senão orientar sua marcha por ele para ter ao alimento vindas do ninho, ou vice-versa. Elas, de fato, quando da alteração da trilha, não mostravam, por seu comportamento, ter sido afetadas como as primeiras formigas, pela presença desses outros elementos estimulantes (luz solar, gravidade, objetos laterais, etc). Nesse ponto, portanto, parece manifesto que essas formigas e as primeiras como que se situavam dentro de túneis diferentes, no interior do mesmo ambiente, no que tange ao número e variedade de elementos do meio que eram incorporados em sua situação de comportamento. E essa conversão de um mesmo ambiente presente em dois ambientes de comportamento diferentes em virtude de essas formigas terem histórias de relacionamento com seus ambientes diferentes – histórias essas que provavelmente sobrevivem nas formigas na forma de um organismo modificado com as marcas específicas desse relacionamento – é o que expressa o que denominei, anteriormente, a “historialidade” desses organismos. Dadas essas relações de determinação recíproca do organismo e seus ambientes, mostradas pelos dados acima, parece inevitável que tenhamos que considerar tanto o subjetivismo como o objetivismo, como doutrinas científicas relativas, uma, à determinação da situação psicológica apenas pelo organismo, e a outra, à determinação dessa situação somente pelo ambiente, como interpretações parciais e inadequadas da realidade.

Uma outra lição que meus dados anteriores me trazem é sobre a referência recíproca das experiências, uma como totalização das experiências no sentido de que o ambiente presente é como que interpretado ou composto, para um animal, a partir da experiência de ambientes passados semelhantes ao atual ou dele discrepantes. Assim, por exemplo, na obra citada (Cunha, 1980), mostrei que o extraordinário caráter de obstáculo aparente e de modificador de comportamentos possui-

do por uma formiga conspécífica esmagada sobre a trilha com relação a outros objetos nas mesmas circunstâncias não era, conforme geralmente se acredita tão somente o resultado de um poder inato de provocar perturbações de comportamento possuído por feromônios liberados pelo esmagamento, mas também fruto de uma experiência individual particular com as companheiras e a trilha em questão. De fato, penso que fui capaz de demonstrar, nessa obra, que o maior poder modificador de uma companheira esmagada sobre outros elementos usados como "variável independente" decorria especialmente do fato de a companheira ter estado implicada em várias das atividades pregressas das formigas. Esmagá-la era uma forma de alterar a situação prévia a que as formigas se relacionavam em seu comportamento em várias maneiras. Com efeito, o esmagamento introduzia odor, parte familiar, parte infamiliar, onde antes só havia odor familiar; dispunha um objeto imóvel onde antes só havia mobilidade; bloqueava uma trilha, até então desimpedida; etc. Já um objeto inteiramente estranho, como o era presumivelmente uma mecha de querosene, quando colocava sobre a trilha, apenas bloqueava o caminho e acrescentava a ele um odor infamiliar, mas sem suprimir aspectos das companheiras a que as formigas vinham reagindo. O fato de que o esmagamento de uma companheira em uma trilha duplamente bifurcada não ocasiona modificações de comportamento tão dramáticas nem tão disseminadas nas formigas mostra que o feromônio – que se difunde pelas vizinhanças do ponto de liberação – não é um fator suficiente para provocar as chamadas "reações de alarme" das formigas. E a razão por que isso não acontece é que, aí, as formigas não são tão dependentes como numa trilha única para sua orientação, pois possuem uma rota alternativa à rota bloqueada. O fato de que as mesmas modificações de comportamento podem ser provocadas usando-se outras alterações do caminho que não formigas esmagadas, como um foco de luz ou raspagem do dedo sobre o chão, sobretudo se se trata de um caminho muito habitual e precisamente seguido, prova, também, conforme o apontei na obra citada (Cunha, 1980), que o feromônio de alarme também não é necessário para a ocorrência das chamadas "reações de alarme" (as quais, estritamente, não são reações, mas modificações de comportamento, e não são de alarme, conforme os argumentos que vêm sendo apresentados desde o início deste tópico).

A ligação, referenciação recíproca ou totalização de experiência, referida no parágrafo anterior, está presente, também, no experimento dos sopros, já considerado, no fato de que o comportamento conectado com um sopro em cada local dependia de a formiga já ter estado em outros locais, e expressava de certa forma esse fato.

Antes de passar a outra demonstração da insuficiência da atual abordagem experimental do comportamento, seja-me permitido apontar, brevemente, que os mesmos atributos mostrados para o comportamento e a situação psicológica das formigas se aplicam, e com mais razão ainda, ao caso humano. Considere-se uma sala de conferências, por exemplo, com as pessoas presentes sentadas às poltronas alinhadas e ante um conferencista em pé num tablado ou palco, junto a uma mesa com ramos de várias plantas, tendo por trás um quadro negro e vários mapas dependurados, aludidos em sua fala. Embora voltado para o público, é manifesto que o conferencista – como mostrado por seus gestos, por seus passos, – se comporta também com relação ao que não está atuando sensorialmente sobre ele no momento, como os confins do tablado, a parede ao fundo, as plantas, o quadro e os mapas. Mais que isso: se ele conhece o local onde o auditório está situado, provavelmente estará, ainda que disso não se advirta, implícito em seu comportamento o fato de que há, mais para trás dessa parede, ruas, praças, um rio com uma ponte a ser atravessada no regresso da conferência, e, mais além do rio, outras cidades, outras paisagens, e o mar, e outros países, em paz ou em guerra, com outras línguas e outros costumes, alguns dos quais referidos na conferência. As pessoas nesse auditório, mesmo quando vistas pela primeira vez, têm algo de intrigante em sua aparência: como que falam de outras pessoas, vistas em outras circunstâncias e outros lugares. Mas, a rigor, tudo, ali, obtido assim como um instantâneo, tem as propriedades que tem, psicologicamente, muito por causa de outras coisas e outros lugares terem sido, já, experimentados pelo conferencista. E a situação, no que tem de focal, posta que feito de instantâneos, também dura, perdura, e é dinâmica, no sentido de que, embora guardando uma unidade, se transforma a todo instante. Cada pessoa que entra ou sai, cada silêncio mais ou menos prolongado, os apartes já ouvidos, estabelecendo uma aura de credibilidade ou de descrença para o que é proclamado pelo conferencista, modifica a situação, e passa a participar de sua constituição e natureza.

Sensorialmente, no entanto, a que corresponde toda essa situação para o conferencista? Se se retirasse dela tudo que é contribuição do passado, de experiência com outras circunstâncias e acontecimentos, acredito que ela se reduziria tão somente a uma coleção caleidoscópica de ruídos, odores, impressões cinestésicas e cores móveis. Talvez seja, mesmo, esta impressão a que, do recinto, esteja tendo, por exemplo, o bebê que uma das pessoas na sala leva ao colo. É claro que, para crianças de mais idade, a cena já não é tão distante da que o conferencista percebe, mas, certamente, não comporta ainda a realização de uma verdadeira conferência, quanto mais a conferência tal como o palestrante acha que oferece e pen-

sa, às vezes com razão, que a maioria dos presentes acompanha. Quanto a um bosquímano, trazido, ali, com um punhado de plantas para ilustrar a conferência, provavelmente percebe, do recinto e do evento, apenas um conjunto muito complicado e intrigante de não-conterrâneos, não-utensílios, não-interiores de habitação e não-paisagens e não linguajar bosquímanos. Fisicamente, há ali várias dezenas de pessoas em uma mesma sala. Psicologicamente, estão em tantas salas e conferências diferentes, posto que por vezes análogas, quantas são essas pessoas. Dado isto, que sentido teria, para a compreensão de seu comportamento, estudar o efeito de um mesmo "estímulo" ou alteração do ambiente sobre elas? Precisamente o fato de que, num mesmo ambiente fisicamente considerado elas vivem situações de comportamento diferentes, faz a mesma alteração do ambiente não ser, psicologicamente, a mesma para elas.

Penso que isto basta para indicar as razões de insatisfação que, no terreno empírico, experimento com a abordagem experimental do comportamento hoje existente. Encararei, agora, essa mesma deficiência no terreno conceitual, através dos êxitos e fracassos dessa abordagem ao longo de seu desenvolvimento histórico.

ALGUMAS CONSIDERAÇÕES SOBRE A INSUFICIÊNCIA DA ABORDAGEM EXPERIMENTAL DO COMPORTAMENTO NO TERRENO CONCEITUAL

Desde Darwin, os estudos de comportamento têm seguido duas orientações distintas decorrentes de diferenças formativas de pesquisadores (cf., a propósito, Ross e Denenberg, 1960). De um lado, havia os zoólogos e biólogos de orientação ecológica, cujo maior interesse residia no comportamento como expressão dos processos de adaptação e evolução em marcha. Por isso, eles procuravam estudar o comportamento fazendo variar a hereditariedade ou a espécie do animal enquanto mantendo o ambiente constante. De outro lado, havia os psicólogos, que, sendo oriundos da filosofia, sobretudo da filosofia empirista, geralmente estavam a braços com o problema prático da educação e tinham um interesse especial pelo problema de como o comportamento refletia influências do ambiente. Por essa razão, eles procuravam, em seus estudos, manipular o meio, num tempo curto, usando organismos cruzados e em grande número para evitar que diferenças genéticas influíssem nos resultados dos experimentos. Dessa maneira, uma diferença de formação e interesse praticamente levou os pesquisadores originários da biologia ao estudo quase que só do comportamento inato – o comportamento que era expressão da hereditariedade e da construção orgânica do animal – e levou os psi-

cólogos ao estudo do comportamento adquirido ou plástico quase que exclusivamente. Essa opção pelo comportamento adquirido chegou ao ponto de gerar, entre aproximadamente 1910 e 1940, com Watson, Dunlap e Kuo, entre psicólogos, o chamado movimento anti-instinto, que defendia a proscrição do uso do conceito de instinto da Psicologia (Ross e Denenberg, 1960). É que, conforme o apontou Miller (1950), esse foi um período em que o pesquisador ecologicamente orientado trocou o campo de estudos do comportamento pela citogenética, que parecia constituir um atalho em relação aos estudos evolucionários graças às descobertas de Mendel tornadas públicas simultaneamente por De Vries, Correns e Tschermak. Graças a isso, os psicólogos ficaram no campo de estudos do comportamento praticamente sem contradição, com postura ambientalista, até o advento e grande voga da etologia, fundada por Lorenz em 1935 mas apenas divulgada nos Estados Unidos, por Tinbergen, a partir de 1950 (Cunha, 1965, 1983).

Dentre os estudos referidos acima, os originários da biologia parecem ter sido os únicos que obtiveram êxito na identificação de mecanismos de ciência natural utilizáveis como princípios do comportamento. De fato, fisiólogos e zoólogos parecem ter estabelecido fora de qualquer dúvida a existência de dois fenômenos de comportamento fundamentais, no sentido de que são naturalmente ocorrentes e estão na base ou origem de outros comportamentos, derivados. Tais fenômenos são o reflexo (originalmente descrito por Descartes (1662), e o *padrão fixo de ação*, formulado por Lorenz há cerca de cinco décadas (Lorenz, 1950 e 1955; Thorpe, 1956; Cunha, 1983). Esses dois fenômenos têm sido considerados suficientes para explicar os comportamentos decorrentes da construção anátomo-fisiológica do organismo e das tendências de ação filogeneticamente inscritas no plano de sua espécie.

A noção de reflexo foi formulada por Descartes para dar conta da ação automática, humana e animal, em termos de um mecanismo natural, e constitui o primeiro passo no sentido de incluir o comportamento, na forma de manifestações corporais, no domínio da ciência (Cf. Watson, 1971; Herrnstein e Boring, 1966; Cunha, 1983, 1985a e 1986a). No entanto, por não conseguir conceber nenhum mecanismo capaz de explicar a ação intencional humana – a ação que se manifesta pela seleção de meios com vistas à obtenção de resultados planejados – Descartes, segundo Ryle (1949), parece ter concebido também a existência, ao lado do reflexo, de um princípio não mecânico, racional. Esse princípio seria privativo do homem e se sediaria em sua alma, por oposição ao reflexo, que se sediaria no corpo, humano ou animal. Foi essa oposição que pôs em movimento os estudos psicológicos e os estudos fisiológicos do comportamento, e, neles, as correntes objetivista

e subjetivista (Cunha, 1986a), cada qual, conforme o apontou Politzer (1928), com os percalços próprios de sua intuição original.

A noção do padrão fixo de ação como um mecanismo de comportamento inato independente do reflexo e conectado historicamente com as pressões seletivas exercidas pelas peculiaridades do meio e os problemas recorrentes de adaptação encontrados, nas suas situações típicas de vida, pelos organismos de uma dada espécie ou agrupamento taxonômico mais elevado, foi estabelecido por Konrad Lorenz em 1935 (Cf. Lorenz, 1950; Thorpe, 1956; Cunha, 1983).

Dir-se-ia que, para explicar o comportamento adquirido em termos de mecanismos de ciência natural, o psicólogo precisaria proceder de modo semelhante ao que foi adotado pelos pesquisadores de orientação biológica: deveria ser capaz de identificar um fenômeno naturalmente ocorrente que pudesse ser considerado básico ou fundamental, no sentido de que estaria na origem ou raiz de qualquer comportamento não inato.

Foi assim que, trabalhando com duas ordens de manipulação experimentais ou "contingências" – uma que faz um estímulo ser seguido, probabilística ou deterministicamente, de outro estímulo, outra que faz assim ser seguida uma resposta – muitos psicólogos experimentais acreditaram encontrar evidências suficientes quanto à existência de mais dois princípios explicativos do comportamento além do reflexo e do padrão fixo de ação e que, como eles, correspondessem a fenômenos naturalmente ocorrentes. Esses princípios – o do condicionamento clássico pavloviano e o do condicionamento instrumental ou operante – estariam na base de todo comportamento adquirido ou aprendido.

O princípio do condicionamento clássico foi estabelecido por Pavlov (1904, 1927) com menção explícita à noção cartesiana do reflexo, e se referia ao que Pavlov julgava ser um procedimento experimental e um processo fisiológico para transferir o poder eliciador incondicionado ou inato que certos estímulos manifestavam com respeito a determinadas respostas para estímulos inicialmente sem esse poder. Já o condicionamento instrumental ou operante resultou das investigações independentes feitas por Thorndike, Hull, Konorski, Skinner, etc, autores esses que formularam sistematicamente vários tipos de dependência em que uma resposta estaria de suas conseqüências.

Durante várias décadas os princípios do condicionamento clássico e instrumental foram encarados por muitos estudiosos como mecanismos de ciência natural com uma realidade comparável à do reflexo e do padrão fixo de ação. Na suposição de que todo comportamento fosse, ou inato, ou aprendido, o campo do comportamento pareceria, agora, completado, com esses dois princípios acrescen-

tados aos do reflexo e do padrão fixo de ação. Para certos sistemas psicológicos, como os de Watson (1919) e de Guthrie (1935), o condicionamento seria, ou a única forma de aprendizagem existente (uma afirmação válida para Skinner ainda atualmente, segundo Hillner 1979, p. 330), ou, como no sistema de Hull (1943, 1952), a forma mais simples ou fundamental a que todas as demais formas poderiam ser relacionadas. No entanto, as dificuldades de fazer essa redução ou relacionamento foram-se manifestando gradualmente.

De outro lado, a suposição acima, de que todo comportamento é, ou inato, ou aprendido, não me parece correta, como passo a mostrar. Com o advento da etologia comparativa, um grande debate se travou entre ambientalistas, como os partidários do movimento anti-instinto, e os nativistas, como os etólogos, acerca das origens últimas do comportamento. Não é meu objetivo rever, aqui, esse debate, mas me parece pertinente indicar que, se algo saiu arranhado das escaramuças, foi a noção de comportamento adquirido como categoria de comportamento naturalmente ocorrente. Com efeito, conforme o apontaram Fuller e Thompson (citados por McGill, 1965, p. 1), "a dicotomia" (inato-aprendido), "levada à sua conclusão lógica, definiria comportamento inato como o que aparecesse na ausência de ambiente, e comportamento aprendido como o que não requeresse organismo". Ora, a existência de comportamento "no vácuo", na ausência de outro meio que não o próprio organismo, foi verificada pelos etólogos (cf. Tinbergen, 1951; Lorenz, 1955; Cunha, 1983) que, dessa forma, demonstraram a existência de comportamento inato como uma categoria naturalmente ocorrente de comportamento. Já a ocorrência de comportamento na ausência de organismo é, por definição, impossível, de modo que o que se chama ato adquirido não é uma categoria naturalmente ocorrente de comportamento, mas, meramente, uma modificação em um ou mais comportamentos naturalmente ocorrentes de uma espécie animal. Conforme o disse Tinbergen (1957), a aprendizagem ou aquisição só pode ser uma modificação num comportamento previamente existente, que precisa ser bem estudado antes que a modificação possa vir a ser entendida.

De outro lado, não parece seguro aceitar que todo comportamento tenha que ser, sempre, ou inato, ou aprendido, consoante os partidários do condicionamento. Conforme o apontou McGill (1965), essa dicotomia não deixa lugar para que ocorra uma interação entre variáveis inatas e adquiridas, ou para a operação de variáveis que não poderiam ser descritas nem como inatas nem como adquiridas. Certos fenômenos, ditos emocionais, por exemplo, parecem preencher esta condição. Hebb (1946, 1949) foi dos primeiros, senão o primeiro, a apontá-la com base em estudos com chimpanzés. Nesses estudos, Hebb mostrou como se pode provo-

car recuos, guinchos, ereção de pêlos, micção, defecção e outras reações que ele chamou "de medo" em chimpanzés. Para obtê-las fez desfilar a frente da jaula desses animais objetos que, posto que familiares, tinham alguma falta ou anormalidade frisante (por exemplo, uma máscara facial humana em gesso, um chimpanzé anestesiado, o couro de um conspécífico ou o corpo de um chimpanzé sem cabeça). Essas reações não são adquiridas ou aprendidas, já que surgem na ausência de reforçamento ou treino na primeira vez em que tais objetos familiares alterados são apresentados. No entanto, elas também não são inatas, já que não surgem na ausência de experiência com os objetos que seriam depois alterados. Fenômenos similares a esses e que se prestam às mesmas objeções à dicotomia inato-aprendida que as formuladas por Hebb podem ser encontrados nos estudos, já citados neste escrito, que realizei sobre as reações chamadas – a meu ver inadequadamente – de "alarme" das formigas (Cunha, 1980).

De outro lado, ainda, nem toda aprendizagem pode ser atribuída à ação de reforçamento, como suposto no princípio do condicionamento. A aprendizagem do canto da espécie por certas aves e o acompanhamento do progenitor e fixação posterior de sua espécie para a escolha de parceiro sexual, em consequência de exposição precoce e em período crítico de desenvolvimento, por parte de aves nidífugas, são alguns dos fenômenos que o mostram (Cf. Lorenz, 1954; Thorpe, 1963; Eibl-Eibesfeldt, 1970).

Podemos ir além. Não só o condicionamento não representa toda aprendizagem, como também o que se denomina aprendizagem não esgota as formas existentes de efeitos de uma história de interação do organismo individual com seu ambiente. Episódios da vida quotidiana, embora geralmente ignorados pela abordagem experimental do comportamento, ilustram essa afirmação. É o que me parece fazer o episódio que relato a seguir. Por anos, tive uma forma habitual de me comportar, ao chegar, toda noite, a casa: depois de entrar na garagem por uma porta lateral deslizante, eu a fechava por um impulso único e forte, e me encaminhava, em seguida, no escuro, com passos largos e rápidos, à porta levadiça da frente da garagem. Certo dia, minha filha trouxe um gatinho para viver em casa. O animal, assim que chegou, passou a correr por toda parte, e, deslocando-se meio de lado, vinha, freqüentemente, trombar com as pernas da gente, ou passar por elas de relance. Pois bem: desse dia em diante, sem necessidade de nenhum treino ou reforçamento, a mera lembrança da presença do animal em casa me levou a mover a porta delicadamente, ao fechá-la, e a passar a andar, no escuro, com os pés arrastados até a porta basculante da garagem para suspendê-la, e tudo isto, é claro, para evitar acidentes com o imprudente bichano – a tão alegada "força do hábito" não obstante.

A tendência que tem o pensamento e a percepção para a totalização ou referenciação recíproca de experiências ilustra outro desses efeitos não apreendidos da experiência. Assim, por exemplo, parece-me manifesto – e é um dos atributos mais notáveis do nosso mundo fenomênico – que nossa percepção de um objeto qualquer depende não só dos objetos que já vimos parecidos com ele como também dos que dele diferem, portanto, de tudo mais que já foi experimentado. Sendo assim, a um mesmo objeto, fisicamente considerado, corresponde, ao longo da vida de uma pessoa, uma sucessão de objetos percebidos cada vez mais complexos em significados e implicações para a ação. É que, a cada nova coisa percebida, o objeto em questão ganha um novo significado, ainda que apenas de modo latente: o de não ser esse objeto. Acredito que foi por essa razão que, na primeira vez que minha mulher e eu vimos a neve, cobrindo inteiramente um parque antes verde, ficamos um longo tempo estáticos, intensamente absortos na contemplação da paisagem mudada. Penso que esse abalo, provocado pela cena inédita, se devia ao fato de que ele correspondia a um redefinir implícito, em nossa mente, de tudo mais que já havíamos visto no passado. O processo levava tempo porque tudo mais tinha que receber um novo atributo até então ignorado: o de não ser aquela coisa inédita e inefável ali. Mas é claro que não se pode dizer que a neve nos *ensinava* a ver as demais coisas, ou que o gato em casa me *ensinava* nova forma de me comportar na garagem, a não ser (o que, aliás, pode até vir a revelar-se razoável: cf. Giorgi, 1985) que se modifique muito a definição corrente de aprendizagem em nossa ciência.

O princípio do condicionamento, em suas duas formas, é, portanto, mesmo que suposto válido, muito limitado para dar conta dos efeitos da experiência individual nas manifestações de um organismo. No entanto, essa validade, suposta acima, já não se afigura, hoje, plausível. De fato, também no nível conceitual o princípio do condicionamento sofreu revezes importantes. Assim, a suposição inicial dos propositores do condicionamento no sentido de que ele constituiria um fenômeno unitário naturalmente ocorrente não parece ter podido manter-se. E a suposição, também inicial, de que o condicionamento era um processo puramente mecânico e automático realizado pela ação dos estímulos em um organismo passivo (Hillner, 1979), tendeu, gradualmente, a evoluir, na cena contemporânea, para uma visão de que o condicionamento e a aprendizagem são apenas algumas entre várias formas de atividade cognitiva de um animal que possui grande número de comportamentos típicos da espécie (consumatórios ou defensivos) e numerosas expectativas adquiridas sobre o ambiente. Esses comportamentos e expectativas limitariam ou predeterminariam o que poderia ou não ser aprendido. No dizer de

Hillner (1979, p. 157), “em muitos aspectos o condicionamento operante está sendo lenta, mas firmemente, absorvido pela psicologia cognitiva e pela etologia”. Hillner oferece como indicações desse fato a importância correntemente emprestada aos fenômenos de automodelagem, automanutenção negativa, comportamento adjuntivo, atividades intervalares e atividades terminais, e também o uso crescente de conceitos explicativos como comportamento típico da espécie, “instinctive drift”, expectativas, seleção relacionada ao reforço, mecanismo de supressão e de ativação, etc. Quanto ao reforçamento – uma noção importante para o mecanismo suposto do condicionamento – trata-se, segundo Hillner (1979, pp. 157, 158, 334, etc.), de uma noção redundante, não explicativa, na abordagem experimental contemporânea; de forma nenhuma se pode dizer que o reforçamento cria ou fortalece respostas, e a operação de reforçamento contingente a uma resposta representa meramente uma restrição ou imposição sobre algum ou alguns comportamentos específicos da espécie que ocorrem em situação de liberdade.

Parece-me que, com a falha do condicionamento em explicar o comportamento não-inato, a ciência do comportamento tem-se voltado cada vez mais, correntemente, para a inferência de processos cognitivos, na esperança de prover uma explicação substituta à explicação inicial. Não é impossível que, nessa inferência, e conforme já o argumentou Skinner (1959), o estudioso chegue à proposição de algo inventado como a explicação daquilo que é observado. De fato, ao assimilar o condicionamento clássico e o instrumental aos fenômenos cognitivos, o estudioso frequentemente se permite segundo Hillner (op. cit.), muito antropomorfismo. Assim, é comum supor-se que o animal forma hipótese, testa estratégias, otimiza ganhos, calcula probabilidades, etc., e, para que qualquer dessas suposições ganhe plausibilidade, basta que se lhe dê representação fisiológica ou matemática. Neste ponto o leitor pode ver que nos reaproximamos de Descartes – coisa em que eu próprio já incorri em meu livro sobre o mundo psicológico das formigas, e de que agora busco penitenciar-me –: não conseguindo explicar o comportamento em termos de mecanismos de ciência natural aceitáveis, voltamos a utilizar princípios que lembram a alma racional do filósofo, ressuscitada. Argumento, não que os animais e os seres humanos não fazem essas coisas, mas sim que – concordando, nisto, em parte com Skinner (1977) – se o fazem, essas coisas são, tanto quanto o seu fazer motor, fenômenos também a serem explicados, antes que tão somente explicações últimas em si mesmas.

A análise acima leva, pois, a este ponto: o condicionamento já não é, correntemente, encarado como um princípio explicativo, mas como um fenômeno multideterminado, ele próprio necessitado de explicação em termos de fenômenos

unitários mais básicos. E esse também me parece ser o caso dos processos cognitivos, ou, mesmo, dos que o movimento da análise experimental do comportamento, que se diz antiteórico, tende a postular ou inferir para explicá-los: os processos de discriminação, generalização e reforçamento. A alternativa que me parece correta, ao tentar-se a substituição do princípio do condicionamento, não está em abandonar o terreno da ciência natural a favor de fenômenos meramente supostos ou, até, inexistentes, para servirem de explicação. Isso constituiria violação de uma regra que me parece importante para a ciência natural: a de que seus princípios devem corresponder a descobertas, a fenômenos realmente existentes, e, não, a ficções, a invenções (Cf. Galvão, 1980). O que me parece necessário é realizar uma análise dos fenômenos que os princípios de ciência natural já descobertos – o princípio do reflexo e o do padrão fixo de ação – não conseguem explicar, para ver que atributos caracterizam esses fenômenos, e que outros mecanismos no sentido de fenômenos efetivamente existentes e básicos, poderiam gerá-los.

Penso que o apresentado acima basta para demonstrar a insuficiência da atual abordagem experimental do comportamento e a necessidade de reformá-la. Passarei, agora, a indicar como me parece que se possa, ou até, que se deva, fazê-lo. Mas, para fazê-lo, faz-se mister, preliminarmente, estabelecer com propriedades a natureza essencial dos fenômenos psicológicos.

CONSIDERAÇÕES ACERCA DO QUE CONSTITUI O TRAÇO DISTINTIVO DE QUALQUER FENÔMENO PSICOLÓGICO. FORMULAÇÃO GERAL DO OBJETO DA PSICOLOGIA

O empreendimento acima referido não parece fácil de ser realizado se se considera que a variedade dos fenômenos a contemplar é muito grande, como o é também o número e o tipo de abordagens que eles têm recebido. Julgo que a busca será facilitada se a consideração for inicialmente restringida. Optando por essa estratégia, é natural que minha escolha recaia novamente, para essa restrição, sobre a área dos estudos experimentais do comportamento, quando mais não seja, para poder aproveitar imediatamente, na nova tarefa, a análise feita precedentemente. De fato, da consideração dessa área parece nascer diretamente uma questão que talvez seja útil para nos guiar em nossa busca da essência dos fenômenos psicológicos. Vejamos como surge e qual é essa questão.

Na análise realizada, conforme se viu, apontou-se que os biólogos e os psicólogos, em virtude de terem formação e interesses diferentes, acabaram por submeter o campo de estudos do comportamento a uma partilha. Por essa partilha pas-

sou a caber aos biólogos, praticamente de modo exclusivo, a investigação do comportamento inato, e aos psicólogos, a dos comportamentos adquiridos. Ora, como apenas os biólogos conseguiram ter êxito em sua busca de fenômenos naturalmente ocorrentes para servirem de explicação para o comportamento, encontrando-os na forma dos mecanismos, hoje reconhecidos como, indubitavelmente, princípios de ciência natural, do reflexo e do padrão fixo de ação, caberia indagar: que há de peculiar nos atos adquiridos, ou nas modificações de comportamentos inatos assim julgadas, que as tornam inexplicáveis em termos de tais princípios já consagrados, e, portanto, necessitados de um enfoque especial – o da psicologia?

A resposta que encontro para esta questão (Cunha, 1985a, 1986b) é a seguinte: tais atos – como, por exemplo, empinar as orelhas, abanar a cauda e latir, apresentados por um cão quando se torna audível o barulho do motor de determinado automóvel; dirigir-se uma vez por um caminho de meandros até um ponto na beira de um rio onde está uma aguada, ou deixar a manada e permanecer, mugindo a espaços, diante de curral onde ficou retida a cria dessa rez; ou, ainda, no caso de ser humano, chorar diante de uma caixa de jóias encontrada vazia, encher-se de ternura à vista de uma mecha de cabelos, escalar o Monte Everest, conduzir uma bola por chutes repetidos, driblando outras pessoas, cantar, gesticulando, ante um microfone, escrever determinada poesia num papel – não parecem poder ser explicados nem pela construção anátomo-fisiológica e condição hormonal do organismo nem pela natureza dos objetos e dos estímulos sobre ele atuantes, no momento em que apresentados, como o seriam os reflexos descritos pelos fisiólogos e os atos instintivos descritos pelos etólogos. Nessas condições, ao serem vistos desacompanhados de uma noção de suas causas, tais atos adquiridos aparentam ter, como atributo mais marcante, um caráter aparente de gratuidade e arbitrariedade.

Não apenas tais atos externamente observáveis têm esse atributo marcante. Têm-no, também, muitas outras “atividades” – no sentido amplo de coisas que um organismo ou, pelo menos, o ser humano “faz”, ainda que apenas observáveis diretamente só pelo próprio agente, como pensar, desejar, perceber ilusória ou veridicamente, temer, abster-se de agir, introspeccionar, vale dizer todos os demais fenômenos psicológicos que não o comportamento exteriormente observado. E, para conceder que o têm – é preciso deixar claro – não é absolutamente necessário considerar essas “atividades” ao modo behaviorístico, na acepção corrente desse termo, isto é, como “comportamentos implícitos” no sentido de movimentos musculares interiorizados e de intensidade esmaecida, como o pensa Skinner (1959). Quando ocorrem, esses fenômenos têm, à luz da construção anátomofisiológica do organismo e da natureza dos estímulos sensorialmente atuantes no momento, a

mesma aparência de gratuidade e arbitrariedade que têm os atos não reflexivos nem instintivos, e esse fato não será alterado ainda que se lhes conceda, como o fazem várias correntes de psicólogos, uma natureza específica e não redutível ao comportamento físico dos behavioristas estritos. Agora, que fazem os psicólogos, quer sejam behavioristas, quer sejam psicanalistas, fenomenólogos ou humanistas existenciais, quando intentam retirar a estes fenômenos o caráter aparente de gratuidade e arbitrariedade, e torná-los inteligíveis e explicados? Eles os tomam, a meu ver, como manifestação devidas a uma história peculiar de interações de organismo individual com seu ambiente, vale dizer, como devidos a uma experiência particular. Chego, desta forma, à seguinte proposição geral: *a psicologia é a ciência que estuda os fenômenos do organismo em cuja causação se manifesta a intervenção de uma história de estimulação, ou experiência, individual.* A importância maior que é emprestada ao homem nessa ciência vem, não só da maior variedade de fenômenos aparentemente gratuitos e arbitrários que, com relação a outras espécies, a espécie humana manifesta, mas também do fato de que o ser humano, à diferença dos demais animais, costuma fazê-lo de um modo que também é comumente único e individual. De fato, freqüentemente cada indivíduo humano não apenas exhibe grande variedade de atos gratuitos e arbitrários, na forma como foi acima indicada, como também constitui, por seus projetos, seus valores, seu estilo de vida, um absurdo particular, uma espécie de culminação biológica da gratuidade e da arbitrariedade.

Deve-se notar que a proposição acima mencionada não implica em opor a psicologia à fisiologia, à etologia e à biologia. Implica, apenas, em dar à psicologia um objeto suficientemente específico para diferenciá-la das demais ciências, mesmo relacionadas. Assim, não me parece correto dizer que a psicologia, porque lida com manifestações que se libertaram à determinação pura e simples dos estímulos, começa ali onde termina a fisiologia, a etologia ou a biologia: pois, de fato, onde termina a fisiologia, a etologia ou a biologia num organismo, senão na morte do indivíduo? Ao contrário, psicologia, a meu ver decorre, e é a expressão, de uma fisiologia que envolveu, no curso de filogênese, expressamente para lidar adaptativamente com a experiência individual. Quanto à relação da psicologia com a etologia, trata-se de uma relação entre parte e todo. De fato, se a etologia é o estudo biológico do comportamento, e o estudo do comportamento requer, para certos fenômenos de muitas espécies animais, uma psicologia, ela não pode aspirar a ser completa sem uma psicologia (Cf. Cunha, 1983, para uma extensão desta discussão relativamente às relações entre a psicologia e a etologia).

FORMULAÇÃO DE UMA INTERPRETAÇÃO GERAL DO COMPORTAMENTO ABRANGENTE DE ALGUNS NOVOS PRINCÍPIOS EXPLICATIVOS DO FENÔMENO PSICOLÓGICO

No tópico anterior chegou-se a uma formulação do objeto da psicologia que me parece ao mesmo tempo suficientemente específica para distinguir a investigação psicológica da de outras ciências e suficientemente ampla para abranger os vários fenômenos particulares que cada corrente investigativa da psicologia privilegia em seu tratamento. É soado o momento, então, de elucidar os princípios básicos, no sentido de formativos e constitutivos do fenômeno psicológico, demonstrando sua existência e seu modo de operação. Antes, porém, é necessário situá-los, com outros princípios, numa interpretação geral do comportamento na aceção ampla de atividade, manifestação ativamente determinada. É para uma formulação sucinta de tal interpretação que me volto nos parágrafos seguintes.

Segundo o meu modo de ver, o comportamento é função de várias ordens de fatores que integram o que denomino uma situação de comportamento. Esses fatores compreendem:

a) Uma demanda (ou, por vezes, mais de uma demanda) sendo executada por um organismo mediante operações de comportamento;

b) Mecanismos de respostas, inclusive os que constituem tendências de um organismo, resultantes do fato de ser ele membro de determinada espécie, portanto, fruto de um particular conjunto de pressões seletivas desde tempos consideravelmente remotos. Esses mecanismos representam o que se poderia considerar uma como que ad-inerência (termo que será mais adiante definido) estrutural dos ambientes evolucionários da espécie ao organismo;

c) Estados momentâneos do organismo, inclusive um ou mais estados responsáveis pela demanda em execução;

d) Estímulos de um ambiente físico presente, sensorialmente estimulantes do organismo, num momento considerado;

e) Ambientes ad-inerentes (termo a ser definido) ao organismo, e que representam o produto histórico de interações do organismo com os seus ambientes específicos no passado;

f) Uma inércia regulativa, representada por uma tendência do organismo a ceder o controle do comportamento a fatores de experiência passada; e

g) Um ambiente ad-inerente particular, reintegrado pelos estímulos da cena presente e implícito na operação de demanda que está sendo executada.

Antes de prosseguir, devo dizer que um organismo é por mim concebido como um sistema evolucionariamente estabelecido de estruturas, de tendências de

resposta, de estados de normas e de mecanismos, a exhibir, sempre, um processo de concretização de tendência ou demanda. Esta concretização tem em vista atingir determinados estados ou normas desejados (ou definidores das tendências do organismo), e mobilizam os mecanismos de resposta e estruturas, colocadas em relação com um ambiente externo, freqüentemente. O próprio organismo não passa de um sistema de relações internas-externas, constituído internamente por esses mecanismos, tendências, estados, e caracterizado externamente por estar sempre em busca de certos estados valorizados, de certas condições demandadas, ou normas.

Um organismo psicológico é um organismo que, em adição ao que foi apontado para os organismos em geral, se apresenta como uma entidade histórica e "historial". Histórica, no sentido de que fruto de condições antecedentes, e "historial", no sentido heideggeriano de instituidor (ao menos em parte) de sua situação. O organismo psicológico é um organismo que apresenta mecanismos envolvidos especialmente para o fim de lidar com a experiência propriamente individual de maneira adaptativa (não obstante a falha por vezes representada por fenômenos patológicos), isto é, de maneira que possa utilizar sua experiência individual para regular adaptativamente seus intercâmbios com o ambiente.

Como cada organismo está situado num ponto particular e único do fluxo de acontecimentos que constituem o ambiente, cada organismo é submetido a um fluxo particular e único de acontecimentos. Se ele possui mecanismos para registrar em seus próprios termos esses acontecimentos, pode, por sua vez, pelos acontecimentos por que tiver passado, exercer uma parte dos efeitos que novos ou antigos ambientes poderão vir a ter posteriormente sobre ele; por aí, esse organismo constituirá para si mesmo um espaço de comportamento com características especiais, ou melhor dito, estabelecerá para si mesmo uma situação de comportamento que é única, individual e irreprodutível. Um organismo psicológico é, portanto, um organismo capaz dessa realização: de criar para si mesmo um ambiente único de comportamento, diferente do ambiente físico à sua volta, graças a seus mecanismos de resposta, a suas estruturas corporais, a suas tendências e estados, e, especialmente, aos mecanismos que lhe permitem registrar em seus próprios termos os efeitos de ambientes passados e de utilizá-los para regular o comportamento adaptativamente (o mais das vezes) num momento posterior.

Um organismo está sempre atuando regulatoriamente a X, que é um estado ou condição demandada. A maneira como o organismo se acha evolucionariamente construído é que determina quais estados ou condições poderão entrar no controle do processo de demanda, e em que ordem de prioridade. Assim, por exemplo, para a maioria dos animais, a demanda de oxigênio, implícita no processo respiratório, tem, em igualdade de condição de carência, absoluta prioridade

sobre a demanda de alimento e de parceiro sexual. Quando um estado ou uma condição são colocados no controle da demanda, é acionado um processo de operar regulativamente mediante o comportamento, não apenas no sentido de movimento exteriormente observável, mas também na forma de atividades outras do organismo, como fenômenos fisiológicos, e fenômenos como pensamento, associação, imaginação, etc.

Diz-se que um organismo está executando um processo de demanda se se pode demonstrar objetivamente em sua atividade a atuação de um objeto-objetivo. Utilizo o termo objeto-objetivo no mesmo sentido dado ao termo por Tolman (1932, 1958). Pode-se, conforme o mostrou Tolman, provar objetivamente a operação de um objeto-objetivo no comportamento demonstrando-se que: a) um comportamento varia até que uma determinada condição ou determinado objeto sejam atingidos pelo organismo; b) a supressão desse objeto ou condição faz cessar o comportamento; e c) variações na posição ou em atributos desse objeto ou condição são acompanhadas de variações correlatas no comportamento.

Freqüentemente, para um organismo comum, a demanda que será levada ao controle de uma operação de comportamento será estabelecida por um desvio entre os estados ideais, ou normas, do organismo e um estado vigente. Afastamento das condições ideais, estabelecidas na história evolucionária da espécie, para temperatura, salinidade, condição hídrica, etc., estão envolvidos na criação de demandas para muitos organismos. O comportamento então executado pode ser resultado de uma programação embutida, por assim dizer, no organismo. Isto é, o organismo pode ser dotado de mecanismos que operem automaticamente toda vez que há determinado afastamento de uma norma desejada no sentido de restabelecer a norma. Suar, sob temperatura elevada, constitui exemplo de tal execução automática.

O organismo psicológico não foge a essa regra, mas, em seu caso, freqüentemente a operação regulativa no sentido de realizar uma tendência ou demanda envolve a intervenção de fatores ou mecanismos que utilizam uma experiência propriamente individual.

A mediação de fatores de experiência de um animal, acima mencionada, é facilmente verificada. Assim, por exemplo, todo criador de gado sabe que, quando leva um rebanho bovino para um pasto novo, deverá observar, primeiro, uma perambulação dos animais, mais ou menos a esmo ou sem muita ordem, por várias partes desse pasto. O criador freqüentemente diz que o gado está familiarizando-se com o pasto e como que aprendendo onde está a água e onde há melhores condições de pastejo. Mais tarde no dia, depois de haver pastado, pode-se observar que os animais se aproximarão da aguada, e que, subsequente, o farão mediante um comportamento cada vez menos errático, no sentido de que pode conduzir

bastante diretamente à aguada de qualquer ponto de onde se locomovam na pastagem. O fechamento de uma aguada e abertura de outra noutra local acarreta, geralmente, uma oscilação nas rotas tomadas, freqüentemente com persistência da ida aos antigos locais por alguns dias, e, depois, progressivamente, uma nova regularização das idas até a aguada no novo local. A oscilação desaparece para dar lugar a um comportamento de encaminhar-se para a aguada que é o mais curto e o mais sem esforço possível, qualquer que seja o ponto onde a manada esteja localizada.

Parece razoável supor que é a privação de água que assume certo valor crítico ou liminal em dado momento do dia que tende a colocar a demanda de água no controle de uma operação de comportamento de bovinos individuais. É possível que outras demandas entrem em competição com esta pelo controle da operação de comportamento a ser realizada. Assim, por exemplo, é manifesto, pelo comportamento do bovino, que ele apresenta tendência a permanecer junto da manada, circunstância que facilita o fechamento da manada no curral e dificulta a apartação de animais individuais. Sendo assim, pode acontecer que um animal individual tolere a sede a um ponto em que não a toleraria se estivesse, já, perto ou junto da água, pelo simples fato de que outros animais situados em sua proximidade continuem a pastar. O observador experiente poderá até ver na interrupção freqüente do pastejo de um animal particular, seguida do levantamento da cabeça e mirada na direção da aguada e, mesmo, num posicionamento mais distante do que o usual desta rez com relação à manada, uma indicação de sua sede montante. É razoável supor que, com o tempo, a sede ganhe valor capaz de suplantar o que está mantendo a demanda gregária no controle do comportamento e que o animal por fim se encaminhe para a aguada (não, por vezes, sem lançar, antes, um mugido, como costuma fazer quando é forçado a permanecer ausente do rebanho). Nessa ocasião, é possível que outros animais, na mesma situação, passem a acompanhá-lo.

É manifesto que a sede apenas leva o animal ao local da aguada pelo fato de que esteve algumas vezes conectada com a presença da água nesse local e foi, ali, saciada. Acredito que, assim como, nas proximidades da aguada, uma trilha especial ou a presença de uma moita de bambus permite ao animal orientar-se na direção correta da aguada, o animal também encontrará, desde seu ponto de localização na pastagem, e entre ele até a aguada, um caminho capaz de orientá-lo até lá na seguinte forma: a presença da aguada é revelada, digamos, pela moita de bambus. A moita de bambus é discernível e divisada, digamos, desde o pé de uma palmeira, e a palmeira é, por sua vez, discernível e divisada desde o alto de uma colina o alto de uma colina é o ponto onde o animal agora se encontra. Desde que

a sede compareça e ganhe o controle da execução de demanda, este caminho tenderá a ganhar destaque sobre os demais elementos da paisagem. Cada parte do caminho passa a assumir como que valor de demanda por essa conexão como o objeto-objetivo, e passa a controlar o comportamento do animal como se cada aspecto do caminho fosse, ele próprio, um pouco água. Seria como se a água, através de um sistema de vasos comunicantes representado pelo caminho, estabelecesse contato com o animal e o puxasse ou movesse desde lá onde ela está. O animal que se dirige da colina até o pé da palmeira e desta até a moita fica efetivamente sob o controle do objeto-objetivo, como pode ser visto quando se troca, por uns dias, a aguada de lugar. Ele não se dirige à aguada pura e simplesmente porque tem, desde onde está, um caminho disponível até ela. Esse trajeto apenas se torna um caminho para a aguada quando o animal está sob o controle da demanda de água.

Acredito que esta visão do comportamento motivado não causará muita estranheza ao leitor que esteja familiarizado com o sistema psicológico de E. C. Tolman (1932, 1958), exceto pelos mecanismos novos aí apontados e que julgo haver descoberto, representados pelas expressões “ad-inerência do ambiente ao organismo”, “reintegração de um ambiente de ad-inerência” e “inércia regulativa”. O que nos falta apontar é a que vêm esses mecanismos novos, na interpretação mencionada, e pelos quais procuro retificar, reformar e completar o sistema conceitual daquele psicólogo.

No ensaio que se segue, confinarei, por limitação de espaço, minhas tentativas de ilustrar e demonstrar os princípios mencionados ao campo do comportamento, sobretudo o do comportamento animal, onde posso contar com dados experimentais próprios. Acredito que a boa vontade e a inteligência do leitor possam, ao ler este ensaio, suprir a lacuna através da consideração de como outros fenômenos psicológicos – o mundo vivido, os fenômenos introspectivamente aprendidos, os fenômenos existenciais e os psicopatológicos, enfim, qualquer fenômeno que vem sendo um objeto de cogitação importante para alguma corrente ponderável da psicologia científica – poderiam, eventualmente, ser entendidos à luz dos princípios propostos. E espero, eu próprio, ter a oportunidade de voltar minha atenção para essa tarefa, futuramente.

PROPOSIÇÃO DE NOVOS PRINCÍPIOS DE CIÊNCIA NATURAL PARA EXPLICAR O FENÔMENO PSICOLÓGICO

O mecanismo da ad-inerência do ambiente ao organismo é o que permite a um organismo registrar, em seus próprios termos e na forma de um organismo modificado, os efeitos de um ambiente particular a que seja exposto. Esse princípio era denominado, em meus escritos precedentes (Cunha, 1985a e 1986b) "ajustamento funcional, ou psicológico, do organismo a seus ambientes alterados". Redenomei o conceito por ter verificado que o sentido específico que eu lhe pretendia emprestar acabava, na compreensão dos meus leitores, sendo deslocado pelos significados e, até, conotação valorativa que estão associados ao termo "ajustamento" na linguagem corrente e nas pesquisas biológicas e psicológicas tradicionais.

Para demonstrar o fenômeno da ad-inerência do ambiente ao organismo tenho recorrido (Cunha, 1985 a 1986b) aos dados do experimento relatado sucintamente a seguir. A utilização repetida deste exemplo decorre apenas do fato de ele ser particularmente conveniente para mostrar o fenômeno, e, não, de sua essencialidade para a demonstração. Muitos outros dados experimentais em minha obra sobre o mundo psicológico das formigas (Cunha, 1980) – infelizmente, escrita em época em que ainda não eram claras, como atualmente o são, para mim, suas implicações para uma reforma e complemento do sistema psicológico de Tolman – serviriam ao mesmo fim. Acredito que exemplos humanos que pudessem ser empregados para esse objetivo são, também, facilmente encontráveis, e eu mesmo, nos textos citados, já referi alguns. No experimento acima mencionado, mechas de

No experimento acima mencionado, mechas de algodão com querosene eram colocadas nas proximidades de uma trilha de formigas *Nylanderia fulva* Mayr, 1862, em três pontos diferentes do terreno. A colocação acarretava, nas formigas, várias modificações de comportamento com respeito ao comportamento até então apresentado: marcha ondulante, retornos parciais, desvios de trajetória, atividade antenal intensificada, etc. Com o tempo essas modificações amainavam, e, por fim, desapareciam, de tal modo que o cortejo linear de formigas pela trilha reassumia a aparência monótona, estereotipada, apresentada antes da colocação das mechas. Nesse momento, retirei das proximidades da trilha duas das três mechas. A consequência dessa intervenção foi que as modificações de comportamento vistas na fase anterior do experimento reapareceram, mas apenas nas proximidades dos locais de retirada. Com o tempo, também essas modificações amainaram e, por fim, desapareceram. Pois bem, meu argumento básico acerca da existência de um fenômeno de ad-inerência dos aspectos alterados do ambiente decorre des-

ses fatos. Parece-me evidente que *é somente porque alguma coisa presente no ambiente se tornou ad-inerente a um organismo no sentido de que o modificou com as marcas específicas de sua presença que esse organismo pode reagir com modificações de comportamento tanto à ausência, ou supressão, dessa coisa, como também deixar de reagir com modificações de comportamento à sua continuada presença.*

Nota-se, pelos dados acima, que, a cada novo encontro com um dado aspecto alterado do ambiente, o organismo se modifica menos, até ser atingido um valor crítico ou liminar a partir do qual o encontro deixa de ser mudança para o organismo, e a interrupção dos encontros, ao contrário, é que passa a constituir um evento mudado. Ora, para que isso aconteça, é necessário que o organismo reaja, em cada encontro, não aos estímulos do ambiente em si mesmo, mas à relação de semelhança e diferença que ele apresenta para com o ambiente precedente. Melhor dito, como esse ambiente anterior, logicamente, já não existe, a relação em causa deve ser estabelecida com o que quer que seja que, no organismo, o representa, isto é, com o ambiente ad-inerente correlacionado. Dessa forma, não se poderá saber que implicações terá uma alteração no ambiente para um dado organismo sem saber primeiro como essa alteração se relaciona com os aspectos aos quais o organismo já se expusera e que se lhe ad-ineriram. E não se poderá dizer de antemão o que é um dado organismo, como tendência para respostas, sem conhecer o que, de meios precedentes, ele traz em ad-inerência. O organismo e os seus ambientes formariam, assim, um sistema de transformação solidárias, e só por uma liberdade de expressão, ou como um recurso didático de exposição, poderíamos falar de ambiente e de organismo como se fossem entidades separadas, ali onde houvesse o fenômeno da ad-inerência do ambiente ao organismo.

Os mecanismos da inércia regulativa e da reintegração de um ambiente ad-inerente estão também atuantes neste experimento. Antes de mostrar onde e como atuam, forneço, deles, uma breve e talvez ainda inadequada definição.

O princípio da inércia regulativa se refere à tendência que o organismo psicológico tem de ceder o controle de seus atos a um ambiente passado, na forma como ad-inerido ao organismo, e de regular esses atos por tal ambiente.

O princípio da reintegração de ambientes ad-inerentes ao organismo se refere ao fato de o organismo se comportar, diante de um aspecto presente do meio, para com outros aspectos acompanhantes do primeiro aspecto no passado mas, no momento, ainda não sensorialmente atuantes, como se já estivessem presentes e atuantes. A reintegração pressupõe uma comparação entre um fragmento do ambiente presente e, pelo menos, um ambiente ad-inerente do qual o fragmento em questão, ou elementos dele, fez parte integrante, no passado.

Voltemos, então, ao experimento com as mechas para verificar onde, nos dados, se manifesta a operação dos mecanismos de inércia regulativa e de reintegração de aspectos de um ambiente de ad-inerência.

Quando é suprimida de junto da trilha uma mecha que já estava ali havia algum tempo, encontra-se que as formigas que se acercam da região alterada o fazem como se a mecha retirada ainda estivesse presente, até o momento mesmo em que, pelo trajeto feito, deveriam encontrá-la. Nesse ponto a marcha é interrompida, como se algo detivesse as formigas. Mas, certamente, não é a ausência da mecha, fisicamente considerada, que tem esse resultado: uma ausência não constitui estímulo, e se o vazio do local o faz, não deve ser por sua estimulação que a marcha das formigas se interrompe neste ponto. Com efeito, a supressão da mecha apenas devolve a este ponto do local próximo da trilha o aspecto que outros pontos do terreno possuem, pontos esses nos quais as formigas não interrompem sua marcha (Este fato, aliás, refuta a interpretação das modificações de comportamento das formigas em termos de conceitos da Análise Experimental do Comportamento, como seria a suposição de que as mechas, antes de serem suprimidas, já se haviam tornado estímulos discriminativos e/ou reforçadores condicionados para a marcha nas duas direções). Na verdade, a presença das mechas em si mesma não é necessária para a marcha, pois a trilha se estabeleceu antes das mechas, e, por um tempo, podia ser interrompida pela colocação das mechas. Portanto, o que provoca a interrupção da marcha tanto pode ser a presença como a ausência de uma mecha, não em si mesma, mas na medida em que a presença ou a ausência constituem alteração de uma situação na qual as formigas vinham-se comportando com regularidade. Portanto, uma discrepância do ambiente presente com respeito ao ambiente prévio está conectada com a interrupção da marcha, e uma congruência do ambiente presente com respeito ao meio precedente está ligada a uma continuação da marcha. Na verdade, em qualquer dos casos as formigas continuam andando até o ponto onde um aspecto do meio seria normalmente encontrado, como se ele lá estivesse de fato. No caso, esse aspecto é uma mecha, mas poderia ser o alimento, ou o ninho, conforme a direção da marcha. A retirada desses objetos apenas teria efeito depois que fosse atingido o local onde eles deveriam ser encontrados. O que se passa, então, é que o comportamento das formigas apresenta uma *inércia*, no sentido de ser o mesmo comportamento que vinham apresentando para com um ambiente prévio, até que surja um aspecto do ambiente presente que seja diferente desse ambiente prévio. Em outras palavras, o que estes fatos mostram é que, se cada parcela do ambiente existente antes de ser encontrada uma alteração é suficiente para promover o comportamento preexistente é porque essa parcela do ambiente encontrado é similar o bastante ao ambiente anterior para fazer que opere

como se todo esse último ambiente estivesse presente: logo, porque o reintegra, porque o põe em operação, a partir do fragmento encontrado. O organismo reage para com aspectos do meio antes que eles efetivamente tenham sido encontrados (esse fato foi bem demonstrado no experimento dos sopros, referidos no início deste escrito). O comportamento se apresenta, assim, como pré-ajustado, pré-regulado, ou seja, determinado por uma causa inercial que se encontra em seu passado, ou, melhor – como o passado logicamente já não existe – na modificação orgânica que o representa no momento presente.

Deve-se notar que a reintegração de um ambiente de ad-inerência é o processo que mobiliza a inércia regulativa em certas condições de realização de demanda. Por exemplo, quando, escrevendo um texto sinto premência em consultar determinado termo em um dicionário que fica numa prateleira às minhas costas, imediatamente levo, de onde estou, sentado à escrivaninha, a mão para trás, no ponto onde me acostumei a apanhá-lo, e o trago para a frente da vista (que se trata de uma reintegração que o particular fragmento de um ambiente presente suscita se vê pelo fato de que não procuro apanhar o dicionário em questão da mesma forma quando estou noutro ponto do escritório, da casa ou da cidade, ainda que igualmente necessitado de consultar o significado de algum termo). A importância da demanda se vê pelo seguinte: se, por acaso, meramente deixo o braço pender, estando eu sentado à escrivaninha, e minha mão toca o volume na prateleira, o contato produzido me evoca – melhor, reintegra – o dicionário em sua inteireza. No entanto, não o apanho. É que, neste caso, o dicionário não se relaciona ao processo de demanda que é executado no momento.

Na verdade, não é só a entrega do controle do comportamento a um ambiente reintegrado que depende de mobilização por parte de processo de demanda. Também depende desse processo aquilo que, do ambiente passado, será reintegrado a partir de estímulos sensorialmente atuantes na situação presente. Assim, a mesma impressão visual causada por uma cadeira mais provavelmente será percebida como uma oportunidade para repouso por parte de uma pessoa cansada, do que como um objeto removível, resistente e utilizável como um projétil, ao passo que exatamente o oposto tenderia a ocorrer no caso de uma pessoa truculenta que experimentasse essa impressão num momento em que estivesse, irada, em meio a uma briga. No entanto, ficarei, no presente texto, apenas na menção desses outros fenômenos, implícitos na dependência e na comparação acima mencionadas, deixando sua demonstração e análise para outra ocasião. Apenas para terminar este tópico, devo mencionar que o princípio da reintegração de um ambiente de ad-inerência está atuante no comportamento humano ali onde esse comportamento parece profético e selecionado com vistas a um alvo futuro. Na verdade, tal compor-

tamento é simplesmente re-integrativo. Por exemplo, vamos para um certo calor ao estender a mão para uma chama, e vamos para uma frialdade, dureza e caráter destacável do substrato antes mesmo de segurar um copo no ato de erguê-lo. Na verdade, não fosse pelos fenômenos da ad-inerência, da inércia e da reintegração, nosso mundo não passaria de impressões móveis sem significado, localizadas estritamente no aqui e agora, sem passado, sem futuro, sem distâncias, sem presenças e sem ausências.

Penso que vale a pena mostrar a operação dos novos princípios propostos em mais uma situação experimental, onde essa operação assume outras facetas reveladoras. Isso servirá, acredito, para mostrar a complexidade dos fenômenos que a ação destes princípios determina, e de que modo essa ação pode ser desentranhada dos dados.

Num de meus experimentos, até aqui apenas parcialmente divulgados (Cunha, 1985b e 1985c), eu colocava, sobre uma trilha, roletes de grafite dos usados em lapiseiras como um modo de estudar os efeitos que obstáculos teriam sobre a orientação de insetos individuais. Os roletes tinham 1.5mm de diâmetro, e um de dois comprimentos – 6 mm ou 20 mm – e eram colocados, um por vez, em uma de duas maneiras: obliquamente ou, então, perpendicularmente, por seu comprimento, com relação à trilha. A figura 1 ilustra tanto a situação experimental como os principais resultados obtidos.

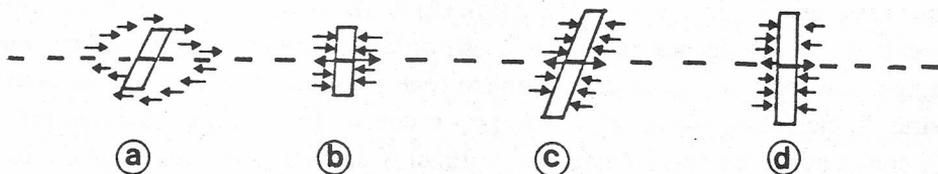


Figura 1 – Ilustração das disposições e tamanhos de roletes empregados em um estudo sobre a orientação de formigas (*Nylanderia fulva*) e representação esquemática dos resultados obtidos. A linha pontilhada representa a trilha e as setas de mesmo sentido representam posições sucessivas de uma mesma formiga.

Os resultados, descritos sumariamente, foram os seguintes: Diante da colocação e tamanho ilustrados no desenho "a", cada formiga, ao chegar às imediações do grafite, se orientava para o lado menos bloqueado da rota até chegar junto à extremidade mais afastada do objeto, contornava-o pelo espaço vazio de demarcações e retomava a trilha, sem mudar a direção de sua progressão geral. O resultado dessa intervenção experimental, portanto, consistiu na adoção de uma trajetória que implicava em compromisso entre a manutenção da orientação prévia e a evitação do obstáculo. Como consequência dessa ação, notada em cada formiga individual, a trilha passou a apresentar uma divisão em marcha para o ninho, outra, pelas em marcha para o alimento. O objeto funcionava, nesse aspecto, com relação ao movimento dos insetos, ao modo de um "divisor de águas".

Já diante dos roletes longos, colocados perpendicular ou obliquamente em relação à trilha (desenhos "c" e "d", na Figura), e diante do rolete curto, colocado perpendicularmente ao fluxo (desenho "b", na Figura), cada formiga individual, ao chegar a alguns milímetros do rolete, estacava, às vezes recuava 1 milímetro ou , de marcha-à-ré, e, sem mudar muito sua orientação corporal, andava de lado, oscilatoriamente, ora para a direita, ora para a esquerda da trilha, frontalmente voltada para o rolete e sem tocá-lo, até que, num dado momento, geralmente quando novamente sobreposta, por seu eixo longitudinal, à trilha, subitamente escalava o objeto e o transpunha.

A discussão desses resultados que figura em uma das comunicações acima citadas (Cunha, 1985 c) é bastante curta, por isso me permito reproduzi-la aqui. Esses resultados "indicam a existência, nesses insetos, das seguintes tendências: (1) A manter a direção prévia do eixo corporal (pois a formiga anda de lado, muitas vezes, mas voltada para o obstáculo); (2) A não se afastar muito da rota prévia (mostrada em oscilações alternadas à esquerda e à direita); (3) A mudar, com o tempo, seu relacionamento com o objeto (que passa gradualmente de obstáculo a parte do caminho); (4) A depender, para o desenrolar do comportamento prévio, da continuidade da apresentação dos estímulos da situação anterior (pois o interrompe ou reenceta conforme estejam presentes ou ausentes esses estímulos, e o orienta, quando confrontada com rotas alternativas, na direção do meio que melhor preserva a situação antiga). Dessas tendências, apenas (4) parece poder ser interpretada sem ambigüidade considerando-se as reações ao obstáculo como modificações de comportamento devidas à supressão de estímulos discriminativos e reforçadores condicionados em uma cadeia de comportamentos operantemente fortalecida. Essa interpretação não parece explicar a forma inicial das modificações nem sua evolução temporal".

Realmente, como entender que o rolete provoque maior deslocamento da rota prévia quando colocado obliquamente sobre a trilha do que quando colocado perpendicularmente sobre ela? Talvez dizendo que há aos lados do rolete no primeiro caso mais estímulos discriminativos da marcha do que no último caso, e isso parece possível. Mas, como explicar que a formiga jamais acabe por entrar em contato físico com o rolete curto, quando disposto obliquamente sobre a trilha, e o faça quando esse rolete está disposto perpendicularmente ao caminho? E como explicar, também, que a formiga entre em contato físico com os roletes de maior comprimento – e isto, deve-se notar, sem reforçamento capaz de explicar, nos termos dessa interpretação, aproximações sucessivas? Nossa incompreensão aumenta ainda ao considerar que, nos casos em que a formiga faz esse contato, o rolete é maior e certamente mais efetivamente estimulante, e, portanto, deveria, segundo essa interpretação, dar lugar a uma condição aversiva mais avantajada, como suposto supressor de estímulos discriminativos e/ou reforçadores condicionados numa cadeia de comportamentos operantemente fortalecidos, do que o faria um rolete menor.

Na minha visão, as tendências (1) e (2), acima, expressam a atuação, na formiga, do que denominei, atrás, inércia regulativa. A tendência (3), neste estudo, parece uma consequência do fenômeno descrito como ad-inerência: a permanência oscilante diante de um objeto que constitui uma alteração em um ambiente ad-inerido anteriormente ao organismo é uma condição apropriada para transformar esse objeto em uma não-alteração posterior. A tendência (4), finalmente, é indicativa do fenômeno da reintegração de um ambiente de ad-inerência. Mais explicitamente indicada, minha interpretação dos resultados deste estudo é a seguinte. O fato de a formiga se deter diante do rolete de grafite atravessado sobre a trilha é devido ao encontro de um aspecto do ambiente presente que não corresponde aos aspectos do particular ambiente passado no controle regulativo do comportamento. O comportamento, ou se orienta para com os aspectos da situação que mais preservam os aspectos da situação prévia, ou – onde a falta ou a preservação dos aspectos prévios é igual de ambos os lados – se interrompe porque o ambiente ad-inerente no qual se desenrolava é suprimido, interrompido, à sua frente. O comportamento oscilatório verificado diante do objeto interferente parece ser uma consequência da tendência que tem o organismo de persistir em sua operação de demanda prévia, uma vez iniciada, e enquanto não surge novo estado, capaz de substituir o estado (ou tendência) que estava, até então, no controle da operação de demanda realizada (Por exemplo, a uma formiga que, suponhamos, tivesse livrado apenas parte de sua carga de alimento no ninho, carga essa obtida em trajeto anterior, e que, por

isso, se encontrasse ainda com o gáster semi-repleto de alimento, e estivesse algo tendente a retornar ao ninho, poderia acontecer que, deparando o rolete, em seu trajeto rumo ao alimento, passasse a retornar, ao invés de persistir oscilando frente ao obstáculo e expondo-se sensorialmente a ele de modo repetido). Persistindo em sua orientação prévia, ou tornando um objeto discrepante do ambiente de ad-inerência também ad-inerente a seu organismo, a formiga acaba por recuperar, além ou ao lado dos roletes, o mesmo ambiente que estava no controle regulativo de sua operação de demanda, que, então, é retomada.

Penso que, depois desta análise, será mais fácil ver, não só a função dos fenômenos apontados neste escrito como estando na raiz dos fenômenos psicológicos, como também a dos estímulos presentes e sensorialmente ativos, com respeito à atividade do organismo. Começarei por estes últimos.

A função dos estímulos numa seqüência de comportamentos psicologicamente mediada é mais episódica do que geralmente o supõem as teorias psicológicas, à exceção, talvez, por muitos aspectos, da teoria de Tolman (1932, 1958): é simplesmente pôr, ou, então, não pôr um determinado ambiente de ad-inerência no controle de uma operação de demanda. Mais exatamente, a função dos estímulos de um ambiente presente nessa seqüência é balisar e, ao mesmo tempo, apoiar ou, ao invés, infirmar a ação regulada por um dado ambiente de ad-inerência. Em outras palavras, cabe aos estímulos testar, passo-a-passo, para o organismo que se lança a aspectos reintegrados do meio, a congruência do meio reintegrado com o meio presente. Se a congruência for verificada, o comportamento regulado pelo meio ad-inerente prossegue um passo, ao agir o organismo para com o próximo aspecto do meio que os estímulos até então encontrados lhe permitem reintegrar, vale dizer, ainda antes que tal aspecto se manifeste estimulatoriamente presente. É por essa razão que a função dos estímulos presentes pode ser dita a de um balisamento: tais estímulos funcionam, na seqüência de comportamento psicologicamente mediada, antes como índices ou assinalamentos de uma rota em direção a alvos demandados, do que por suas propriedades físico-químicas excitatórias em si mesmas. Se a congruência entre o ambiente ad-inerente que regula a execução de uma demanda e o ambiente apresentado no momento, ao contrário do indicado acima, não for verificada, a execução será interrompida. Essa interrupção, quando ocasionada por estímulos que não constituem liberadores de reações instintivas mais específicas (por exemplo, respostas agonísticas, reprodutiva etc), constitui, para muitos animais, a condição desencadeadora típica de uma atividade intensificada, investigativa. Do resultado dessa atividade – que constitui um verdadeiro padrão fixo de ação, conforme entendido pelos etólogos – depende o curso da ação que será tomado: a retomada de demanda ou sua suspensão e troca por outra,

conforme a atividade exploratória possibilite ou não o reencontro de aspectos do meio, que reproduzem o ambiente de ad-inerência no controle da operação, ou a incorporação do aspecto alterado do meio nesse ambiente. Uma imagem, talvez, ajudasse o leitor a ver melhor qual é a função dos estímulos nessas seqüências de comportamento psicologicamente mediadas. Essa função é similar à de uma corda que alguém pode agarrar ou simplesmente usar como guia ao atravessar um rio por uma ponte estreita e balouçante, na escuridão. Nessa imagem, a escuridão corresponde à ausência sensorial, à não atuação, no momento, excitatoriamente, de aspectos do ambiente real à volta do organismo. A ponte corresponde a um ambiente passado, na forma como ad-inerido ao organismo: algo insubstituível para uma travessia necessária, e cujo encontro debaixo dos pés, a cada passo no escuro, depende do acerto ou desacerto com que o trecho anterior da corda agarrada lançou para uma parte ainda não experimentada da ponte, lançamento esse que tanto pode levar a pessoa à outra margem quanto ao fundo do rio. O fato de que não nos apercebemos comumente, nem da travessia, nem dos seus riscos, apenas atesta a eficácia adaptativa dos mecanismos envolvidos em ambientes familiares (pois, em ambientes estranhos – por exemplo, quando se trata de andar, pela primeira vez, sobre o gelo dos pólos, ou por um deserto de areia movediça, ou quando se trata de dirigir um automóvel pelo centro de uma cidade grande desconhecida na hora do “rush” – a história é diferente) e da naturalidade com que a eles nos entregamos. Não fosse por eventuais acidentes de percurso, em que nos pré-lançamos inocentemente para aspectos inexistentes do meio com resultados desastrosos, talvez não chegássemos, nunca, a reconhecer a operação desses mecanismos em nosso viver cotidiano. De fato, conforme o apontou Wertz (1985), depois de entrevistar vítimas de atos anti-sociais (tentativa de rapto e estupro, assalto, vandalismo etc.), todas davam por pressuposto, em seu comportamento, a continuidade do ambiente usual, não problemático, caracterizado por vizinhança confiável e convívio harmonioso, até serem vitimadas. Sentir-se uma coisa, experimentar uma frustração por se ver de repente, por seu despreparo e falta de vigilância, um objeto passivo e indefeso dos desígnios anti-sociais de outras pessoas, experimentar, durante o desdobrar mesmo do crime, uma incredulidade não apenas quanto ao que está efetivamente acontecendo, mas também ao fato de que está acontecendo justamente a ela, são outros testemunhos dessa atitude não tematizada de abandono e entrega a um ambiente de ad-inerência que preside nossos relacionamentos com ambientes costumeiros.

Deixar essa atitude é geralmente penoso e estressante, e o organismo regressa a ela tão logo lhe seja possível fazê-lo. Conforme o aponta Wertz, na obra citada, após o infausto acontecimento, a vítima adota, por uns tempos, uma atitude

desconfortável de alerta e vigilância para com o ambiente, onde pessoas até então de aparência inofensiva passam a ser encaradas com suspeita, a Polícia passa a ser vista como inoperante e conivente, e onde até vizinhos antigos perdem sua qualidade anterior de membros confiáveis de uma comunidade prestativa e solidária. O tempo, todavia, se encarrega – certamente através do processo que denominei ad-inerência do ambiente ao organismo – de devolver ao mundo fenomenicamente vivido – mas, talvez, nunca mais da mesma forma que precedentemente – seu caráter de natural, espontâneo, não questionado. E, por aí, a pessoa se torna de novo presa fácil, embora não tão fácil quanto antes, de novos atos anti-sociais.

Se os fenômenos da ad-inerência do ambiente ao organismo, da reintegração de um ambiente ad-inerente e da inércia regulativa implicam na vulnerabilidade do organismo diante de eventos imprevistos, por que teriam eles, então, evolucionariamente, vingado? Que função biológica cumprem eles que compensaria deficiência tão evidente?

Essa função, parece-me, é a de assegurar a um organismo que, a despeito das mudanças que estão ocorrendo a cada momento, ininterruptamente, no ambiente, atinja um parâmetro de execução sustentada nas suas operações de demanda (isto é, as operações de ir a ou vir de X, sendo X um alvo ou objeto-objetivo). Efetivamente, conforme foi visto na consideração do experimento com sopros, na do experimento com mechas e na do com roletes, com as formigas, uma forma preferida e selecionada de relacionamento com o meio – no caso, um modo característico de realizar um percurso entre um ninho e uma fonte de provisão, ou vice-versa – era sempre restabelecida, conseqüentemente a um período de oscilações no comportamento provocadas por uma alteração no meio. Essas oscilações, conforme já se argumentou, expressariam o fenômeno da ad-inerência do ambiente modificado ao organismo e se caracterizam pela interrupção do comportamento regular e estereotipado anterior e sua substituição por um comportamento descontínuo e variável, com caráter de mais atado aos estímulos do aqui e do agora, de verificação ponto a ponto. A função deste comportamento parece ser a de levar o organismo por fim a encontrar, entre os elementos do ambiente mudado, elementos da situação passada a que reconectar o comportamento de execução de demanda que estava em marcha. No caso das formigas, nos experimentos citados, a locomoção voltava, após um período de exposição prolongada, quer à presença, quer à ausência de mechas, de sopros, ou de qualquer forma de intervenção no ambiente (cf. Cunha, 1980), a assumir o aspecto de uma sucessão regular e ordenada de movimentos ao longo de uma trajetória linear nítida.

Para os partidários da Análise Experimental do Comportamento, dir-se-ia que a estereotipia e regularidade mencionadas testemunhariam o poder modelador das contingências de reforçamento atuantes nessa particular situação, e representadas por um ninho e um alimento nos extremos do trajeto. No entanto, o que esses objetos fazem é delimitar um percurso dentro de que as formigas se locomoverão repetidamente ao disporem com relação a elas objetos e fontes de provisão de que esses insetos e/ou sua colônia necessitam para a manutenção do seu ciclo vital. A forma de locomoção que será adotada será a mesma ainda que se troque o alimento por formas imaturas das formigas, ou por um ninho secundário, desde que as formigas tenham tempo suficiente de se expor repetidamente ao mesmo ambiente e de manifestar, em seu relacionamento com ele, suas preferências por caminhos curtos e demarcados, e por um ritmo característicos de deslocamento. Similarmente, o comportamento de pessoas em praças públicas, em ruas, numa escada rolante ou numa estação do metrô apresenta grande estereotipia e regularidade, mas me parece irrelevante dizer que resultou de contingências de reforçamento operativas na situação, já que provavelmente expressa apenas uma forma preferida de postar-se e de locomover-se em ambientes usuais e familiares e que certamente esconde profundas diferenças de relacionamento das pessoas individuais com seu ambiente presente no momento. Para desentranhar o nexos causal que as prende a particulares aspectos desse ambiente na precisa maneira como o fazem seria mister observar como o comportamento se modifica diante da alteração desses mesmos ambientes. O estudo causal do comportamento exige a observação de mudanças de comportamento, já que "causa" é, simplesmente, o que determina mudança. Conforme já foi dito noutro trabalho (Cunha, 1980), não precisamos da noção de uma causa ativa para explicar o comportamento assintótico, terminal, estabilizado: ele é o que é por inércia, ou seja, em virtude de fatores passados que determinaram sua forma presente. Só para a explicação das modificações de comportamento é que precisamos da noção de causa eficiente, mas, não, isolada, e sim, em conjunto com uma causa inercial.

Uma analogia poderia, talvez, fazer entender de que maneira os princípios aventados neste escrito permitiriam a um organismo atingir um parâmetro de execução sustentada na realização de suas demandas, e a importância biológica dessa conquista. Imagine-se um barco preso a bóias, no mar, e que quiséssemos manter livre das oscilações provocadas pelas ondas e pelo vento. Para isso deveríamos dotá-lo de certos mecanismos. Seria preciso, por exemplo, equipá-lo com aparelhos para medir a força e a direção dos ventos e das ondas, e de registrar seu padrão de recorrência para, no preciso momento em que o barco estivesse para ser

atingido por um baque das águas ou uma lufada de ar, transmitir-lhe, por um mecanismo auxiliar, um balanço compensatório capaz de anular a ação desses elementos. Seria preciso, ainda, que, toda vez que o barco saísse de uma posição de horizontalidade, o mecanismo calculador do padrão de impactos fosse reacionado para o estabelecimento do padrão mudado de ocorrências. Tal aparelho não garantiria a horizontalidade absoluta do barco se o padrão de ondas e ventos se alterasse de tempos a tempos, mas asseguraria a melhor horizontalidade possível se o mecanismo estabilizador pudesse reajustar-se rapidamente a essas mudanças.

Pois me parece que são de realizações de uma complexidade semelhante a esta que, graças aos mecanismos apontados neste escrito, muitos organismos são capazes. Graças a eles, tais organismos criam, em um ambiente físico que lhes é freqüentemente, em muitos aspectos, adverso, sua "Umwelt" protegida, um como espaço separado onde os organismos, como as embaixadas de um país em nação estrangeira, gozam, com relação ao ambiente circunstante, de uma extraterritorialidade legal, no sentido de que, ali, vigoram as normas locais, e, não, as do território confrontante. De tal organismo se pode dizer que deixou de ser um joguete das energias externas para ter uma participação em seu próprio destino.

REFERÊNCIAS

- CUNHA, W.H.A. 1965. Convite-justificativa para o estudo naturalístico do comportamento animal. *Jornal Brasileiro de Psicologia*, 1: 37-57.
- CUNHA, W.H.A. 1980. *Explorações no Mundo Psicológico das Formigas*. Ática (Ensaio 67). São Paulo.
- CUNHA, W.H.A. 1983. Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da etologia. *Etologia: Anais do I Encontro Paulista de Etologia*. AZESP, FCAV-UNESP e FUNESP. Jaboticabal.
- CUNHA, W.H.A. 1984. Fatores de ajustamentos individual no comportamento das formigas. *A Formiga (Anais do IV Encontro de Mirmecologia do Estado de São Paulo, Itu, SP)*.
- CUNHA, W.H.A. 1985a. Tentativa de desenvolvimento de alguns novos princípios de ciência natural para uma psicologia aplicável tanto ao comportamento animal quanto ao comportamento e a experiência humanos. *Cadernos de História e Filosofia da Ciência*, 8: 69-99.
- CUNHA, W.H.A. 1985b. Reações da formiga *Nylanderia fulva* (Mayr, 1862) a obstáculos diversamente posicionados sobre uma trilha habitual. *Ciência e Cultura (Supl.)*, 37: 911.
- CUNHA, W.H.A. 1985c. Possível insuficiência dos princípios da análise experimental do comportamento para explicar reações da formiga *Nylanderia fulva* (Mayr, 1862) a obstáculos sobre uma trilha habitual. *Ciência e Cultura (Supl.)* 27: 912.

- CUNHA, W.H.A. 1986a. O problema mente-corpo: algumas considerações sobre seu lugar na psicologia juntamente com uma proposta de reinterpretação. *Boletim de Psicologia da Sociedade de Psicologia de São Paulo*, 36: 1-19.
- CUNHA, W.H.A. 1986b. A razão última para se falar em psicologia: o ajustamento do organismo individual a ambientes alterados. *Ciência e Cultura*, 38: 496-502.
- DESCARTES, R. 1622. *De Homine*. (Excerto). Em: R.J. HERNSTEIN e E.G. BORING (orgs.) (1966) *Textos Básicos de História da Psicologia*. Herder e Edusp, São Paulo. (Tradução D.M. LEITE, 1971).
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1970. *Ethology, the Biology of Behavior*. Holt, Rinehart and Winsto, New York. (Traduzido por E. Klinghammer).
- GALVÃO, O.F. 1980. Invenção e descoberta em psicologia. *Psicologia*, 6: 13-20.
- GIORGI, A. 1985. *Phenomenology and Psychological Research*. Duquesne University Press, Pittsburgh, Pa.
- GUTHRIE, E.R. 1935. *Psychology of Learning*. Harper, New York.
- HEBB, D.O. 1946. On the nature of fear. *Psychological review*, 53: 259-276.
- HEBB, D.O. 1949. *The Organization of Behavior: a Neuropsychological Theor*. Wiley, New York.
- HEIDEGGER, M. 1952. *Introduction à la Métaphysique*. Tradução e Apresentação de G. Kahn. Gallimard, 1967, Paris.
- HILLNER, K.P. 1979. *Conditioning in Contemporary Perspective*. Springer Publishing Co., New York.
- HULL, C.L. 1943. *Principles of Behavior*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- HULL, C.L. 1952. *A behavior System*. Yale University Press, New Haven.
- LORENZ, K.Z. 1950. The comparative meyhod in studyinginnate behaviour patterns. Em: P.H. KLOPFER e J.P. HALLMAN (orgs.) (1972) *Function and Evolution of Behavior: a Sample from the pens of Ethologists*. Addison Wesley Publishing, Readings.
- LORENZ, K. 1955, Morphology and behavior patterns in closely allied species: Em: B. SCHAFFNER (org.) (1955). *Group Processes: Transactions of the First Conference*. Josiah Macy, Jr., Foundation, New York.
- MACGILL, T.E. (org.) 1965. *Readings in Animal Behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- MILLER, G.A. 1950. *Psicologia, a Ciência da Vida Mental*. Zahar, Rio de Janeiro, 1964. (Tradução de Alvaro Cabral.)
- PAVLOV, I.P. 1904. Os reflexos condicionados (Excerto). Em: R.J. HERRNSTEIN e E.G. Boring (orgs.) (1966). *Textos Básicos de História da Psicologia*. Herder e Edusp, São Paulo. (Tradução D.M. Leite, 1971).
- PAVLOV, I.P. 1927. *Conditioned Reflexes*. Trad. G.V. Anrep. Oxford University Press, New York.
- POLITZER, G. 1928. *Critique des fondements de la Psychologie*. T.I. *La Psychologie et la Psychanalyse*. Presses Universitaires de France, Paris.
- ROSS, S., e V.H. DENEMBERG, 1960. Innate behavior: the organism in its environment. Em: R.H. WATERS, D.A. RETHLINGSHAFER e W.E. CALDWHEEL (orgs.). *Principles of Comparative Psychology*. McGraw-Hill, New York.
- RYLE, G. 1949. *The Concept of Mind*. Hutchison, Londres.
- SKINNER, B.F. 1959. *Contingencies of Reinforcement*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- SKINNER, B.F. 1977. Why I am not a cognitive psychologist. *Behaviorism*, 5: 1-10.
- TINBERGEN, n. 1951. *The Study of Instinct*. Oxford University Press, Londres.

- TINBERGEN, N. 1957. Preface. Em: C.H. SCHILLER (org. e trad.). *Instinctive Behavior: the Development of a Modern Concept*. Methuen, Londres.
- THORPE, W.H. 1956. Ethology as a new branch of biology. Em: T.E. MACGILL (Org.) (1965). *Readings in Animal Behavior*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- THORPE, W.H. 1963. *Learning and Instinct in Animals*. Methuen, Londres.
- TOLMAN, E.C. 1932. *Purposive Behavior in Animals and Men*. University of California Press, Berkeley.
- TOLMAN, E.C. 1958, *Behavior and Psychological Man*. University of California Press, Berkeley.
- WATSON, J.B. 1919. *Psychology from the Standpoint of a Behaviorist*, Lippincott, Philadelphia.
- WATSON, R.I. 1971. *The Great Psychologists*. J.B. Lippincott, New York.
- WERTZ, F.J. 1985. Method and finding in a phenomenological psychological study of a complex life-event: being criminally victimized. En: A. GIORGI (org.) (1985). *Phenomenology and Psychological Research*. Duquesne University Press, Pittsburgh.

Etologia: De Animais e de Homens é produto de um destes momentos de interação. Traz reunidas a quase totalidade das contribuições apresentadas durante o IV ENCONTRO ANUAL DE ETOLOGIA, realizado em São Paulo, no Instituto de Psicologia da USP. Os textos foram escritos especialmente para o livro; a necessidade de ampliação e de reformulação os aparta, em maior ou menor grau, de sua forma original.

Abordam-se os temas básicos da Etologia moderna: programação genética do comportamento, flexibilidade e experiência individual; interação social, interface do biológico com o cultural/humano. As pesquisas nos falam de diversos animais, desde os invertebrados de hábitos exóticos até os primatas e esse primata muito especial, criador de símbolos e de cultura, que é o ser humano. Levam assim, naturalmente, à adoção de uma perspectiva **comparativa**, a mais relevante e a mais frutífera na área.

O ORGANIZADOR

César Ades, do Departamento de Psicologia Experimental do Instituto de Psicologia (USP), tem contribuído, pelas suas pesquisas e trabalhos teóricos, para a divulgação e implantação em nosso meio da Etologia e do estudo do comportamento animal.

Etologia: De Animais e de Homens aborda temas básicos da Etologia moderna e oferece, preparado por cientistas brasileiros a partir de sua experiência de pesquisa, um material relevante para quem se interessar por comportamento animal e humano. A problemática do instinto, as formas da memória e da aprendizagem, a dinâmica das interações sociais, a perspectiva evolutiva no estudo do ser humano são aspectos essenciais, tratados dentro de um quadro de referência multidisciplinar.

Dentre as perguntas que os capítulos colocam e discutem estão as seguintes: Usam os pombos um senso magnético, uma "bússola" para orientar-se? Em que medida podem as aranhas guardar informações na memória? Qual é a implicação, para o manejo, da organização social das capivaras? Quais as explicações ecológicas e evolutivas para a monogamia em sagüis? Como se formam, em primatas, o laço filhote-adulto e as hierarquias sociais? Que função desempenha o brincar e outras formas de interação no desenvolvimento da criança? De que maneira se expressam, na face, as emoções humanas? Qual a relevância da experiência individual para a organização do comportamento animal e humano?



EDICON
Editora e Consultoria Ltda.

Ref.: 9.035