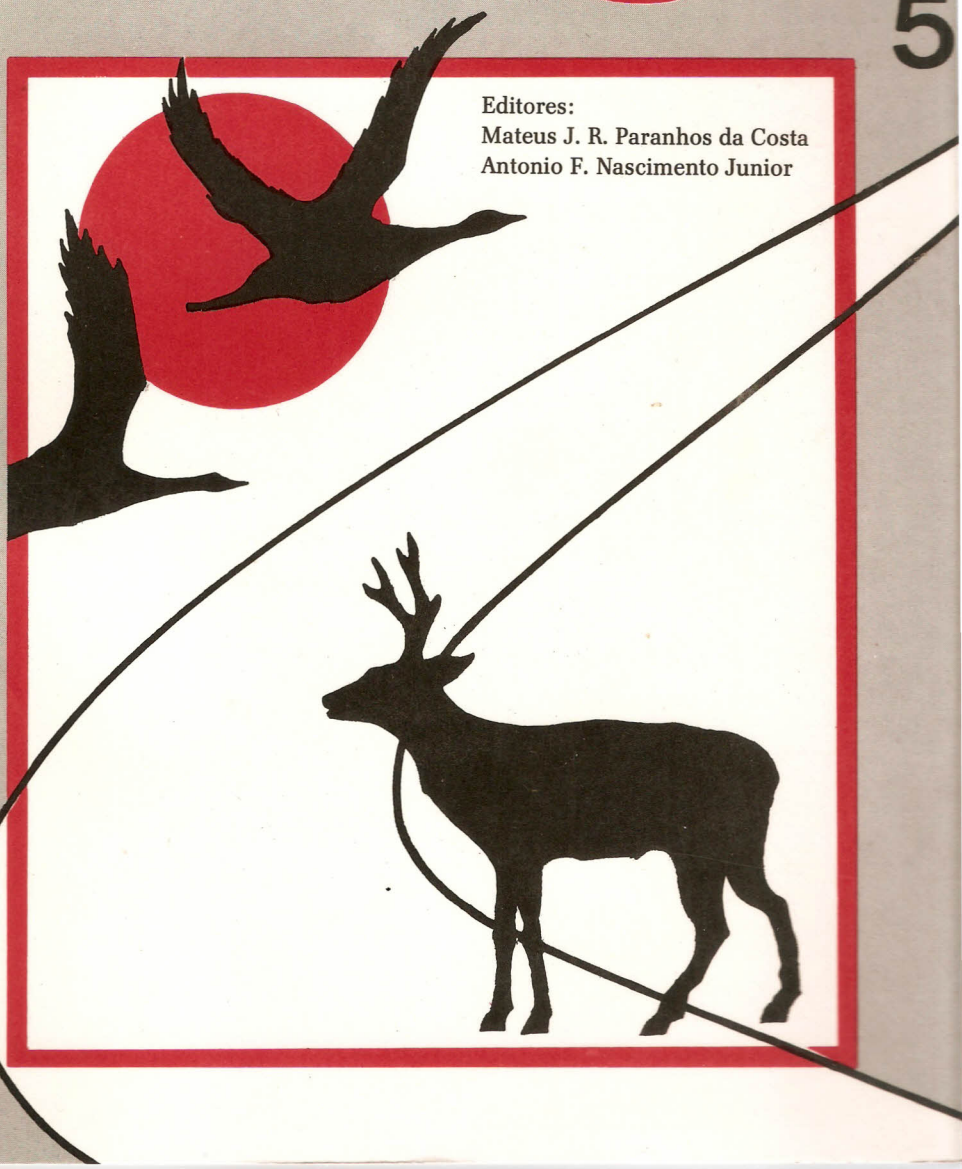
Anais de

Etologia

5



Editores:
Mateus J. R. Paranhos da Costa
Antonio F. Nascimento Junior

Dedicamos o V Encontro Anual de Etologia e o Presente volume em Homenagem Póstuma ao Prof. Dr. Ivaldo Melitto.

Pedidos à:

FUNEP - Fundação de Estudos e Pesquisas em Agronomia, Medicina Veterinária e Zootecnia.

Rodovia Carlos Tonnani, km 5
14.870 - Jaboticabal - SP
Tel. (0163) 22-2510

CAPA:

SILVIA MITIKO NISHIDA

E56a Encontro Anual de Etologia, 5º,
Jaboticabal, FCAV/UNESP, 1987.
Anais. Jaboticabal, FUNEP, 1987.
310 p.

CDU - 591.5:61.3

PREFÁCIO

O advento do V Encontro Anual de Etologia, realizado em Jaboticabal, São Paulo, veio a consolidar ainda mais esta área do conhecimento no Brasil. O papel desses encontros, que são realizados desde 1983, vêm sendo plenamente cumprido tanto na divulgação de trabalhos e linhas de pesquisa como na discussão teórica da Etologia, seus métodos, aplicações, fundamentos e possibilidades. O interesse nesta área do conhecimento vem, aos poucos, crescendo, seja em função de problemas evolutivos e comportamentais a resolver nos grandes grupos animais, seja em função da aplicabilidade desses conhecimentos no campo da produção animal, no combate às doenças transmissíveis e, mesmo, na melhor compreensão do homem.

Os quatro encontros anteriores e, principalmente, este quinto apresentaram discussões acaloradas sobre o papel desempenhado pela Etologia na construção do conhecimento científico, suas bases filosóficas, seus interesses e possibilidades políticas, a extensão de seu conteúdo, seu método de obtenção de informações. Tais discussões, embora profícuas, nem sempre chegam a um senso comum mantendo com isso uma riquíssima variabilidade de posições filosóficas sustentadas pelo referencial teórico de cada pesquisador. O encontro assim se torna palco desse debate esclarecendo dúvidas, superando contradições e reforçando posições ora convergentes ora divergentes. Tenta-se assim, traçar uma antropologia filosófica da Etologia, partindo dos trabalhos atuais e suas justificativas e chegando a possível origem das divergências. A possibilidade de homogenização da linhagem e dos conceitos é grande, já que os pesquisadores se encontram lado a lado discutindo sobre problemas comuns.

Nas áreas aplicadas, tais como a Zootecnia, a preocupação dos encontros sempre foi no sentido de valorização da conduta natural dos animais domésticos e, na medida do possível, de compará-los com espécies selvagens afins. Os encontros procuram fortalecer a idéia de que os

comportamentos essenciais apresentados por animais não são apenas expressões desses e sim adaptações às quais cada espécie apresenta como resposta a situações específicas do ambiente. Tais expresssões adaptativas são fisiológicamente ajustadas ao organismo do animal, o que quer dizer que para cada adaptação há um conjunto de expressões motoras ajustadas ao meio no qual este foi selecionado. As organizações sociais também são poderosas adaptações comportamentais e quanto mais complexa a organização, maior será a necessidade de interação dos componentes do grupo. Assim sendo, os indivíduos domésticos, apresentam também plasticidade e individualidade comportamentais, dominância, submissão, hierarquia, territorialismo, cortejo, etc. Todos estes comportamentos dependem de um ambiente favorável, tanto do ponto de vista de estruturas físicas (instalações), como de grupo.

O papel dos encontros de Etologia foi o de estimular o estudo dos componentes comportamentais que fazem parte, sobretudo do grupo social dos animais domésticos (e domesticados) e sua interação com o ambiente físico no sentido de favorecer a otimização da produção animal.

Por último, a preocupação dos encontros também visa o conhecimento da conduta dos animais da região neotropical. Nesse caso, não se trata de discutir os referenciais teóricos que instrumentalizam a interpretação do pesquisador. Aqui os dados são o essencial. Essa preocupação se deve ao fato de muitos animais sul americanos estarem se extinguindo e pouco se sabe sobre seu comportamento, inclusive, para conservá-los em reservas ou mesmo em cativeiro. É necessário, portanto, observar sua relação com o meio biótico e abiótico para, no mínimo, permitir sua sobrevivência e reprodução em parques, reservas e zoológicos.

Os animais selvagens de interesse zootécnico também são alvos dessa preocupação. Tanto do ponto de vista da produção, como da preservação. O mesmo acontece com as espécies associadas à disseminação de doenças transmissíveis. É preciso estudá-las para compreender a disseminação dessas doenças e mesmo se preocupar com sua preservação sem perigo para o homem porque, na natureza, cada indivíduo tem o seu papel.

Falando especificamente deste V Encontro Anual de Etologia, foram discutidos questões teóricas ligadas a filosofia da Etologia, temas de conteúdo geral ligados aos rítmos internos do organismo e o papel do ambiente na variação da organização social; as perspectivas da Etologia no Brasil, seus problemas e sua utilização como instrumento metodológico para temas de conteúdo específico em vertebrados e invertebrados e temas de aplicação em Zootecnia e em Neurociências. As possibilidades oriundas do debate foram muito enriquecidas por uma seção de trabalhos inéditos apresentados na forma de painéis.

É lícito afirmar que, à maneira dos encontros anteriores, esse quinto encontro atendeu as espectativas porque além de permitir a apresentação e o debate de assuntos pertinentes num dos campos mais promissores da ciência moderna ele também estimulou inúmeros jovens, cientistas em potencial, a se atirarem na luta em favor de uma ciência mais crítica, respeitadora das ideías divergentes e, portanto, mais democrática. Luta esta que deverá se seguir ainda por muitos anos e muitos encontros.

Antonio Fernandes Nascimento Junior

ENCONTRO ANUAL DE ETOLOGIA - V

ANAIS

Jaboticabal, 1987

ÍNDICE

CONTEÚDO PÁGINA

- AS BASES FILOSÓFICAS DA ETOLOGIA - Alvino Mozer. 01

- RÍTMOS BIOLÓGICOS E COMPORTAMENTO - Nelson Marques. 11

- ASPECTOS DA ECOLOGIA SOCIAL NA CONTRIBUIÇÃO À ETOLOGIA CLÁSSICA PARA O ENTENDIMENTO DOS PROCESSOS ESSENCIAIS DO COMPORTAMENTO SOCIAL NOS ANIMAIS - Antonio Fernandes Nascimento Junior..... 25

- CONSIDERAÇÕES SOBRE AS RELAÇÕES NEURAIS E ETOLÓGICAS NA AVALIAÇÃO DOS MODELOS EXPERIMENTAIS DE ALTERAÇÕES DO CONTROLE MOTOR - Norberto Garcia Cairasco..... 63

- UMA INTRODUÇÃO A NEUROETOLOGIA - José Marino Neto..... 101

- EFEITOS DE LESÕES EXTENSAS DO PROSENCÉFALO SOBRE PROCESSOS DE APRENDIZAGEM E MEMÓRIA - Carlos Tomaz..... 111

- ETOFARMACOLOGIA: UMA ABORDAGEM ETOLÓGICA NO ESTUDO DO MODO DE AÇÃO DE DROGAS - José Eduardo Perón. 137

- ETOLOGIA APLICADA À PRODUÇÃO - Ronaldo de Oliveira Encarnação..... 149

- COMPORTAMENTO DOS ANIMAIS DE FAZENDA: REFLEXOS NA PRODUTIVIDADE - Mateus José R. Paranhos da Costa.. 159

CONTEÚDO PÁGINA

- COMPORTAMENTO DE DOMINÂNCIA E CRESCIMENTO EM PEIXES - Gilson Luiz Volpato e cols..... 169

- COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE CAMARÕES DE ÁGUA DOCE - Wagner Cotroni Valenti..... 195

- COMPORTAMENTO ALIMENTAR DOS LAGARTOS: O CASO DOS *TROPIDURUS* DO GRUPO *TORQUATUS* DA SERRA DE CARAJÁS, PARÁ (SAURIA: IGUANIDAE) - Alexandre F. B. Araújo. 203

- ORGANIZAÇÃO E REGULAÇÃO SOCIAL DE FORMIGAS - Harold Gordon Fowler..... 235

- ORGANIZAÇÃO SOCIAL EM VESPAS (HYMENOPTERA: ACULEATA) - Nivar Gobbi..... 249

- FUNDAMENTOS ECOETOLÓGICOS DA EPIDEMIOLOGIA DA INFESTAÇÃO POR CARRAPATOS EM BOVINOS, NOS VALES DO RIO GRANDE E PARANAÍBA (SÃO PAULO, TRIÂNGULO MINEIRO E GOIÁS) - Uriel Franco Rocha..... 265

- RESUMOS E COMUNICAÇÕES CIENTÍFICAS.

- ATOS COMPORTAMENTAIS APRESENTADOS PELAS OPERÁRIAS FORRAGEIRAS DE *Atta sexdens rubropilosa*. FOREL, 1908 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DURANTE A COLETA DE FOLHAS - Luiz Carlos Forti & Francisco S. D. Martins..... 297

- REPOUSO E COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DA ARANHA ARMADEIRA *Phoneutria nigriventer* (ARANEAE: CTENIDAE): PRIMEIRAS OBSERVAÇÕES - César Ades e Iara Borges. 299

- ATIVIDADE DE COLETA DE NÉCTAR E/OU PÓLEM EM COLZA (*Brássica napus* L. VAR. OLEÍFERA) - José Estênio Batista Adegas & Regina Helena Nogueira Couto.... 301

CONTEÚDO PÁGINA

- LEVANTAMENTO DA FLORA APÍCOLA NA REGIÃO DE JABOTICABAL - Darclet dos Santos Malerbo & Regina Helena Nogueira Couto..... 303

- ATIVIDADE DE COLETA NO CAMPO EM COLMÉIAS DE *Apis Mellifera*, SUPLEMENTADAS COM RAÇÃO PROTEICA - Leomam Almeida Couto & Regina Helena Nogueira Couto. 305

- OBSERVAÇÕES PRELIMINARES SOBRE A BIOLOGIA E O MANEJO DE *Waglerophis merremii*, BOIPEVA, EM CATIVEIRO (OPHIDIA, COLUBRIDAE) - Flávio de Barros Molina & Mario Borges da Rocha..... 306

- A CRIAÇÃO DE *Gryllus sp*, PROCEDENTE DE SÃO BERNARDO DO CAMPO, PARA A ALIMENTAÇÃO DE LAGARTOS MANTIDOS NO ZOO DE SÃO PAULO - Mario Borges da Rocha & Flávio de Barros Molina..... 307

- NOVAS OBSERVAÇÕES SOBRE A REPRODUÇÃO DE *Ophiodes striatus* (SPIX, 1825), COBRA-DE-VIDRO, EM CATIVEIRO (SAURIA, ANGUIDAE) - Mario Borges da Rocha & Flávio de Barros Molina..... 308

- ALGUNS ASPECTOS DO APRENDIZADO NAS ABELHAS AFRICANIZADAS E SUA POSSÍVEL IMPORTÂNCIA ADAPTATIVA.III. A INFLUÊNCIA DO CONFINAMENTO - Antonio Fernandes Nascimento Júnior..... 309

- ALGUNS ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE OVINOS LANADOS E DESLANADOS EM REBANHOS MISTOS E SEPARADOS - Marco Antonio Fares; Mateus José R. Paranhos da Costa; Fernando Morão & Otacilio Ramos Nogueira.. 310

Anais de Etologia - 5: 01 - 10, 1987

AS BASES FILOSÓFICAS DA ETOLOGIA

ALVINO MOSER*

Consideremos as relações e consequentes contribuições que a Filosofia poderá fornecer aos estudiosos da Etologia, e apresentaremos as perpectivas epistemológicas, ontológicas e axiológicas deste saber sobre aqueles ramos da ciência.

As relações entre Filosofia e Etologia são, antes de mais nada, um caso particular da relação entre a perspectiva filosófica e a abordagem científica. Segundo LADRIERE (1), o saber filosófico é o saber sobre todas as coisas sob o ângulo da totalidade. Com esta afirmação queremos significar que não há domínio da realidade que escape à consideração da Filosofia; sobre a totalidade lança ela seu olhar de indagação, de contemplação e de especulação. Como ciência; repetindo ARISTOTELES (2), é um saber pelos princípios, tomando ciência no sentido de conhecimento. Princípio é visto aqui como *archê*, isto é, como o fundamento sobre o qual e a partir do qual se articula o saber. A Filosofia é o saber pelos fundamentos, pelas causas primeiras, no dizer dos clássicos: ou nas palavras mais modernas, é a busca do ontológico no ôntico. Ôntico é o ente, o ser enquanto se manifesta, e ontológico refere-se ao ser que é a condição da manifestação, do ente.

Como reflexão sobre o ôntico se debruça sobre manifestação do ser, como *physis*, a natureza que se mostra a partir de si mesma.

"Tomar o ponto de vista do fundamento é, pois, realmente tornar-se o testemunho da constituição do todo,

---

*Departamento de Filosofia, Setor de Ciências Humanas, Letras e Artes, Universidade Federal do Paraná - 80.000 - Curitiba - PR

ver a realidade em sua integralidade, desdobrar-se em todas as suas articulações e ao longo de todas as suas dimensões" (3).

Como fica, então, a visão do concreto? Será um saber puramente teórico, no sentido etimológico próprio do termo? Acontece que a realidade é o domínio dos seres, dos seres concretos. Donde se segure que a Filosofia nos põe diante da gênese da concretude.

A visão desta gênese se processa por meio da abordagem ontológica, isto é, do ser enquanto fundamentado dos entes que se mostram e que se manifestam. A Filosofia é o saber pelo *archê*, uma Arqueologia, um saber que visa o absoluto, tendo em vista que busca o fundamento último da realidade.

Por outro lado, a perspectiva da ciência, tomada como o confronto entre a lógica e a experiência, na concepção de MONOD (4) parte do particular. A experiência nos põe frente a uma região do mundo. Recorta a realidade para considerar o mundo a partir de variáveis que são confrontadas entre si. É um saber do domínio, da operação, na medida em que examina as relações das variáveis, que atuam ou que interagem umas sobre as outras. A experiência faz o contacto com a realidade e a perspectiva lógico-matemática considera as reações de covariança. Contudo, não se pode entender a ciência sem um horizonte de totalidade, porque a realidade examinada embora regional, se recorta e se descortina sobre um todo que a precede e que, de certo modo, a contem.

Em outros termos, o concreto que é o singular só pode ser compreendido com todas as suas reações com todos os outros singulares. É a perspectiva platônica, retomada por Spinoza, Kant e Hegel, do "*syaplokê ton eidon* "; um conceito é compreendido na medida em que são consideradas as suas relações com o todo e com a totalidade das partes que constituem o todo, das relações com todos os outros conceitos. Uma outra versão desse pressuposto é a afirmação: *omnis determinatio est negatio*, toda afirmação é uma negação.

Ambas pois, Filosofia e ciência, visam de modo diferente a totalidade-singularidade. A Filosofia, saber dos e pelos fundamentos nos mostra a totalidade-singularidade na sua gênese, nas constituições do todo, fazendo se "testemunhas de sua gênese". A ciência considera a totalidade mas no sentido de uma recriação de uma reefetuação, mostrando, como o todo se estrutura numa indicação operacionalizadora. A diferença dos dois tipos de conhecimento no modo de visar: pela via do fundamento e pelo caminho do operar.

Por conseguinte há uma possibilidade de refletir filosoficamente sobre a Etologia na medida em que buscamos os fundamentos do estudo do comportamento animal. Ora o que são os fundamentos do comportamento animal? São as dimensões que constituem o animal como animal, as dimensões que o definem, que o identificam e que portanto, o distiguem do que não é o animal. É a dimensão ontológica ou a dimensão da essência que sempre preocupou os filósofos. No caso é a consideração do ser do animal enquanto tal e que distingue do ser vivo não-animal, vegetal e homem, e dos seres sem vida. Em outros termos, a questão dos fundamentos nos coloca diante das considerações: o que é a vida? O que é o animal? O que é o vegetal? O que é o homem? E quais são as relações significativas entre esses domínios ontológicos e suas manifestações, ônticas? Mas estas questões são consideradas pela Etologia sob o aspecto comportamental, isto é, de sua manifestação animal enquanto age a interage com seus meios e com todos os outros seres.

ARISTOTELES (5) já trata do tema em várias de suas obras. Ater-nos-emos, a título de ilustrações a algumas considerações do *De Anima*. "O termo vida significa a capacidade de auto-sustentação, de crescimento e de corrupção" (6). De certa forma, MONOD (7) não vai muito mais longe quando fala em morfogênese autonônoma, teleonomia e invariança.

Contudo, o Estagirita continua estabelecendo uma hierarquia nos seres vivos: a vida vegetativa que se caracteriza pela nutrição, crescimento e geração; a vida

animal que acrescenta à vida vegetativa o conhecimento , sensível, o apetite sensível e a potência motora e locomoção; acima do vegetal e do animal encontra-se o homem que se distingue pelas duas faculdades da vida intelectiva, inteligência e vontade.

Portanto, nessa visão aristótelica, retomada pela escolástica, há uma hierarquização dos seres que constituem o mundo da vida. É uma escala hierárquica recapitulativa, na qual ser superior possui as faculdades do ser inferior. Constitui essa abordagem a base da classificação por semelhanças e diferenças de reinos, de filos, de ordens, de gêneros e de espécies posteriores ao *De Anima* (6) e a Porfírio e à escolástica. Ora, o pressuposto dessa classificação é o que na base há uma continuidade entre as formas da vida, e portanto, sobre os comportamentos diferentes, mas comparáveis. Não há dúvida que a classificação de Aristóteles se constitui a partir de um salto indutivo, baseada em analogias com simplificações enormes. Considerava que as diferenças de uma vida a outra eram diferenças qualitativas ou de hiato.

Quanto ao comportamento, a citada classificação baseada nas definições dos diferentes tipos de vida, fornecia uma outra indicação: a de que em cada ser há uma *entelequia*, isto é, que cada ser é dirigido por um princípio dinamico interior que coordena todas as ações e formas de comportamento de cada ser. Essa entelequia própria, orientação para um fim, constitui o referencial para a análise e compreensão do comportamento de cada ser, do animal portanto. Tudo baseado num princípio a que a natureza segue: *agere sequitur esse*, a forma de agir de um determinado ser é consequência e segue a forma de sua natureza.

Ora, essas reflexões nos levam a pensar sobre os objetivos dos atuais estudos de Etologia, o que nos introduz nas considerações de ordem axiológica. Por que se estuda o comportamento dos animais?

Há um primeiro intuito que consiste em melhor conhecer para melhor dominá-lo. É um interêsse pragmático, utilitário. Visa-se o aproveitamento mais adequado e

mais econômico. Subjacente está aqui a idéia de que o homem é o rei da criação, rei com todos os poderes de dispor e de propor e de fazer o, uso que bem entende dos seres inferiores. A substância humana se antepõe às necessidades dos animais. Essa pressuposição pode ser sinal de uma outra, a saber, dado que o homem é o ser supremo na hierarquia dos seres vivos, pode-se prolongar a hierarquia entre os homens e dizer que alguns são mais aptos que os outros e levar então, a todos os racismos. O domínio do homem pelo homem nada mais é do que, ou melhor, nada mais seria do que uma lei da natureza. Há, sem dúvidas, algumas regras a seu domínio e poder sobre o animal, não podendo o homem dispor a seu bel prazer usando de práticas que a sociedade condena. A condenação não vem de que o animal teria direitos, mas dos maus instintos que seriam revelados pelo rei, tirano, da criação.

O segundo objetivo seria o conhecimento do homem sobre o animal para melhor integrá-lo ao seu meio ecológico, ao seu *habitat*, para que os animais sejam preservados e não sejam destruídos. Pode haver nesse escopo duas intenções. Uma seria a da preservação do equilíbrio da vida da natureza para melhor preservar a própria existência humana. Outra seria a idéia subjacente de fraternidade, sobretudo nas teorias reincarnacionistas que aceitam a metempsicose, como acontece nas filosofias pitagórica, animista ou orientais. Debaixo dessas razões encontram-se, portanto, não apenas motivos filosóficos, mas também diversas *Weltanschauung*. Cada justificação resulta de uma concepção quando não de um sistema filosófico.

Finalmente, há um outro objetivo no estudo da Etologia que desejamos estudar de modo especial. O comportamento animal pode servir de guia e de sugestão, por via analógica ao estudo do homem, de modo especial para a Psicologia e para a Sociologia. Quem sabe, exclama MORIN (8) possamos mais saber sobre o homem voltando-nos para os animais. Não nos referimos aos estudos anatomico-biológicos ou genéticos, mas especificamente à Etologia. Um dos grandes obstáculos que a Antropologia e Sociologia enfrentam é a determinação da especificidade de certos com

portamentos. Na interação organismo versus meio ambiente, muitos comportamentos que parecem naturais do homem não o são de fato. São formas que foram se modificando através da história pela intervenção da cultura e hoje, em vez de serem adaptações adquiridas ao homem, são prejudiciais. Podemos citar, hábitos alimentares, tipos de alimentos, manifestações sexuais e outras. O próprio rítmo biológico não é respeitado, como o mostra, SOLLBERGER (9).

O estudo de HASSESTEIN (10) também examina o especificamento humano segundo os resultados da Etologia. Assim podem-se ter respostas sobre os problemas do "imprinting" nas relações mãe-filho, no desenvolvimento sexual, esclarecimento do fenômeno da homossexualidade, nas dimensões morais.

Resumindo, podemos dizer que os objetivos dos estudos etológicos, como qualquer estudo, podem ser enfeixados nos interêsses de que trata HABERMAS (11): o interesse técnico-prático próprio das ciências empírico-analíticas; o interesse de compreensão próprio das ciências histórico-hermenêuticas, e o interesse pela identidade e autonomia das ciências críticas. A esses interesses podemos comparar a classificação de MAX SCELER que são o saber de domínio, o saber de formação ou de educação e o saber de emancipação ou de salvação aos quais correspondem os três domínios: trabalho, linguagem e autonomia.

Deparamo-nos a seguir com um outro problema: Qual o fundamento em que nos baseamos para transpor os resultados da Etologia para o comportamento humano? Situa-se esta questão num âmbito mais amplo que é o fato da semelhança ou da diferença entre o homem e o animal, são semelhanças de níveis de complexidade diferentes, isto é, de graus de complexidade, ou são radicalmente diferentes, a saber, havendo entre o homem e o animal um hiato? As filosofias não materialistas, em geral, optam pela segunda postura como o fazem Platão, Aristóteles, Descartes, Kant, Lavelle, Jaspers e tantos outros. Contudo não se trata de uma tomada de posição voluntarista, baseada ex-

clusivamente numa decisão, pura e, simples. Está em jogo toda uma filosofia que é saber pelos princípios, e a Etologia pode vir em auxílio para uma melhor solução do problema. O brilhante artigo de Schaeffer e Novak tratam da relação e da diferença entre o homem e o animal pelo caminho da biologia. Ora, essa não é a via da Etologia, embora pela interdisciplinariedade uma completa a outra. Há exames de variáveis diferentes. Quando por exemplo, PREMACK (12) analisa o comportamento linguístico dos macacos pode ele estabelecer outras semelhanças e diferenças entre o homem e outros primatas que podem levar à conclusão sobre a distinção da complexificação ou do hiato entre eles.

Mas, como maior esclarecimento, como fica a relação entre Filosofia e Etologia tendo em vista o que se afirmou no início do artigo? A Etologia, como ciência de nível operatório, decompõe o comportamento do animal em variáveis para operacionalmente constituir um experimento. Mostra como se estrutura e se efetua, quais os processos que estão envolvidos, a partir do exame, do concreto-singular. A seguir compara os resultados obtidos com o comportamento humano e tira suas conclusões.

Contudo, a Filosofia, como Arqueologia e busca da totalidade, vai além. Em primeiro lugar, examina a própria validade do saber científico. É a questão do reducionismo. A comparação de que se falou como exemplo, já parte de uma pressuposição: a linguagem humana é tomada como modelo e a partir dele se mostram as observações e os experimentos. Ora, isto já antecipa de certo modo as conclusões, no sentido em que ao se dispor a comparar os comportamentos já se tem implícita a conclusão do que se quer provar: há uma semelhança entre os comparados, do contrário não se poderia comparar. Pressupõe-se ou prejulga-se a diferença de complexificação. A conclusão, então, precede os experimentos. Ou melhor, a conclusão antecipada já está no saber vulgar: o experimento apenas constitui um refinamento da vulgar e sotisficação do senso comum.

Pode-se apoiar este procedimento afirmando que não existe outro meio de proceder, sendo este o único cami-

nho a seguir. Confirma-se assim o poema de Parmênides: estamos num labirinto e somente poderemos sair dele pela ajuda da deusa depois de sermos levados pelo carro acompanhado da justiça e das filhas da verdade, seguindo a estrada real do ser e do bem. Toda pressuposição, e nunca se pode partir de zero sob pena de cair na regressão ao infinito, tem seu preço: no caso, o materialismo. Preço este que nem todos estão dispostos a pagar, ou aceitar.

A complexificação ou o modelo de hiato nos levam ao exame do crucial problema da consciência. Os animais possuem consciência em grau menor do que aquela dos homens? Ou pode-se como Aristóteles, dizer que o comportamento animal nada mais é do que manifestação da sensibilidade e do apetite sensível? Em outras palavras, a consciência é algo especificamente do homem e que diferencia qualitativamente o seu comportamento daquele dos animais? O comportamento consciente supõe a inteligência que, entre outras características, pode transferir conhecimentos, acumular informações, ou como DESCARTES (13) afirma na 5ª parte do **Discurso do Método** podem inventar novas soluções e não apenas reproduzir soluções aprendidas ou reinadas. O filósofo refere-se à linguagem e à execução de outras tarefas.

Parece-nos, no entanto, que se as considerações aqui feitas, ainda nos colocam frente a uma simples diferenciação de grau de complexidade, contudo haveria outro tipo de abordagem que poderia demonstrar que existe uma diferença radical, de hiato entre o comportamento humano e o animal. Trata-se da historicidade que inclui acumulação de informações pela linguagem, composição de soluções, criatividade e, sobretudo, a memória do passado e dos antepassados próximos e remotos. Teriam os animais algo parecido com o culto dos mortos que notamos entre os primitivos? Não se trata de depósito de mortos no mesmo lugar, mas de culto que se estende a várias gerações? Não seria um indicador de uma diferença radical?

E nessa perspectiva de exame poder-se-iam abordar, todos os comportamentos institucionais e convencionais, que supõem a escrita que é a projeção do passado no futuro na expressão de Louis Lavelle. As convenções, os tratados, de toda ordem, econômica, sociológica, jurídica não exigiram um comportamento consciente? A exigência do intento humano aceitar simplesmente a **emergência**, tomada aqui como conceito técnico e que seria urdida pelo acaso? A convenção, a linguagem auto-implicativa do contrato e da promessa parece que nos colocam diante da transcendência humana, já tratada nos livros sagrados como o **Mahabarata**, a Bíblia e pelos grandes filósofos que também se impuseram a obrigação de discorrer sobre a imortalidade da alma, como o *Fédon* de Plantão, o citado *De Anima*, os escolásticos para citar apenas alguns.

São estas as discussões que sempre intrigaram os filósofos, e em vez da Filosofia contribuir para a Etologia, quem sabe, os etólogos poderiam contribuir para a Filosofia.

Antes de finalizar gostaríamos de chamar a atenção para um problema que atrai a atenção dos etólogos e que pode ser de capital importância para a referência do comportamento humano. Referimo-nos ao móvel fundamental de comportamento humano e animal. Qual seria pois o móvel básico, o altruismo ou a agressividade? Seria o comportamento orientado, em última análise, pelo amor e pela amizade, ou pelo egoismo, domínio luta e agressividade violenta? A resposta a essas questões, poderão ter consequências no campo social e psicológico ou político, pois há quem diga que o homem é naturalmente violento, agressivo e dominador, e não haveria em consequência disso possibilidade de uma sociedade de iguais realmente democrática e justa.

Frisamos mais uma vez que são **questões** que a Filosofia levanta e para as quais não possui nem respostas nem soluções. O estudo da Etologia, porém, embora às vezes possa parecer distante muito poderia lançar luz sobre essas discussões. E desse modo, do mesmo modo que a Filosofia pode contribuir ao estudo da Etologia, apontando rumos de análises ontológicas, axiológicas e epistemológicas, como visto, receberia, em contrapartida, da ciência novas luzes para melhor pôr os problemas e, se não

puder resolvê-los, pelo menos falaria com maior lucidez.

Referências Bibliográficas

1. LADRIÈRE, Jean. Filosofia e Ciência; *In: Filosofia e Praxia Científica*. Rio de Janeiro. Francisco Alves. 1978.

2. ARISTÓTELES. *Pensadores*. Abril Cultural. 1976.

3. LADRIERE, Jean. Op. cit. p.55.

4. MONOD, Jacques. *O acaso e Necessidade*. Petrópolis. Vozes. 1972

5. ARISTÓTELES, *De Anima*. Liv. I, cap. I.

6. Idem, ibidem.

7. ARISTÓTELES, Op. cit.

8. MORIN, Edgard. *Le Primate el l'homme* In: *L'unité de L'homme*. Paris. Seuil. 1974.

9. SOLLBERGER, A. *Investigação do ritmo biológico. In:* Nova Antropologia. São Paulo. E P U-EDUSP. 1972.

10. HASSESTEIN. *O especificamente humano a partir dos resultados da etologia*. Nova Antropologia, op. cit.

11. HABERMAS, Juergen. *Conhecimento e interêsse*. Pensadores. Abril Cultural.

12. PREMACK, David. *Le langage et sa construction logiquechez l' homme et chez le chimpanzé*. Le primate et l'homme. Op. cit.

13. DESCARTES, René. *O Discurso do Método. 5ª parte*. Pensadores.

Anais de Etologia - 5: 11 - 24, 1987

RÍTMOS BIOLÓGICOS E COMPORTAMENTO

NELSON MARQUES*

Desde longa data sabe-se que os processos biológicos são cíclicos ou rítmicos em sua essência, ou seja, consistem de sequências de eventos que se repetem a intervalos regulares - são recorrentes. Os ciclos de atividade-repouso (e/ou sono) observados nos animais, plantas e na espécie humana, é um exemplo claro de um ciclo recorrente.

As sequências ou recorrências podem ser simples ou extremamente complexas e o intervalo entre elas, ou período de um determinado ciclo, pode variar de milésimos de segundos a vários anos. Algumas vezes são aparentes pela simples tabulação de dados ou então a partir de gráficos construídos em função do tempo - a chamada visualização macroscópica. Estas informações, no entanto, às vezes não são suficiente para uma validação rigorosa da ritmicidade, principalmente quando as amplitudes de variação são muito pequenas. Há necessidade, então de uma descrição quantitativa destes fenômenos repetitivos- abordagem chamada de microscópica. Este é o objetivo de estudo da Cronobiologia, disciplina científica de constituição recente que quantifica e estuda objetivamente os mecanismos de estrutura temporal biológica, incluindo todos os fenômenos relacionados com o tempo biológico. Tecnicamente falando, alterações recorrentes são descritas como ritmos biológicos, somente quando um componente periódico (de uma série temporal biológica) é demonstrado por métodos de estatística inferencial com características quan-

* Grupo Multidisciplinar de Desenvolvimento e Ritmos Biológicos, Departamento de Fisiologia e Biofísica - Inst. Ciências Biomédicas, Departamento de Clínica - Faculdade de Medicina - Universidade de São Paulo - 05.508 São Paulo - SP

tificadas objetivamente, tais como o período, a frequência, a fase, a amplitude, etc. Sem a aplicação de métodos objetivos - matemáticos e estatísticos - podemos nos referir, de forma genérica, apenas a bioperiodicidades.

Os ritmos biológicos ocorrem em todas as formas de vida, em diferentes níveis de organização e em sistemas os mais diversos. Podem ser observados ao nível molecular (em organelas e células), ao nível morfológico e fisiológico (em orgãos e sistemas) e ao nível comportamental (em níveis superiores de integração - de órgãos e sistemas. Indivíduos e sociedades, em diferentes graus de organização). São descritos e estudados nos processo bioquímicos e fisiológicos fundamentais (níveis de ácidos nucléicos, proteinas, enzimas e hormônios), em características morfológicas e estruturais (como padrão de interação entre organelas sub-celulares e mesmo células) e em certos padrões comportamentais (comer, beber, interação social, reprodução, etc.).

A ocorrência rítmica de eventos, apesar de extremamente comum em Biologia, mesmo em observações apenas qualitativas, tem sido negligenciada e grande parte das vezes até menosprezada. Apenas mais recentemente passa a ser considerada e valorizada como propriedade fundamental dos sistemas vivos. A organização temporal, ao lado da organização espacial, está na base da própria origem, organização e evolução dos seres vivos (ANOKHIN, 1971; 1974). É até perturbador descobrir, por exemplo, que eventos eminentemente periódicos, tais como crescimento, maturação e morte de células, indivíduos ou mesmo sociedades, sejam descritos como fenômenos estáticos. Siquer a periodicidade em si mesmo, ou mesmo a natureza oscilatória de alguns de seus processos reguladores têm sido levado em conta na explicação dos eventos em questão. Geralmente os estudiosos e pesquisadores tentam, de alguma maneira, "estabilizar" o sistema em estudo e verificar o efeito de um determinado estímulo a um "sistema" (seja ele celular, individual ou social) conceitualmente passivo. A mesma situação tende a existir em diferentes disciplinas e abordagens experimentais. Ao nível de experimentação animal, seja ela mais fisiológica ou mais psicofisiológica (num sentido comportamental mais amplo), utiliza-se frequentemente condições "estáticas", ajudadas por um planejamento inicial e por baterias de estímulos padronizados, aliados a testes estatísticos não adequados. Apesar de ser evidente muitas vezes, mesmo sem nenhum instrumental ou demonstração estatística, a presença de processos periodicos importantes, passa-se por cima do fato de que um estímulo, propriedade ou valor em um determinado instante, não é o mesmo, ou não tem a mesma "qualidade", se visto em outro momento. É frequente o uso de métodos estatísticos aplicados aos resultados assumindo, a priori, que qualquer variação é o resultado de "ruído" do sistema e não o resultado de uma oscilação natural, **real**, própria do material biológico. A alternativa correta é assumir que a variação periódica - rítmica portanto - é a essência da organização biológica. Exige, de forma consequente, planejamento, experimentação e análise adequados onde a variabilidade (natural) e não a constância deve ser privilegiada, já que esta não reflete o dinamismo de organização e propriedades da matéria viva. Muitos dos rítmos biológicos são adaptativos para a espécie e ajustáveis para os indivíduos. Servem nitidamente para ajustar o organismo a alterações previsíveis de seu meio ambiente. Este fato é bem evidente se lembrarmos de fenômenos rítmicos tais como hibernação, reprodução, migração, exploração, alimentação, etc. É claro que com os vários tipos de ajuste apropriado os organismos se "preparam" ou já estão antecipadamente "preparados" para os desafios oriundos das alterações cíclicas de seu meio ambiente.

Em cada um dos elementos já discutidos - população, indivíduo, orgão, tecido ou célula - algumas características básicas podem ser descritas. Os rítmos biológicos fornecem evidências de existência de osciladores - biológicos endógenos. De maneira genérica as oscilações, sejam elas biológicas ou físicas, podem ser divididas em 2 tipos principais: lineares e não-lineares. Uma oscilação linear, frequente nos sistemas biológicos, tem uma

forma característica sinusoidal (onda em forma de sino) e pode ser descrita matematicamente por uma equação diferencial linear de 2ª ordem. Uma oscilação não linear, também muito frequente nos sistemas biológicos, tem uma forma de onda que difere da oscilação sinusoidal. Uma forma comum de oscilações não linear são as chamadas oscilações em forma de dente de serra ("relaxation wave"), comuns em fenômenos bioquímicos e nervosos. As curvas podem ser descritas por equações diferenciais de pelo menos 2ª ordem, logicamente não-lineares. Uma diferença fundamental entre os 2 tipos de oscilações é a de que oscilações lineares podem ser sincronizadas por estímulos periódicos externos.

Existem alguns parâmetros que são usados de maneira corrente para descrever fenômenos oscilatórios físicos ou biológicos. São eles: a frequência - número de ciclos por unidade de tempo (é o inverso do período); o período - medida do intervalo médio entre suas repetições consecutivas (existem alguns períodos mais importantes ou dominantes); a amplitude - extensão de uma oscilação; a fase - determinada fração do ciclo ou um determinado ponto do ciclo (a acrofase, é a fase em que a amplitude da oscilação é máxima e é uma medida de localização temporal, expressa em unidade de tempo ou graus radianos) e a média (ou o mesor, que é a média ajustada estatisticamente).

Os ritmos biológicos dos organismos vivos têm períodos distribuídos em uma grande gama de intervalos. Estes podem ser de alguns ciclos por segundo (como por exemplo nas descargas elétricas do sistema nervoso) até ciclos com períodos muito longos (meses e até mesmo anos). Alguns têm períodos próximos de certos ciclos geofísicos. Por exemplo, os relacionados com a rotação da Terra em torno de seu eixo (ciclo dia-noite, claro-escuro, ou de 24 horas) ou então com a sua revolução em torno do Sol (ciclos sazonais, estações do ano, 365 dias). Os mais intensamente estudados têm sido aqueles que apresentam períodos em torno de 24 h, os chamados ritmos circadianos (HALBERG, 1983 e 1987). O termo circadiano re-

fere-se a um período médio de precisamente 24 h ou de qualquer outra duração entre 20 e 28 horas (24±4 h). É possível demonstrar ritmos circadianos em praticamente qualquer função biológica dos organismos vivos (por exemplo ácidos nucléicos, proteínas, enzimas, hormônios, número de mitoses, padrões comportamentais, etc.) (HALBERG, 1983; CIPOLLA-NETO *et al.*, 1987; MARQUES *et al.*, 1985; MENNA-BARRETO *et al.*, 1987; SÁNCHES DE LA PEÑA *et al.*, 1984, 1985, 1986a e b; REDFERM *et al.*, 1985; TSAI *et al.* 1987). Ao lado destes, e possível demonstrar também outros ciclos biológicos como ciclos hormonais, enzimáticos, sono-vigilia, pulso, pressão arterial, respiração, desempenho e competência no trabalho, atenção; em que a presença de ritmos com períodos menores - chamados ultradianos - tem um papel importante. Apresentam sempre períodos menores do que 20 h e portanto com mais de um ciclo a cada 24h. Registros de níveis hormonais, componentes do sangue e do sistema imunológico, enzimas e proteínas, curvas de EEG, ECG, EMG, mostram esta classe de ritmos distribuídos em funções bioquímicas, fisiológicas, nervosas, cardíacas e respiratórias, de maneira ampla e variada (HASTINGS & SCHWEIGER, 1976; BROWN & GRAEBER, 1982; HALBERG, 1983; HALBERG *et al.*, 1986b; CIPOLLA-NETO *et al.*, 1985a, b, c e 1987; MARQUES *et al.*, 1985; MARQUES *et al.*, 1986 e 1987; SCHULZ & LAVIE, 1985). Mesmo a susceptibilidade à ação de drogas mostra a existência e dependência de um amplo espectro de frequências atuando, ao mesmo tempo de maneira coordenada (ASCHOFF *et al.*, 1974; REINBERG & SMOLENSKY 1983).

Além dos ritmos circadianos e ultradianos há uma outra categoria de ritmos biológicos com períodos maiore do que 28 horas - os chamados ritmos infradianos. Entre estes, certas frequências têm maior proeminência do que outras: ritmos circaseptanos (em torno de 7 dias), circamensais (em torno de 30 dias) e os circanuais (em torno de 365 dias). Como exemplos dos ritmos circamensais existem os ritmos mestruais e de crescimento de barba em humanos (FERIN *et al.*, 1974; FOLLETT & FOLLETT, 1981). Ciclos de reprodução em animais e ciclos sazonais,

em plantas são exemplos de rítmos circanuais (PENGELLEY, 1974; GWINNER, 1986). Os rítmos circaseptanos tem sido demonstrados mais recentemente em diferentes organismos e sistemas fisiológicos (HALBERG *et al.*, 1985 e 1986a). Ciclos com períodos ainda mais longos têm sido descritos em vários organismos também. Os mais conhecidos são os ciclos característicos das várias espécies, tais como o seu próprio ciclo de vida, ciclos de eclosão e nascimentos, puberdade, ciclos hormonais e sexuais (como menarca e menopausa na espécie humana), ciclos de envelhecimento e morte (SAMIS & CAPOBIANCO, 1978; ASCHOFF, *et al.*,1982; MOORE-EDE *et al.*, 1982; REINBERG & SMOLENSKY, 1983; CUGINI, 1986).

Alguns destes rítmos estão relacionados a ciclos geofísicos externos, tais como os relacionados ao movimento da Lua (circalunares, circamarés) e do Sol.Outros, no entanto, não apresentam correlação evidente com fatores ambientais conhecidos, como por exemplo, os rítmos ultradianos e alguns dos infradianos (entre eles os circaseptanos, por exemplo). Mesmo assim o conceito de sincronização exercido por estes ciclos externos é essencial na apreciação da complexidade dos sistemas rítmicos. Além do ciclo claro-escuro (dia-noite), vários outros fatores exógenos têm influência sobre a expressão rítmica endógena. No caso dos humanos o fator social é um dos mais importantes sincronizadores dos rítmos internos. Todos eles podem atuar como sincronizadores ou "zeitgbers", agentes de "arrastamento" dos ciclos biológicos internos e/ou servirem como indicadores temporais.

No estado chamado de sincronizado, as funções rítmicas endógenas mostram, geralmente, uma relação temporal reproduzível, apesar de não estritamente fixada; os rítmos são internamente sincronizados em termos temporais com fases (acrofases) relativas distintas. O organismo como um toda mostra um padrão de oscilação rítmica também previsível - a chamada ordem temporal interna. Se estas relações internas forem alteradas, seja ao nível bioquímico, fisiológico ou comportamental, os rítmos correspondentes estarão internamente dessincronizados. Uma dessincronização interna pode ser induzida natural ou artificialmente. Por exemplo, em um organismo isolado de suas condições ambientais sincronizadoras (chamado isolamento temporal) levando a um ajuste do organismo e alterações na localização temporal de seus vários ciclos biológicos. Pode ocorrer também, por exemplo, em viagens transcontinentais devido à travessia de vários fusos horários. Muitos exemplos de tais fenômenos são encontrados em experimentação animal, principalmente ao nível comportamental, onde deve acontecer permanentemente ajustes a ciclos de iluminação, manipulação, interação social, etc. Um caso clássico é o relatado por WEBB (1982a) sobre a sua própria tentativa de "ensinar" ratos a não dormir entre meio dia e 18 horas durante mais de 5 anos. Eles, os ratos,durante esse mesmo período de tempo estavam ensinando Webb exatamente o contrário, em função de sua natureza rítmica contrária a esse horário. O próprio Webb afirmou, posteriormente, estar convencido da importância de componentes rítmicos como determinantes do comportamento sendo um pesquisador importante na área de ritmicidade do comportamento (WEBB, 1982b).

É importante destacar que todas as influências exógenas, umas mais importantes do que outras, atuam como sincronizadores e moduladores sobre ciclos biológicos endógenos, mesmo que tenham efeitos persistentes quando removidos. Esta é mais uma evidência de que os rítmos biológicos são inatos, de natureza endógena e portanto geneticamente determinados. O período endógeno apresentado pelos organismos, quando expresso em condições de constância ambiental, é chamado de período em livre-curso. O tamanho do período é característico da espécie podendo existir, no entanto, uma certa variabilidade individual em torno do período básico. Fica claro que do ponto de vista da adaptação ao seu meio ambiente (refletido nos rítmos comportamentais) o mecanismo de livre-curso e de sincronização dão uma flexibilidade muito maior aos organismos, em termos de relações com um meio ambiente que se altera periodicamente. Por outro lado a existência de rítmos de diferentes frequências atuando de maneira concomi

tante deve ser vista num contexto de coordenação multipla que irá refletir de maneira mais fidedigna a própria variabilidade da organização biológica. As diferentes correlações temporais, que irão resultar num grande conjunto de variações rítmicas coordenadas, poderia estar na base dos diversos ciclos de crescimento, desenvolvimento e envelhecimento das estruturas biológicas, do indivíduo, da espécie e de grupos sociais.

Como conclusão é importante destacar, como WILKE (1977) já o fêz para a ritmicidade ultradiana, a importância da interação de periodicidades biológicas de várias frequências na integração do comportamento. Os fenômenos periódicos em Biologia (e em comportamento em particular) têm sido observados algumas vezes sem, no entanto, se atentar para a importância funcional para o organismo como um todo. O organismo biológico procura atingir constantemente um estado coordenado ótimo, para produzir um máximo de eficiência a um mínimo de dispendio energético. Há indicações experimentais suficientes mostrando que as flutuações de energia dos sistemas biológicos procuram atingir esta coordenação precisa. GOODWIN (1963) já afirmava que processos oscilatórios dinâmicos eram essenciais para uma operação eficiente dos organismos vivos. É evidente que o máximo de eficiência ao nível fisiológico e comportamental irá requerer que os diferentes rítmos com diferentes frequências "ajam" de maneira sincronizada e coordenada para apresentar como resultado uma perfeita integração comportamental. Provavelmente a tarefa mais imediata dos estudiosos e pesquisadores envolvidos de algum modo com o estudo do comportamento seja a de convencer primeiro a si próprio e depois aos demais colaboradores da importância da abordagem temporal em sua própria especialidade. Somente após este fato crucial poderemos até chegar a reavaliar dados antigos e estabelecer fatos novos a partir de um ponto de vista cronobiológico. Com esta abordagem poderemos estabelecer, de fato, as bases de uma efetiva cronobiologia comportamental, idéia defendida já há algum tempo por NAITOH (1982) e presente de forma intensa em literatura científica recente (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1980; ASCHOFF, 1981 ; BROWN & GRAEBER, 1982; LOHER, 1982; MENDLEWICZ & Van PRAAG, 1983; PAULY & SCHEVING, 1987).

Referências Bibliográficas

ANOKHIN, P. Brain and Environment. *Sov. Sci. Rev.* 336-340, 1971.

ANOKHIN, P. *Biology and Neurophysiology of the Conditioned Reflex and its Role in the Adaptive Behavior*. Pergamon Press, New York, 1974.

ASCHOFF, J. (ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology vol. 4 Biological Rhythms*. Plenum Press, New York, 1981.

ASCHOFF, J.; CERESA, F. & HALBERG, F. (eds.) *Chronobiological Aspects of Endocrinology*. Symp.Medica Hoechst nº 9, Stuttgart, 1974.

ASCHOFF, J.; DANN, S. & GROOS, G.A. (eds.) *Vertebrate Circadin Systems Structure and Physiology*. Springer-Verlas, Berlin, 1982.

BROWN, F.M. & GRAEBER, R.C. (eds.) *Rhythmic Aspects of Behavior*. Lawrence Erlbaum, New Jersey, 1982.

CIPOLLA-NETO, J.; AFÉCHE, S.C.; MENNA-BARRETO, L.S.; MARQUES, N.; RECINE, E.G.I.G.; SCHOTT, C. & FORTUNATO,G. Effects of lesions of the suprachiasmatic nuclei (SCN) on circadian temporal organization of spontaneous behavior of the albino rat. *Chronobiologia 12:* 237 , 1985a.

CIPOLLA-NETO, J.; MENNA-BARRETO, L.S.; MARQUES, N.; RECINE, E.G.I.G.; AFÉCHE, S.C.; SCHOTT, C. & FORTUNATO, G. Temporal Organization of the spontaneous behavior

of the albino rat: circadian rhythms. *Chronobiologia 12*: 237, 1985b.

CIPOLLA-NETO, J.; RECINE, E.G.I.G.; MENNA-BARRETO,L.S.; MARQUES, N.; AFÊCHE, S.C.; SCHOTT, C. & FORTUNATO, G. The effects of perinatal malnutrition of the temporal organization of the spontaneous behavior of the albino rat. *Chronobiologia 12*: 237-238, 1985c.

CIPOLLA-NETO, J.; RECINE, E.G.I.G.; MENNA-BARRETO, L.S.; MARQUES, N.; AFÊCHE, S.C.; SCHOTT, C.; FORTUNATO, G.; SOTHERN, R.B. & HALBERG, F. Perinatal malnutrition,suprashiasmatic nuclear lesioning and circadian ultradian aspects of spontaneous behavior of albino rats.*In*: PAULY, J.E. & SCHEVING, L.E. (eds.) *Adv. Chronobiology Part B*, pp. 473-489, 1987.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. *Biological Clocks: their function in Nature*. WEIDENFELD & NICOLSON, London 1980.

CUGINI, P. Cronobiologia e senescenza. *In*: HALBERG, F.; REALE, L. & TARQUINI, B. (eds.) *Chronobiologic Approach to Social Medicine*. Ist. Italiano di Medicina Sociale, Roma, 1986, pp. 229-268.

FERIN, M.; HALBERG, F.; RICHART, R.M. & WIELE, R.L.vande (eds.) *Biorhythms and Human Reproduction*. John Wiley, New York, 1974.

FOLLETT, B.K. & FOLLETT, D.E. (eds.) *Biological Clocks in Seasonal Reproduction Cycles*. John Wiley, New York, 1981.

GOODWIN, B.C. *Temporal Organization in Cells. A Dynamic Theory of Cellular Control Processes*. Academic Press, London, 1963.

GWINNER, E. *Circannual Rhythms Endogenous Annual Clocks in the Organization of Seasonal Process*. Springer-Verlag, Berlin, 1986.

HALBERG, F. Quo vadis basic and clinical chronobiology : promise for health maintenance. *Am. J. Anat. 168*: 543-594, 1983.

HALBERG, F. Chronobiology: professional wallflower or paradigm of biomedical throught and practice? *In*:PAULY, J.E. & SCHEVING, L.E. (eds.) *Advances in Chronobiology Part* A, pp. 1-26, 1987.

HALBERG, F.; HALBERG, E.; HALBERG, F. & HALBERG, J. Circaseptan (about 7-day) and circasemiseptan (about 3.5 day) rhythms and contributions by Ladislav Dĕrer. 1. General methodological approach and biological aspects. *Biológia (Bratislava) 40*:1119-1141, 1985.

HALBERG, F.; HALBERG, E.; HALBERG, F. & HALBERG, J. Circaseptan (about 7-day) and circasemiseptan (about 3.5 day) rhythms and contributions by Ladislav Dĕrer. 2. Examples from Botany, Zoology and Medicine. *Biológia (Bratislava) 41*: 233-252, 1986a.

HALBERG, F.; HAUS, E.; HALBERG, E.; CORNÉLISSEN, G.; SCARPELLI, P.; TARQUINI, B.; CAGNONI, M.; WILSON, D.; GRIFFITHS, K.; SIMPSON, H.; BALESTRA, E. & REALE, L. Chronobiologic challenges in social medicine: ilustrative tasks in cardiology and oncology. *In*: HALBERG, F.; REALE, L. & TARQUINI, B. (eds.) *Chronobiologic Approach to Social Medicine*. Ist. Italiano di Medicina Sociale, 1986b, pp. 13-42.

HASTINGS, J.W. & SCHWEIGER, H-G. (eds.) *The Molecular Basic of Circadian Rhythm*. Dahlem Konferenzen, Berlin, 1976.

LOHER, W. (ed.) *Behavioral Expressions of Biological Rhythms*, Garland Press, New York, 1982.

MARQUES, M.D.; MARQUES, N.; MARQUES, R.D.; MARQUES, L. D. & HALBERG, F. Ambulatorily monitored familial in-

ter-individual differences in external circadian timing with internal cardiovascular in-phase synchronization. *Chronobiologia 12:* 258, 1985.

MARQUES, N.; TSAI, T.H.; Van PILSUM, J.; SÃNCHEZ DE LA PEÑA, S.; UNGAR, F.; TOWLE, H.; SCHEVING, L.E. & HALBERG, F. Infradian modulation of adult female Lewis rat corneal mitoses and Kidney transaminidase. *Chronobiologia 12:* 258, 1985.

MARQUES, N.; MARQUES, M.D.; HALBERG, F. & SOTHERN, R.B. Ambulatory cardiovascular monitoring by an adult man for 16 days after transequatorial transmeridian flight. *In:* HALBERG, F.; REALE, L. & TARQUINI, B. (eds.) *Chronobiologic Approach to Social Medicine*. Ist. Italiano di Medicina Sociale, Roma, 1986, pp. 417-425.

MARQUES, N.; EDWARDS, S.W.; FRY, J.C.; HALBERG, F. & LLOYD, D. Temperature compensated ultradian variation in celular protein content of *Acanthamoeba castellanii* revisited. *In:* PAULY, J.E. & SCHEVING, L.E. (eds.) *Adv. Chronobiology Part A*, 1987, pp. 105-119.

MENNA-BARRETO, L.S.; FORTUNATO, G.; CIPOLLA-NETO, J.; AFÊCHE, S.C.; RECINE, E.G.I.G.; BENEDITO-SILVA, A.A. & MARQUES, N. Circadian temporal organization of spontaneous behavior of the albino rat: also social interaction is temporaly concentrated. *Chronobiologia 14:* 208, 1987.

MENDLEWICZ, J. & Van PRAAG, H.M. (eds.) *Biological Rhythms and Behavior*. S. Kanger, Basel, 1983.

MOORE-EDE, M.C.; SULZMAN, F.M. & FULLER, C.A. *The Clocks that Time Us. Physiology of the Circadian Timing System*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1982.

NAITOH, P. Chonobiologic approach for optimizing human performance. *In:* BROWN, F.M. & GRAEBER, R.C. (eds.). *Rhythmic Aspects of Behavior*. Lawrence Erlbaum, New Jersey, 1982, pp. 41-103.

PAULY, J.E. & SCHEVING, L.E. (eds.) *Advances in Chronobiology Part A & B*. Alan R. Liss, New York, 1987.

PENGELLEY, E.T. (ed.) *Circannual Clocks Annual Biological Rhythms*. Academic Press, New York, 1974.

REDFERN, P.H.; CAMPBELL, I.C.; DAVIES, J.A. & MARTIN, K. F. (eds.) *Circadian Rhythms in the Central Nervous System*. Macmillan Press, London, 1985.

REINBERG, A. & SMOLENSKY, M.H. *Biological Rhythms and Medicine. Cellular, Metabolic, Physiophatologic, and Pharmacologic Aspects*. Springer-Verlag, New York, 1983.

SAMIS Jr., H.V. & CAPOBIANCO, S. (eds.) *Aging and Biological Rhythms*. Plenun Press, New York, 1978.

SÃNCHES DE LA PEÑA, S.; MARQUES, N.; HALBERG, F.; MARQUES, M.; RYBA, R. & WEYDAHL, A. Chronobiologically assessed penbutolol and saline effects upon blood pressure of SHR-SP rats. *Chronobiologia 11:* 408 - 409, 1984.

SÃNCHES DE LA PEÑA, S.; Van PILSUM, J.F.; HALBERG, F.; MARQUES, N. & UNGAR, F. Infradian rhythms characterize transaminidase activity in rat kidney. *Chronobiologia 12:* 183-184, 1985.

SÃNCHES DE LA PEÑA, S.; MARQUES, N. & HALBERG, F. Infradian modulation of corticosterone production by hamster adrenals in vitro. *In:* HALBERG, F.; REALE, L. & TARQUINI, B. (eds.) *Chronobiologic Approach to Social Medicine*, Inst. Italiano di Medicina Sociale, Roma, 1986a, pp. 771-775.

SÂNCHES DE LA PEÑA, S.; BROWN, G.M., UNGAR, F.; MARQUES, N.; SCHEVING, L.; GROTA, L.J. & HALBERG, F. Chronobiologic lead study cost-effectively assesses circadian-circaseptan intermodulation in murine pineal melatonin content. *Chronobiologica 13*: 329-333, 1986b.

SCHULZ, H. & LAVIE, P. (eds.) *Ultradian Rhythms in Physiology and Behavior*. Springer-Verlag, Berlin, 1985.

TSAI, T.H.; SCHEVING, L.E.; MARQUES, N.; SÂNCHES DE LA PEÑA, S. & HALBERG, F. Circadian-infradian intermodulation of corneal epithelial mitoses in adult female rats. *In*: PAULY, J.E. & SCHEVING, L.E. (eds.) *Adv. Chronobiology Part* A. 1987, pp. 193-198.

WEBB, W.B. Foreword. *In*: BROWN, F.M. & GRAEBER,R.C. (eds.) *Rhythmic Aspects of Behavior*. Lawrence Erlbaum, New Jersey, 1982a, pp. IX-XIII.

WEBB, W.B. (ed.) *Biological Rhythms, Sleep and Performance*. John Wiley, Chichester, 1982b.

WILKE, J.T. Ultradian biological periodicities in the integration of behavior. *Int. J. Neuroscience 7*: 125-143, 1977.

Anais de Etologia - 5: 25 - 61, 1987

ASPECTOS DA ECOLOGIA SOCIAL NA CONTRIBUIÇÃO À ETOLOGIA CLÁSSICA PARA O ENTENDIMENTO DOS PROCESSOS ESSENCIAIS DO COMPORTAMENTO SOCIAL NOS ANIMAIS

ANTONIO FERNANDES NASCIMENTO JÚNIOR *

Desde a inauguração da Etologia, na década de 40, até bem pouco tempo atrás, inúmeros pesquisadores tentaram encontrar os padrões gerais do comportamento animal. A idéia dos padrões fixos de ação, a teoria do sinal, as idéias do estímulo supra normal,do comportamento deslocado, do modelo psicohidráulico,a teoria da agressão inata, em suma toda a contrução teórica da Etologia apontava para isso. Assim, uma avalanche de pesquisadores do comportamento animal saíram à procura de uma base comportamental geral entre os animais como é o código genético para todas as células.

É um mérito incontestável da Etologia, o estabelecimento do vínculo entre o comportamento de um animal, sua adaptação e consequente evolução. Esta foi, sem dúvida,uma das maiores descobertas desse século na Biologia. Porém, esta nova visão acabou levando a uma generalização, muito ampla onde os etologistas acabaram por reduzir todas as espécies animais a organismos dependentes de sinais que desencadeiam padrões fixos de ação, caso sua energia específica de ação favoreça a resposta. Tal padrão pode sofrer a interferência de um estímulo supra normal ou pode, através de situações de conflito, apresentar um comportamento deslocado e exibir um completo ritual nupcial ou de saudação ou de submissão ou outro, todos eles, importantes para a manutenção da espécie,selecionados pelo ambiente e geneticamente controlados.

O aprendizado, por sua vez, segundo os etologistas, estava associado principalmente a modulação dos padrões fixo de ação. Para alguns pesquisadores mais radicais a

*Depto de Biologia, Universidade de Ribeirão Preto
UNAERP - 14.100 - Ribeirão Preto - SP.

verdadeira importância para a sobrevivência de um animal ou de uma espécie estava na fixidade dos comportamentos, e sua plasticidade era um apêndice dessa fixidez.

A síntese principal dessa visão é relatada nas obras de TINBERGEN (1951), LORENS (1958,1966) e EIBL-EIBESFELDT (1974). É interessante ressaltar porém que o próprio TINBERGEN (1969) admitiu que o modelo de Lorens era demasiadamente simplificado.

Os exageros produzidos por essa abordagem outrossim, não invalidam o caráter taxonômico do comportamento, apresentado como uma estrutura semelhante à morfológica ou fisiológica pelos etologistas clássicos. Muitos insetos são aparentados por produzirem ninhos semelhantes ou emitirem sons parecidos (MANNING, 1972) ou não se incluem na mesma espécie por apresentarem pequenas barreiras etológicas que inviabilizam seu cruzamento.

O mesmo acontece com todos os outros grupos animais. Cada grupo tem seu modo de copular, de caçar, de se defender, de interagir socialmente, etc (NASCIMENTO JÚNIOR, 1983). Mas justamente porque a visão evolutiva produz uma árvore filogenética com inúmeras ramificações, também são inúmeras as ramificações produzidas pelos componentes das espécies que a compõem.

Já na década de 60, a Etologia desenvolveu-se na análise do comportamento social, trabalhando lado a lado com a Ecologia e dinâmica de populações. Contemporânea dessa Etologia Social foram a Sociologia e a Sociodemografia.

Segundo CROOK (1970) a Socioecologia estuda a correlação entre as organizações sociais dos animais e seus respectivos nichos ecológicos. A Sociodemografia estuda o papel dos fenomênos sociais no controle da densidade das populações animais. Assim, de posse dessas novas áreas de estudo CROOK (1970) pressupõe que a estrutura e a dispersão social, características de um determinado grupo, não devem ser concebidas exclusivamente como um atributo específico da espécie (como afirmam os etologistas clássicos) e sim como um sistema dinâmico. Para esse autor as diferenças na estrutura social que ocorrem nas rela-

ções inter-individuais, em diferentes populações de uma espécie, parecem estar associadas, principalmente, aos contrastes ecológicos.

Esta nova abordagem modifica a visão etológica clássica já que admite uma plasticidade comportamental muito maior do que admitida pela idéia de padrão fixo de ação. Assim o estudo das organizações animais passou a considerar, não apenas o indivíduo representante de sua espécie com suas peculiaridades específicas, como também o grupo todo, com suas peculiaridades próprias e a ação ambiental sobre ele.

As Interações Sociais

As interações sociais ocorrem em, praticamente, todos os animais. Raríssimos são os casos de organismos que, de alguma forma, não interagem com um congênere, sobretudo na época da reprodução. É preciso se aproximar da fêmea sem fazê-la fugir ou ser atacado por ela, ao mesmo tempo é preciso espantar os competidores que têm o mesmo objetivo. Assim,inúmeros peixes, répteis, aves e invertebrados, se aproximam da fêmea através de uma série de passos ritualizados onde os padrões motores simples como postura de ameaça, de ataque de submissão e outros se misturam originando complexos padrões motores, muito bem explicados por LORENS (1958) e TINBERGEN(1951). A construção de tais padrões também requer tipos diferentes de motivação dos animais e consequentemente a presença de situações de conflito e ainda de comportamentos deslocados. Assim, em várias aves o comportamento nupcial tem a seguinte formação: Primeiro, o animal se sente ameaçado pela presença de outro de sua espécie e portanto apresenta uma atitude agressiva assumindo a posição de ameaça. Esta situação pode evoluir até o ataque. Este ataque porém pode ser dissipado no ar, no que denomina-se comportamento deslocado. A fêmea, por sua vez pode também assumir postura de ameaça e/ou no meio do caminho

a motivação agressiva pode ser superada pelo medo e ela (ou ele) recua. A postura de submissão pode aparecer,bem como comportamentos de facilitação social (alisar penas, juntar gravetos, etc). Todos esses padrões simples acabam por compor um padrão muito mais complicado, que é o ritual nupcial. É importante salientar, que cada espécie tem o seu padrão de cortejamento, o que impede o frequente cruzamento entre espécies próximas (MANNING, 1972).

Os padrões de luta também, são constituidos assim. Frequentemente os animais exibem postura de ameaça, ataque, submissão, situações de conflito e comportamentos deslocados, de forma que a luta, em muitos casos, é bastante ritualizada (EIBL - EIBESFELDT, 1974). Os machos de cobras venenosas, por exemplo, não se mordem na disputa de uma fêmea, mas se entrelaçam numa espécie de "jogo de empurrões" de forma que medem apenas suas habilidades físicas. Ninguém sai ferido.

Os lobos têm suas lutas pouco ritualizadas (já que o aprendizado é um fator essencial) mas ainda assim apresentam padrões ritualísticos em suas posturas iniciais ou mesmo durante a luta e no final as posturas de submissão ativa, passiva, apaziguamento, etc, são bem características. As girafas lutam entre si num ritual de pescoços em lugar de coices e os ungulados de chifre, em geral não usam suas hastes e sim medem sua força com cabeçadas e empurrões (EIBL-EIBESFELDT, 1974).

Inúmeros outros exemplos de padrões ritualizados complexos se apresentam na natureza e os etologistas clássicos as elegeram como os seus principais objetos de estudo. Seu método, a observação naturalística, se prestava muito a esse tipo de abordagem e seu aprimoramento ocorreu principalmente na coleta e apresentação dos dados.O referencial teórico sempre foi adaptabilidade do comportamento, as estruturas envolvidas, seu desenvolvimento ontogenético e filogenético (TINBERGEN, 1981). O objetivo principal desses pesquisadores era acumular o máximo possível de dados etológicos no máximo possível de espécies existentes e com isso demonstrar a importância dos padrões inatos para a sobrevivência de todas elas.

Uma análise mais profunda do referêncial teórico desses autores pode revelar que o comportamento essêncial apresentado por qualquer espécie animal é a **agressividade** (LORENS, 1966). A necessidade da defesa do território por um macho cria neste uma profunda agressividade , subretudo no período de reprodução, em que o território, se faz necessário para a reprodução e manutenção de seus descendentes. A natureza assim, selecionou nesses animais mecanismos que permitiam a aproximação apenas das fêmeas de sua espécie.

Os mecânismos seriam os sinais e os comportamentos ritualizados que, uma vez exibidos por machos e fêmeas dissipavam a agressividade contida no indivíduo e permitiam uma reprodução adequada. Um exemplo, bem demonstrativo do fato é a aproximação entre um macho e uma fêmea da gaivota-de-mascara-negra. Como olhar diretamente para a parte negra do rosto das gaivotas é um sinal estimulante à agressão, o casal se aproxima inicialmente evitando o olhar direto (TINBERGEN, 1960). Também foram selecionados sinais para pais e mães não atacarem seus filhotes e os alimentarem e protegerem.

Por outro lado, se a agressividade era contida na presença das fêmeas, no caso de outros machos sucedia-se exatamente o contrário. A necessidade da defesa do território selecionava sinais sociais que provocavam grande agressividade nos machos de uma espécie. Assim, o flanco vermelho de peixe engana-gato era um sinal suficiente pata desencadear em seu congênere uma agressividade suficiente para iniciar um ataque (MANNING, 1972), mesmo que esta cor vermelha provenha de uma construção inanimada.A luta real porém na maioria dos casos, conforme foi discutido anteriormente, deveria ser ritualizada, para impedir perdas graves para a espécie,
Assim, a agressividade é a base, tanto do cortejamento como da defesa territorial.

A Origem Do Território

A idéia de território entre os etólogos é oriunda

do conceito ecológico de espaçamento (ODUM, 1970). Para os ecologistas, o espaçamento ocorre, nos agrupamentos animais, limitados por fatores externos (climáticos,edáficos, topográficos, oferta de alimentos, presença de predadores, parasitas, etc) e fatores internos da população (taxa de reprodução, natalidade, mortalidade, razão de sexo, etc). Desta forma, numa dada população, seus integrantes estariam tão espaçados quanto esses fatores o permitissem. Se a oferta de alimento é baixa ou a predação é alta em relação ao número de integrantes da comunidade, ocorre a competição, a morte ou a imigração.

O simples espaçamento porém é o único fator a originar um território onde o animal terá alimento disponível, defesa contra predadores, parasitas e contra o clima e uma boa probalidade de se acasalar e cuidar de sua prole. O tipo de organização social apresentada pela espécie é outro fator essencial. Por exemplo, muitas aves utilizam territórios de nidificação, se reproduzindo e caçando em outros lugares. Há portanto nesses casos, territórios unicamente destinados à reprodução, à caça,mistos, etc (DEAG, 1980). Assim, os territórios, além de serem produzidos pelos fatores ecológicos clássicos, também dependem do tipo de organização social que cada espécie apresenta.

A defesa do território, conforme relata WILSON (1975), também varia conforme a estrutura social, podendo o mesmo ser defendido por apenas um indivíduo (como ocorre mais frequentemente), pelo casal, pelo grupo, etc. Ocorrem também casos de territórios defendidos por pares de irmãos com a finalidade reprodutiva. Tais ilustrações são encontradas sobretudo nos perus selvagens, conforme observou De Watts e Stokes *in* DEAG (1980). Há casos como o dos leoes, que o território principal do grupo pode ser subdvidido em outros subterritórios e os machos se associam para defendê-lo integralmente de invasores de outros grupos (SCHALLER, 1972 e BERTRAM,1973).

Pode-se encontrar ainda situações mais complexas como acontece com os babuinos (KUMMER,1968). O harém, constituído por um macho dominante, várias fêmeas e alguns

machos secundários representa o território de acasalamento e cuidado com as crias. Durante certo período do dia alguns grupos se reunem formando um bando, cujo objetivo é a alimentação. E, por fim, a noite, quando se dirigem aos abrigos nas árvores ou nas rochas, vários bandos se juntam para constituir uma tropa, a qual se protegerá de predadores noturnos. Assim os vários grupos desses babuínos têm territórios particulares e, em comum, dependendo da necessidade.

O território do cãozinho-da-pradaria de cauda negra é também dotado de particularidades relevantes. Os territórios familiares estabelecidos dentro do agrupamento geral (cidade dos cãezinhos-de-paradaria) são mais ou menos aprendidos por cada animal que nasce dentro dele. Assim se sucedem "por tradição" (KING, 1959).

Um comportamento peculiar em vertebrados ocorre na jaçanã (JENNI & COLLIER, 1972), onde a fêmea possui um grande território, o qual permite a formação de subterritórios controlados por machos. Cada macho constrói um ninho onde ela põe seus ovos, que eles incubam e vigiam, Este é um dos únicos casos conhecidos na natureza, em vertebrados, onde a fêmea forma um harém de machos.

No caso das emas, o macho forma um harém de até 15 fêmeas. Cada uma irá contribuir na produção de ovos em um ninho construido pelo próprio macho. Após acummular, uns 50 ovos, ele expulsa as fêmeas e cuida de toda a incubação. As fêmeas, por usa vez se juntam ao harém de outro macho e o processo se repete. (SICK, 1984).

Considerando a enorme heterogeneidade das estratégias apresentadas pelas espécies animais e pela diversidade de recursos defendidos, GREIG (1984), justifica as vantagens do comportamento territorial nos animais pelos seguintes fatores: 1) formação do par; 2) manutenção do vínculo de par e /ou habilidade da associação com a fêmea; 3) reduzir a interferência com a copulação por outros; 4) reduzir o tempo gasto com agressão; 5)permitir, a defesa do ninho e das crias; 6) previnir epidemias; 7) limitar a densidade da população, 8) garantir o suprimen

to alimentar e 9) reduzir a predação por estabilização da área familiar.

A Hierarquia Nos Grupos Sociais

Numa sociedade animal organizada, em função, do território, um dos comportamentos mais frequentes encontrados é o comportamento de dominância-submissão. Frequentemente, animais machos lutam pelo território com lutas geralmente muito ritualizadas (EIBL-EIBESFELDT, 1974), onde o resultado especifica quem, durante aquele período reprodutivo, será ocupante do território. Há ainda lutas por melhores territórios (mais protegidos, com maior oferta de alimentos, mais visitado por fêmeas, etc).O predador fica sem território ou nos territórios marginais , onde em alguns casos, pode-se estabelecer até uma hierarquia de posição.

Quando a organização social é mais sofisticada a relação de dominância-submissão se reflete numa hierarquia onde o macho (e/ou a fêmea) dominantes se vêem favorecidos na alimentação, instalação, defesa e reprodução. Em geral a escolha se dá mediante testes de força, em parte ritualizados, em parte aprendidos durante os jogos juvenis e lutas anteriores.

As primeiras observações sobre hierarquia foram descritas por SCHJELDERUP-EBBE (1922) em galinhas; DARLING (1937) observou a mesma hierarquia de dominação em um grupo de fêmeas de cervo-europeu. Em ambos os casos o grupo parece se organizar em torno de um sistema de proteção. Esse mesmo sistema foi encontrado em um enorme grupo de espécies, como por exemplo GEIST(1966) em cabras selvagens; NELWEILER (1969), no morcego-raposa-voadora; DOUGLAS-HAMILTON (1972), em elefantes e muitos outros.

Mas, a hierarquia também pode se manifestar por razões reprodutivas como, por exemplo, em canguru *Macropus parry* (KAUFMANN, 1974). Lorens (*in* TINBERGEN 1981)descreve o caso de uma fêmea do corvo europeu (*Corvus monedа*) de baixa posição social, que se acasalou com um corvo altamente colocado no bando e melhorou seu "status". DEVORE(1965) observou que as fêmeas de camadas inferiores do babuíno hamádria, sobem de "status" quando estão em estro ou quando tem filhotes. O mesmo acontece com o gorila-da-montanha (HARCOURT, 1979). Em geral, porém DEWSBURY (1982) afirma que nos mamíferos, a relação entre "status" e comportamento copulatório parece ser mais consistente, em carnívoros e ungulados e mais variável em primatas e roedores. O lobo, por exemplo, apresenta uma hierarquia fortemente associada à reprodução (WOOLPY, 1968); o mesmo ocorre com os antílopes (JARMAN, 1974) .

Os primatas são muito heterogêneos. No babuino sagrado (KUMMER, 1968), a hierarquização é intensa. WASHBURN & DEVORE (1962) por sua vez, demonstraram que o "status" de um babuíno macho dentro da hierarquia de dominância depende somente de suas condições físicas e habilidades na luta, mas também de suas relações com os outros grupos machos. Nos macacos *Rhesus* e japonês, a posição hierárquica ocupada por um indivíduo no bando é determinada, em grande parte, pela posição hierárquica de sua mãe, conforme viram KAWAI (1958), KOFORD (1963),SADE (1967), KAUFMANN (1967). No bugio CARPENTER(1934) não identificou indivíduos dominantes e observou acasalamento indiscriminado. Atribui o fato à relativa ausência de predadores e regularidade na oferta de alimentos. Nos macacos-aranha, porém, os machos tendem a ser dominantes sobre as fêmeas e os adultos sobre os jovens, porém a ordem não é linear, o que dificulta definir tal dominação (Eisenberg & Huesin *in* WILSON, 1975).

LAWICK-GOODALL (1965) observou um chimpanzé hierarquicamente inferior que, produzindo ruidos arrastando latas de petróleo no solo, melhoram a sua posição no grupo. HAWAMURA (1959), observou que macacos *Rhesus* estabelecem alianças para subir na hierarquia do bando.

A injeção de hormônios masculinos, em muitas espécies, (inclusive em galinhas e pombas selvagens) faz as fêmeas subirem nas escalas de dominância (NOGUEIRA NETO,

1984). Esse efeito porém não é encontrado nos estorninhos e nos canários do reino. Nos macacos japoneses, EATON (1976),não encontrou qualquer correlação entre o grau de dominância de um macho e seus níveis de testosterona.

A hierarquia nas organizações sociais de aves e mamíferos em geral, ocorre através da dominação das fêmeas pelos machos, no entanto importantes excessões já se constataram tais como: em varas de pecaris, as fêmeas dominam os machos e iniciam a maioria dos cortejos e pareamentos (EISEMBERG,1966 e SOWLS, 1974), tal dominação também se verifica em castores (HODODEN & LARSON, 1973) e em hienas (KRUUK, 1972 e FRANK, 1986).

Tendo em vista os diferentes tipos de hierarquia que se apresentam nas espécies animais, os principais traços que entram como fatores na determinação dessa hierarquia são: (1) Idade; (2) Sexo; (3) Peso; (4) Tamanho; (5) Experiência; (6) Traço materno; (7) Tempo do ciclo de reprodução; (8) Nível de Hormônios, (9) Alianças entre indivíduos e (10) Diferenças individuais. Há ainda alguns exemplos a citar. Os cães-caçadores apresentam uma organização extraordinariamente complexa e contudo não se identificou uma hierarquia como aquela encontrada em outros canídeos altamente sociais como o lobo (KUHME, 1965).

Outro exemplo importante são os coiotes, e os chacais. Esses animais frequentemente são encontrados aos pares mas podem tolerar jovens ou animais imaturos, que mostram submissão, desde que, o território que ocupam tenha uma oferta de alimentos compatível com a presença desses jovens (BEKOFF & WELLS, 1980 FERGUNSON *et al*, 1983).

O Cuidado Parental Com Os Animais

Outro comportamento frequente encontrado nas organizações sociais de todos os níveis é o cuidado materno.

Entre os peixes não é comum que se encontre tal cuidado; mas há excessões, uma delas é a, muito conhecida, tilápia que recolhe seus filhos na boca quando estes são ameaçados por algum perigo (WILSON,1975). Os casos mais comuns porém são as aves, os mamíferos e os insetos sociais. Estes últimos alcançaram um nível social extremamente complexo a partir de espécies solitárias, apresentando uma gradação social com espécies mostrando todos os tipos de associações, baseadas fundamentalmente na sobreposição de gerações e no cuidado com as crias (MICHENER,1974 e WILSON, 1971).

As aves em geral, e segundo WILLIS (1985), apresentam, vários tipos de estruturas sociais. Existem espécies em que ambos os pais cuidam dos filhotes, se revezando no cuidado com a cria e na busca de alimento, tais como Columbidae e os Psittacidae; em outras, a fêmea cuida dos filhotes enquanto o macho busca alimentos ou defende o território, como os pardais e os bem-te-vis. Outros defendem o território mas também auxiliam no cuidado com a cria, tal como as siriemas . Há casos em que o macho forma um harém e após a postura ele cuida dos ovos, como na ema (SICK 1984). Em jaçanã (JENNI & COLLIER, 1972) e nos tinamídeos em geral (SICH, 1984). O macho é quem choca os ovos e cuida dos filhotes, a fêmea , após a postura,abando o ninho indo procurar outros machos.

Os filhotes das aves dividem-se em duas categorias: (1) Os altriciais ou nidícolas, são os que nascem completamente indefesos sem penas, cegos e fracos, com uma atividade mínima ; e (2) os nidífugos, que estão capacitados para correr atrás dos pais e pegar objetos com o bico pouco tempo após o nascimento.

Em algumas espécies como nos pinguins (TINBERGEN, 1981), os jovens se agrupam em grandes "creches" sendo cuidados por alguns adultos enquanto o restante deles vão procurar alimentos. Este tipo de comportamento de "ama seca" é encontrado também em mamíferos possivelmente através de convergência comportamental, na forma de extratégia similares comportamentais e socioecológicas no cuidado parental (REIDMAN, 1982).

O cuidado aloparental e a adoção dos jovens tem sido encontrado em cerca de 150 espécies de aves. Este tipo de cuidado é caracterizado quando outros membros do grupo ajudam os pais no cuidado com as crias, e segundo WILSON (1975), confere um alto valor adaptativo ao grupo que os exibe.

Os mamíferos também apresentam múltiplos procedimentos relativos ao cuidado com as crias. Estas, por sua vez, apresentam características ao nascer que variam entre as espécies. Os filhotes de gnus precisam andar logo após o nascimento para acompanhar o rebanho e não se tornar presa de leões, leopardos, chitas, cães-caçadores, etc. Em contraposição outros mamíferos nascem totalmente indefesos, sobretudo os carnívoros, os roedores e os primatas.

Em muitas espécies apenas a mãe se encarrega do cuidado e da educação dos filhos, por exemplo os Edentata e os Insectivora em geral. Em outras a responsabilidade é dividida pelo casal, como as pacas e cutias, o tapiar, o dik-dik, a raposa-ártica, o fenêca, etc. Ocorrem também situações em que o cuidado das crias é exercido pelas várias fêmeas e o macho de um harém, como em alguns primatas (babuíno-sagrado, macaco-pata, etc) ou como em elefantes, em que os filhotes são cuidados somente por fêmeas ou em leões que os filhotes tem a atenção de várias fêmeas e alguns machos (WILSON, 1975).

Nas famílias ampliadas de lobos, nas matilhas de cães-caçadores, nos agrupamentos de chimpanzes, de gorila-da-montanha e várias outras sociedades de animais primatas e carnívoros encontram-se graus de cooperação mais evidentes entre parentes para o cuidado com as crias. Esta mesma situação ocorre em cetáceos, elefantes, nos primatas que constituem harêns, e possivelmente, em alguns ungulados sociais. Neste caso, assim como ocorre nas aves, já se encontrou, pelo menos, 120 espécies de mamíferos que apresentam cuidado aloparental e adoção de jovens não parentes (REIDMAN, 1982). Segundo este autor os indivíduos que cuidam do jovem estranho podem adquirir vantagens seletivas associadas ao aumento de seu

"fitness intrusivo" adquirindo também experiência parental altruismo recíproco e ainda podem "explorar" o jovem adotado. Em muitos casos a ação ambiental, tal como a escasses de recursos reprodutivos ou de fonte alimentar requer extratégia de forrageamento cooperativo o que influência a ocorrência de comportamentos aloparentais e adoções (REIDMAN, 1982).

A presença de filhos mais velhos no território dos pais em coiotes (BEKOFF & WELLS, 1980) e chacais-dourados (MACDONALD, 1979) auxiliando no cuidado das crias novas (seus irmãos), em épocas de fartura de alimento, vem fortalecer a idéia de tolerância da presença de outros animais em território alheio com a finalidade de aumentar a possibilidade de sobrevivência das novas crias, desde que se mantenham submissos e não venham a competir com os pais pelo território ou reprodução.

O Comportamento Lúdico

O comportamento denominado "jogos" nos animais é uma categoria de difícil definição, mas de fácil reconhecimento. Esta idéia não é nova, já no final do século passado Karl Groos (1898 *in* WILSON, 1975) sintetizou a idéia de jogos e apresentou enorme quantidade de exemplos.

Esse tipo de conduta é um patrimônio dos vertebrados. Até hoje não foi encontrado qualquer invertebrado que o exibisse. Entre os vertebrados, é um comportamento tipicamente de mamíferos. Algumas aves o apresentam, como os corvos (GWINNER, 1966), mas são em pequeno número. Uma enorme quantidade de mamíferos apresentam o comportamento de jogos, frequentemente em sua fase juvenil, mas também, quando adulto. DARLING (1937) observou que pequenos cervos defendem, em seus jogos, pequenos montículos, INNHELDER (1955) descreveu jogos em rinocerontes; STEFANSSON (1944) em caribu; KOFORD (1957), em vicunha; MECH (1966) entre lobos e presas; WALTHER (1964) em antílopes;

NELWEILER (1969) em morcegos; BEKOFF (1972) em vários canídeos; FARENTINOS (1971) em leão-marinho; dentre outros.

A conduta lúdica inclui manipulação com objetos e congêneres através de padrões motores e vocalizações bastantes acentuadas. Embora tais padrões se apresentam funcionais no adulto, aqui eles são independentes de sua verdadeira função. As lutas, por exemplo, apresentam padrões fixos de ação independentes e mesmo as sequências apresentadas nos jogos são distintas das funcionais e podem até combinar padrões de diferentes círculos funcionais, que, nos casos reais se excluem mutuamente, tais como o comportamento sexual junto ao comportamento de luta (EIBL-EIBESFELDT, 1974). Segundo este autor, ao que parece, os movimentos dos níveis mais simples de coordenação motora são ativados mais ou menos independentemente dos mecanismos motivadores a que estão normalmente sujeitos. Disso resulta, entre outras coisas, na capacidade de combinar livremente esses padrões de comportamento a qual o autor acredita que permite incluir ações de diferentes círculos funcionais, e trocar a vontade " o papel" desempenhado pelos diferentes companheiros. de jogo.

Esta abordagem descrita por EIBL-EIBSFELDT (1974) tem vários adeptos e é dominado **Conceito Funcionalista do Comportamento Lúdico.** Tal conceito define o jogo como qualquer comportamento que envolve provas,manipulação,experimentação, aprendizagem e controle de seu próprio corpo, assim como do comportamento dos outros e que também essencialmente tem a função de desenvolver e aperfeiçoar as futuras respostas adaptativas do contexto físico e social (WILSON, 1975).

DARLING (1937) e LOIZOS (1966), dentre outros, mais preocupados com a forma, a aparência e a fisiologia dos jogos, inalguraram o **Conceito Estruturalista do Comportamento Lúdico.**Por esse conceito, o jogo e "uma atividade exageradamente discrepante de diversão, orientada, marcada por modelos motores originais ou combinações deles e que parecem não ter, para o observador, uma função imediata" (WILSON, 1975).

Fragen *in* WILSON, 1975 compara o jogo com o processo da mecânica cromossômica que, segundo ele, tem o mesmo tipo de diversidade multiplicativa:

(1) "Recombinação" - no jogo, as sequências adultas do comportamento se rompem. Elementos como ameaças, cuidados, fugas e posturas sexuais são apresentados em novas e plásticas sequências que não seriam adaptativas na forma adulta.

(2) "Fragmentação" - as sequências do comportamento são interrompidas, os princípios e finais adultos frequentemente podem omitir-se.

(3) " Translocação" - no jogo os elementos do comportamento de diferentes categorias adaptativas podem combinar-se casualmente.

(4) "Duplicação" - os episódios de espaçamento podem estender-se indefinidamente. Os elementos do jogo durante a vida adulta, só raras vezes, se repetem com frequência e ritmicidade.

Modernamente, algumas outras explicações da importância dos jogos tem sido propostas (GREIG, 1984). Elas incluem várias teorias sobre a razão dos jogos: 1) a teoria do excesso de energia; 2) a teoria da satisfação;3) a teoria da animação e 4) a teoria da prática e exercícios. A primeira supõe que o animal dissipa o excesso de energia nessa fase de sua vida, durante os jogos; a segunda afirma que os jogos são produzidos por uma satisfação no animal que os executam; a teoria da animação e a prática e exercícios diferem na enfase dos efeitos neurais, efeitos neurais expecíficos (aprendizagem) e efeitos musculares, respectivamente.

GREIG (1984) afirma que das várias teorias, a última teoria do exercício tem o maior suporte.

Uma importante questão observada, nos jogos, é a diversidade que este apresenta entre espécies diferentes. A exibição desses jogos é tão diferente quão diferentes são as organizações dos animais que os apresentam. Em alguns Mustelideos, por exemplo, o jogo social está mais inteiramente associado às lutas do que a outras formas de comportamento adulto (POOLE, 1978). Porém, a mordida é inibida ocupando somente 2% do tempo, em oposição

aos 40% na luta. Já em coiotes, VINCENT & BEKOFF (1978), não encontraram uma associação entre o jogo com a hierarquia ou com a caça. Segundo estes autores seus resultados estão de acordo com a corrente funcionalista, onde a função da luta é o treinamento. OWENS (1975) observou que em animais agressivos como os babuinos, quase todo o jogo é agressivo, POOLE & FISH (1975) observando o comportamento lúdico em *Ratus norvegicus* e *Mus musculus*, encontraram o jogo solitário em ambas as espécies, porém o jogo social era encontrado, somente na primeira. Os elementos do jogo social, segundo estes autores, eram organizados com sequência definidas, diferentes da agressão adulta. WOLFF (1981) encontrou, porém, jogos sociais também em camundongos. Este autor justifica os resultados, sugerindo que talvez o ambiente tenha impedido que os camundongos apresentassem jogos sociais nas observações de POOLE & FISH (1975). BIBEN (1983) observou que nos canideos *Speothos venaticus* (relativamente social) o repertório comportamental era mais limitado e mais rigidamente determinado do que em *Cerdocyon thous* (canideo moderadamente social) e em *Chrysocyon brachyurus* (canideo relativamente solitário).

Outra importante diferença apresentada pelos animais em seus jogos é em relação ao sexo; em espécies polígynas, que apresentam dimorfismo sexual com grandes divergências entre o macho e fêmea adultas, tem sido identificadas diferenças relacionadas ao sexo nos jogos juvenis, como por exemplo em primatas (HINDE & SPENCER-BOOTH 1967; KUMMER, 1968; OWENS, 1975; SYMONS, 1978; etc) em ungulados (BERGER, 1979 e 1980) e em roedores (POOLE & JANE 1976), dentre outros. Nos canídeos norteamericanos os quais apresentam grande monomorfismo e têem, relativamente, pequena divergência no comportamento de machos e fêmeas, as diferenças sexuais juvenis são mínimas (BEKOFF, 1974). O mesmo se sucede, conforme estudos de BIBEN (1983), em canídeos sul americanos.

É também relevante observar que fatores demográficos alteram o padrão de jogos, conforme encontrou CHENEY (1978) em babuínos; e mesmo fatores do ambiente físico segundo BERGER (1979) em cabrito-montez (*Ovis canadensis*).

Pode-se constatar, através da observação descrita, que os jogos nos animais acompanham as particularidades de sua organização social. Assim, os predadores apresentam padrões de caça, as presas apresentam padrões de fuga, os animais hierarquizados treinam a luta e todos eles apresentam treinamento físico e sexual. A presença do meio ambiente físico e da demografia interferem tanto na organização social, como num todo; como também no comportamento lúdico em particular. O tipo de reprodução (monogamica ou poligínica) também é um fator de diversificação do comportamento lúdico nos diferentes sexos.

Por outro lado as "regras sociais" são aprendidas pelos filhotes enquanto jogam. Por exemplo, machos de *Macaca mulata* que tenham sido impossibilitados de interagir com os congêneres de mesma idade durante seu desenvolvimento, adotam posturas incorretas e tem respostas inadequadas, aos sinais sociais reprodutivos (De Mason *in* DEAG, 1980) além de outros distúrbios sociais (HARLOW, 1959). Situações semelhantes ocorrem em canídeos (THOMPSON & MECZACK, 1956).

Os Comportamentos De Facilitação Social

Com o nome de comportamentos de facilitação social se conhece um conjunto de condutas mais ou menos frequentes nos agrupamentos animais, responsáveis pelo relaxamento das tensões e fortalecimento do par ou do grupo. O mais comum dessas condutas é o "grooming", que se apresenta como uma catação de parasitas na pele do congênere ou a simulação dessa atitude (uma espécie de "limpeza sem nada para limpar"), apenas permitindo uma aproximação de animais e, possivelmente, uma satisfação mútua. As aves apresentam condutas semelhantes ou equivalentes como, alisar as pernas e mexer com gravetos, como se fosse contruir um ninho (EIBL-EIBESFELDT, 1974).

É interessante acrescentar que esses comportamentos estão algumas vêzes, associados à ordem de dominação do

grupo. Por exemplo, em primatas (Maslow *in* SIMONDS, 1974), geralmente os indivíduos dominantes recebem mais o "grooming" do que o executam (EISENBERG & KUEHN, 1966) e há uma preferência familiar suficientemente acentuada que permite a determinação do caminho da afiliação (SIMONDS, 1974). Em macaco-aranha, porém o processo se sucede ao contrário. EISENBERG & KUEHN (1966) observaram que o "grooming" não é comum com os animais dominantes desparasitam mais do que são desparasitados.

O estagio reprodutivo dos membros de um grupo pode também interferir no " grooming" ROWELL (1968) observou que em babuinos adultos o estágio reprodutivo da fêmea não afeta a frequência com que ela desparasita e sim a frequência com que ela desparasitada. O "grooming" neste caso aumenta.

O"grooming" pode ser executado pelo indivíduo em si próprio ("grooming" individual) ou pode envolver mais de um indivíduo ("grooming" social) (SIMONDS, 1974). Conforme este autor o " grooming" individual primeiramente, tem a função de remover particulas da pele, porém em ocasiões de tensão, possivelmente serve como atividade deslocada. O "grooming" social, por sua vez(segundo o mesmo autor)é dependente do estímulo de outro animal e ocorre em três níveis diferentes (Sparks *in* SIMONDS, 1974): (1) "Allo-grooming"; (2) "grooming" mútuo e (3) "grooming" recíproco. No primeiro caso um animal desparasitiza um indivíduo passivo; no segundo, a desparasitização é ativa em ambos os indivíduos e no último caso há alternancia entre os estados ativo e passivo em ambos os participantes.

Nos agrupamentos sociais, sobretudo de primatas(SIMONDS, 1974), o "grooming" está associado a varias situações definidas: (1) o "grooming" materno, (envolvido no desenvolvimento o filhote e sua integração grupal); (2) o "grooming" relaxador de tensões; (3) o "grooming" entre o par sexual; (4) o "grooming" como recompensa(como por exemplo, após um encontro agonistico com outro que não era seu companheiro) e (5) "grooming" em sub-grupos.

A importância do "grooming", possivelmente, vai além do relaxamento das tensões e do fortalecimento do par ou grupo como propõe EIBL-EIBESFELDT, (1974). Ele também esta associado ao desenvolvimento normal do indivíduo,a padrões sexuais, a reforço e a aproximação grupal (conforme descreve SIMONDS ,1974), e a estabilidade e manutenção dos laços sociais entre os indivíduos de um grupo (Seyfarth *in* WOOD GUSH, 1983). A intensidade do "grooming" tambem varia entre espécies. WOOD-GUSH (1983)descreve que a frequência do "grooming" apresentada por cavalos e bois é muito menor do que aquela apresentada pelos primatas.

Assim o "grooming" pode assumir um diferente papel nas diferentes organizações sociais, variando de intensidade e frequência e, sofrendo a influência do estado fisiológico geral do animal que o exibe.

A Cooperação

A cooperação entre agrupamentos animais ocupa um lugar de destaque no estudo da Etologia e da Ecologia Social. O grau de complexidade apresentada por esse tipo de conduta é caracterizado como um dos de maior extensão em toda a escala animal. Alguns desses comportamentos já foram citados em partes anteriores desse trabalho, como o cortejamento cooperativo do galo-da-campina e os vários casos de cooperação no cuidado com as crias, nos jogos e no "grooming" social.

Genericamente, o comportamento cooperativo é encontrado em cinco situações principais: (1) no cuidado comunal com as crias (ou cuidado aloparental); (2) no cortejamento cooperativo; (3) nas alianças para o estabelecimento de dominância; (4) no forrageamento cooperativo e (5) na defesa comunal; sendo que os agrupamentos animais podem apresentar um ou vários comportamentos.

O cuidado aloparental e a adoção de jovens, já anteriormente citado, (REIDMAN,1982), tem sido descritos em

120 espécies de mamíferos e 150 aves. É também muito frequente entre os insetos sociais (WILSON,1975). É surpreendente que, embora hoje se conheçam tantas espécies de aves que cooperam entre sí, até meados da terceira década desse século se conheciam somente 10 espécies (Skutch *in* WILSON, 1975). Este mesmo autor, na década de 60 já relacionava 130 espécies. Os trabalhos de Davis em 1942 (WILSON, 1975) com as crotofaginas (cucos e anus) foram os primeiros a procurar entender as bases ecológicas da evolução social nos vertebrados. Este autor identificou três etapas progressivas na evolução do comportamento cooperativo nesta família. Na primeira, as aves constroem ninhos separados dentro do território do grupo e criam seus filhotes isoladamente (*Guira guira*). Na segunda o grupo defende fracamente o seu terrotório (*Crotophaga major*). Na última, ocorre propriamente o aninhamento comunal (em *Crotophaga sulcirostris* e *C. anu*).

A poligamia ou a promiscuidade estão, com frequência, presentes,muitas fêmeas contribuem para a mesma postura e todo o bando defende, seu território.BROWN (1970, 1972 e 1974) e WOOFENDEN (1976), estudando os gaios do novo mundo, também, encontraram etapas intermediárias no comportamento cooperativo dessas aves.

LIGON & LIGON (1982), estudando feniculídeos africanos observaram uma elevada taxa de mortalidade nos adultos, uma taxa de natalidade imprevisível devido a um regime alimentar flutuante e a insegura disponibilidade de esconderijos. Neste caso, os membros não reprodutores do bando servem como "assistentes" e ajudam na defesa do território. Em troca, este indivíduos podem beneficiar-se de duas maneiras. Primeiro se o "assistente" sobre viver ao reprodutor de seu próprio sexo no bando,pode herdar a condição de reprodutor; segundo o "assistente",ganha aliados potencialmente valiosos no caso de ter que emigrar.

STACEY & KOENING (1984), observando pica-pau-da-castanha-do-carvalho (*Melanerpes formicivorus*) concluiram que tais grupos são unidades complexas nas quais os membros

cooperam e competem entre si para aumentar a sua contribuição genética para a próxima geração. A maioria das crias do grupo nele permanecem como "ajudantes" porque a saturação em seu habitat significa inexistência de territórios vazios para serem ocupados por novos pássaros.Uma vez que as crias não podem se acasalar independentemente, elas podem se beneficiar permanecendo no territórios de seus pais e ajudando na criação dos filhotes. Quando a oportunidade de ir aparece, os jovens pássaros, geralmente dispersam para formar um novo bando.

A forte influência do ambiente no comportamento cooperativo em pássaros também foi observada por REYER (1986), AUSTAD & RABENOLD (1986), HUNTER (1987), e vários outros autores.

Entre mamíferos ocorrem situações semelhantes, sobre tudo em hienas (KRUUK,1972), em chacais-dourados (MACDONALD, 1979) em coiotes (BEKOFF & WELLS, 1980) e em chacais-do-dorso-negro (FERGUSON *et al.*,1983). A hipótese básica propõe que a quantidade de alimento e sua distribuição espacial e sazonal desempenham um papel modelador no comportamento social desses animais, através da variação da sociabilidade, não só de populações com acesso a diferentes recursos alimentares, mas também da sociabilidade de uma população única, de uma estação a outra. A matilha confere vantagens não somente na obtenção dos recursos alimentares frente aos competidores,mas também nas atividades reprodutivas.

Nos animais tipicamente sociais, a cooperação é muito mais evidente e sua dependência ambiental é bem menos caracterizada. KLEIMAN (1967) e FOX (1971) tem mostrado que dentro dos canídeos algumas espécies que apresentam grupo social permanente, caçando em grupo,mostram uma grande complexidade nos sinais visuais, maior do que nas espécies solitárias, comparando por exemplo, o lobo e a raposa, esta possue posturas mais ritualizadas e menos variadas para expressar as relações de dominância e submissão. Por outro lado, estes autores encontraram que os chacais-dourados e os coiotes apresentam sinais visuais (expressao facial), tão complicados quanto os lobos.

Possivelmente isto ocorra em função da possibilidade de sua sociabilização. Em contraste, os mesmos autores, observam que o cão-caçador (*Licaon pictus*) vive em grupos permanentes apresentando menos elementos na expressão facial, especialmente durante a ameaça. Isto parece ser em função do fato da exibição e reconhecimento dos traços hierarquicos, não parecerem a força de coesão maior no grupo de cães-caçadores e a postura de ameaça ocorre muito pouco dentro do grupo.

De fato, a estrutura social em lobos é altamente hierarquizada (MURIE, 1944), os primeiros estudos dos cães caçadores não identificaram dominância (KUHME , 1969). Mais tarde observaram dominâncias individuais onde as fêmeas competem na alimentação dos filhotes. Existem ordens de dominação separadas entre machos e fêmeas, porém se expressam tão sutis que, frequentemente passam despercebidos pelos observadores (WILSON, 1975).

As alcatéias de lobo são altamente organizadas e se constituem, em geral, de uma família com várias gerações de parentes (WILSON,1975).Todos levam alimentos à fêmea com cria quando regressam de uma caçada. A medida que os filhotes crescem os membros da alcatéia revezam-se na guarda dos filhotes para permitir que a mãe participe das caçadas com a alcatéia (BONNER, 1980).

Situação semelhante ocorre com os cães-caçadores onde já foi observado a matilha, inclusive cuidar de filhotes cujos pais morreram (WILSON, 1975). JOHNSINGH (1982) observou uma forte cooperação do grupo para a criação dos filhotes também em cães-vermelhos-da-ásia(*Dholecuon*).

Ao contrário dos lobos, as matilhas de cães-caçadores são formados por vários machos e fêmeas com seus filhotes (DEAG, 1980). Este sistema se assemelha mais aos leões (SCHALLER, 1972), mas, ao contrário, dos leões e dos lobos, os filhotes dos cães-caçadores tem lugar de destaque na matilha, alimentando-se antes dos adultos após estes terminarem de obter a caça (WILSON, 1975).

Entre os leões (SCHALLER, 1972) a cooperação é estreita entre as fêmeas do grupo, tanto no cuidado com as crias como na caça. Assim, como no cão-caçador, a reprodução é promiscua o que, para este caso, segundo DAVIS & BOERSMA (1984) é uma vantagem para o grupo. Ocorre ainda nessa espécie extermínio das crias por machos invasores de territórios alheios, após a morte do macho dominante.

Nos ungulados os animais mais extraordinariamente organizados são os elefantes (LAWS & PARKER , 1968).Organizados em unidades matriarcais subdivididas em grupos de parentes (DOUGLAS-HAMILTON & DOUGLAS-HAMILTON, 1975).As fêmeas cuidam dos filhotes com alto grau de cooperação e inclusive amparando os feridos, à semelhança de que fazem os golfinhos (SIEBENALER & CALDWELL,1956). Nestes animais foi identificada a ameaça "protegida" ou seja os machos menores podem dominar os de tamanho médio ao estabelecerem alianças com os machos chefes. Tal conduta é muito similar àquela descrita por KUMMER (1968 e 1971) em babuínos sagrados. LEE (1987) encontrou em elefantes fêmeas, parteiras incubidas de assistir e proteger as fêmeas grávidas da família.

A maior parte do restante dos ungulados, embora apresentem importantes agrupamentos sociais, não exibem uma conduta de cooperação entre si, a não ser no caso dos búfalos em que a manada acorre ao pedido de socorro dos jovens em perigo e alguns antilopes como o cob e o impala que usam um sistema de alarme para detectar melhor os predadores. Outros ainda se interpõem entre predadores e os jovens atacados (WILSON,1975).

Os roedores também não apresentam graus relevantes, de cooperação, salvo alguns casos,como o camundongo por exemplo, que segundo SAYLER & SALMON (1971) apresentam um grau de cooperação onde os filhotes de todas as mães da colonia são cuidados por "ama-secas", numa notável semelhança com pinguins e flamingos.

Os caêzinhos-pradaria estabelecem ondas de aviso ao detectarem a presença de um predador (KING, 1959).

A cooperação apresentada por golfinhos, porém,é muito mais complexa SIEBENALER & CALDWELL (1956) observaram golfinhos auxiliando congêneres feridos, mantendo-os na superfície da água para que pudessem respirar, também es-

tes autores observaram golfinhos em círculo ao redor das fêmeas que estão dando a luz e defendendo-as contra tubarões.

WURSING (1979) acredita que o sitema de reprodução nesses animais é possivelmente promíscuo.

Entre os primatas ocorre uma enorme variedade de formas de comportamento cooperativo. Por exemplo, em macacos japoneses, EATON (1976) tem observado que o sistema hierárquico está fortemente relacionado com a cooperação. O papel do macho alfa consiste, ao que parece, em dirigir os movimentos do grupo e em defendê-lo frente a possíveis ataques. O papel do macho subdominante é deter a luta entre os jovens; geralmente executam sua missão perseguindo o mais agressivo dos combatentes. Em alguns casos o macho alfa intervem de forma secundária no aplacamento dos combates. Já os machos periféricos parecem cumprir o papel de advertir o grupo da presença de predadores, e em ajudar os machos alfa a defenderem o grupo. Também jogam com os machos jovens e estes realizam seu aprendizado sobre o comportamento social adequado. As fêmeas educam e protegem seus filhos, que são completamente indefesos quando muito jovens. Os irmãos se defendem entre si e também sua mãe. Depois da puberdade os machos deixam de defender sua mãe mas, esta relação se mantem entre as fêmeas por toda a vida. As fêmeas adultas formam, também, alianças contra machos, sendo que, nestes macacos a aliança entre machos não ocorre. Em algumas ocasiões se produzem lutas entre grupos de fêmeas, tais lutas podem provocar até a fissão do grupo, com a partida de várias famílias que irão formar um grupo novo. Em consequência, a organização social nestes macacos parece depender mais destas alianças entre fêmeas que do atrativo sexual entre machos e fêmeas que, nesta espécie é estacional e transitório. Os traços hierarquicos não tem qualquer relação com pareamento.

Entre os babuínos sagrados, porém, a cooperação se apresenta de maneira diferente (KUMMER, 1968). O grupo contém um macho dominante seguido por um harém de fêmeas, sua prole e alguns machos acessórios. Esta é a uni-

dade social aparentemente preocupada com o acasalamento e cuidado com as crias. A procura de comida se faz com a união de vários haréns, formando um bando, e a proteção se faz com a união de vários bandos, formando uma tropa. Esses haréns são bastante independentes, com excessão, dos jogos ocorridos entre os jovens. O macho dominante exerce seu poder as custas de patadas e mordidas, para manter as fêmeas em sua proximidade e são responsáveis pela maioria das interações com outros grupos. Os machos jovens não copulam com as fêmeas. Nesta espécie KUMMER (1968) descreveu a ameaça protegida, já citada em elefantes.

Os babuinos comuns, por sua vez, não apresentam haréns. Em vez disso cada grupo se constitue de vários machos e grande número de fêmeas e filhotes. Os machos mais jovens se localizam mais perifericamente que as fêmeas e os filhotes no grupo. As fêmeas ajudam a cuidar de seus irmãos novos (DEAG, 1980).

Em chimpanzes a unidade social básica é uma vaga aliança de 30 a 80 indivíduos que ocupam uma área de atividade razoavelmente bem definida (Sugiyama; Iwaza e Nishida & Kawanaka in WILSON 1975). Os machos são aparentados e perenes na comunidade, estabilizam uma hierarquia entre si, enquanto que as fêmeas são transitórias, se transferindo em certa frequência, para outros grupos (GHIGLIERI, 1985). O grau de cooperação é acentuado, mesmo em se tratando de primatas.

Os chimpanzes partilham inclusive o alimento obtido quando este é limitado e se defendem rigorosamente, em grupos (KORTLAND, 1962).

Em contrapartida o bugio sul americano (*Alouata*) não apresenta tais sinais de agressividade. CARPENTER (1934) siquer conseguiu encontrar uma hierarquia definida entre os membros de um bando. O acasalamento é inteiramente indiscriminado.

A origem das diferenças na organização social dos primatas e a consequente variação de seu comportamento cooperativo, possivelmente é, ao menos em parte, determinada pelo meio ambiente. Os babuínos comuns, por exemplo,

vivem em ambientes cuja pressão da predação é muito forte e seus grupos grandes com vários machos fortes poderiam ser a resposta a esta pressão ambiental (DEAG, 1980). Os babuinos sagrados por ocuparem áreas semi desérticas, com menor taxa de predação, possivelmente não necessitam de tal defesa cooperativa mas, ao contrário, necessitam de grupos menores em função da escasses de alimento (KUMMER, 1971). Os bugios, segundo BONNER (1980), têm poucos predadores e um suprimento regular de alimento de forma que não foram selecionados para se tornarem agressivos.

Outros Comportamentos Relevantes

Dentro das comunidades animais surgem ainda várias outras questões que, embora pouco esclarecidas, merecem ser citadas. São os comportamentos adquiridos e incorporados no grupo através da experiência e, denominados por BONNER (1980) de "Cultura nos Animais". Há vários exemplos, tais como, a "subcultura" da batata, em macaco-japonês, (WILSON, 1975); ou a experiência dos elefantes em evitar caçadores (DOUGLAS-HAMILTON, 1972); ou ainda a mudança no canto das gaivotas (JENKINS, 1978); a transmissão social de preferência alimentar em ratos (POSADAS-ANDREWS & ROPER 1983) e em pombas (PALEMETA & LEFREBVRE, 1985).

Outra questão que merece ser mencionada são as diferenças individuais encontradas em várias espécies como por exemplo em ratos (OLDFIELD - BOX, 1969); em pinguins da adelia (SPURR, 1974); em macacos *Rhesus* (SIMPSON & HOWSE, 1980): em lobos (FOX, 1972); em cães (GODDARD & BEILHARZ, 1985); em hamster dourado (NISHIDA & SCHMIDEK, 1983) e em gaivotas (PATRIDGE, 1976) dentre outros.

A importância de tais diferenças para as organizações sociais nos animais ainda não pode ser esclarecida, embora alguns trabalhos como NISHIDA *et al.* (1985) e NISHIDA (1987) procurem estudar sua ontogenese, associando-as possíveis especializações sociais; e outros, como

FOX (1972) procurando uma implicação sócio-ecológica em diferenças individuais, outros ainda, como BARASH (1973) procuram o papel da genética nessas diferenças individuais.

Esta três linhas de pesquisa ilustram bem a abordagem adaptiva e consequentemente evolutiva, que atualmente predomina na área.

Conclusões

As novas descobertas encontradas por etoecologistas, e socioecologistas mostraram que nem tudo, dentro de uma organização social nos animais, é estável como apregoavam os estudos de Etologia nos anos anteriores. Na natureza ocorriam vários tipos de agrupamentos animais muito complexos e sòmente a descrição etológica era insuficiente para explicar a estrutura social tão diferente de cada um deles. Também, a transposição do estudo etológico de alguns indivíduos para toda a espécie não se revelou totalmente válida.

A idéia de seleção individual, simplesmente atuando, na eliminação do mais fraco também não era uniforme em todos os grupos.

A formação de grupos em canídeos e felideos, por exemplo, ocorrem geralmente em resposta aos fatores ambientais (KLEIMAN & EISEMBERG, 1973), tais como a densidade superior das espécies de presas e/ou a mobilidade dessas presas. A seleção favorece a vida em grupo através da caça cooperativa. Nos primatas esta influência ambiental é bem acentuada sobretudo nas espécies de babuinos, que apresentam organizações sociais em função das áreas que habitam, com diferentes diversidades de predadores (KUMMER, 1968; DEAG, 1980). Alguns mamíferos (como os coiotes, os chacais e as hienas) e aves (como algumas crotofaginas e o pica-pau-da-castanha-do-carvalho) podem apresentar grupos temporários condicionados à oferta de alimento durante o período.

Todos os comportamentos caracteristicamente sociais desses animais (tais como, dominância, submissão, cuidado parental, jogos, "grooming" e cooperação) sao fortemente influenciados pelo meio ambiental, se modificando conforme a oferta de alimentos ou a proteção contra predadores.

O próprio sistema de reproduçao sofre uma profunda influência dos fatores ambientais. A monogamia, por exemplo, (KLEIMAN, 1977) apresenta duas formas distintas:a monogamia facultativa (do tipo I) e a monogamia obrigatória (do tipo II). A facultativa pode ocorrer quando a espécie existe em uma densidade muito pequena, com machos e fêmeas ocupando um espaço que somente um membro do sexo oposto se encontra disponível para a reprodução.Já a monogamia obrigatória parece ocorrer quando uma fêmea solitária não pode criar seus filhotes sem o auxílio do congênere, porém a capacidade do habitat é insuficiente, para permitir a reprodução simultânea de várias fêmeas dentro do mesmo limite de território.

A presença, muito frequente, da seleção ambiental apresenta também um conjunto de expressões comportamentais, de combinações muito diferentes, o que aumenta a riqueza da comunicação nas espécies sociais (como acontece em lobos em relação às raposas, por exemplo).

Assim sendo, em muitos casos, a seleção individual é substituída pela seleção familiar em lugar de favorecer o indivíduo, favorece a família (MAYNARD SMITH,1978). Assim alguns agrupamentos animais, favorecendo o sistema de cooperação entre familiares podem otimizar a transferência de seu genes sem o custo de energia na produção de filhotes que em grande parte seriam destribuídos pela competição individual. É claro que a seleção individual pode estar presente em agrupamentos cooperativos (como por exemplo, em pica-pau-da-castanha-do-carvalho, onde as irmãs competem pela postura de ovos).

O fato é que o estudo das organizações sociais que se iniciou com a Etologia clássica, requisita agora uma abordagem mais ecológica para complementar aquilo que os primeiros etólogos descreveram com tanta perícia e que

os etólogos modernos pertinentemente, continuam, descrevendo e interpretando.

Referências Bibliográficas

AUSTAD, S.N & RABENOLD K.N. *Behav. 97:* 308-324, 1986.

BARASH, D.P. *Anim. Behav. Monographs. 6* (3): 172-245, 1973.

BEKOFF, M. *Quart. Rev. Biol. 47:* 412-434, 1972.

BEKOFF, M. *Amer. Zool. 17:* 323-340, 1974.

BEKOFF, M. & WELLS, M. *Scientific American, 242:*(4): 130-148, 1980.

BERGER, J. *J. Zool Soc. Lond. 188:* 251-266, 1979.

BERGER, J. *J. Zool. Soc. Lond. 192:*531-542, 1980.

BERTRAN, B.C.R. *Zoologica, 49* (2): 115-120, 1973.

BIBEN. M. *Anim. Behav. 31:* 814-826, 1983.

BONNER, J.L. *The evolution of culture in animals.* Princeton University Press, New Jersey, 285 pp, 1980.

BROWN, J.L. *Anim. Behav. 18:* 366-378, 1970.

BROWN, J.L. *Anim. Behav. 20:* 395-403, 1972.

BROWN, J.L. *Amer. Zool. 14*(1) : 63-80, 1974.

CARPENTER, C.C. *Compar. Psycol. Monogr. 10* (2): 1-168, 1934.

CHENEY, D.C. *Anim. Behav. 26:* 1038-1050, 1978

CROOK J.H. *Anim. Behav, 18:* 197-207, 1970.

DARLING, F.F. A *herd of red deer.*Oxford University Press, London, 215pp, 1937.

DAVIS, E.M. & BOERSMA, P.D. *Amer. Natur. 123*(5):594-611 1984.

DEAG, J.M *O Comportamento social dos animais.*Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 118 pp, 1980.

DEVORE; B.I. *Primate behavior: field studies of monkeys and apes.* Rinehard and Winston, New York, 654 pp 1965.

DEWSBURY. D.A. *Quart. Rev. Biol. 57*:135-159, 1982.

DOUGLAS-HAMILTON, I. *East African Wildlife Jornal, 11* (3,4): 401-403- 1972.

DOUGLAS-HAMILTON,I. & DOUGLAS-HAMILTON, O. *Among the elephantes.* Viking Press, New York, 123 pp. 1975.

EATON, G.G. *Scientific Americam, 235* (4): 96-106, 1976.

EIBL-EIBESFELDT, I. *Etologia, Introduccion al estudio comparado del Comportamiento.* Ediciones Omega S.A,Barcelona, 643 pp. 1974.

EISENBERG, J.F. *Handbuch der Zoologil. 10* (7): 1-92,1966.

EISENBERG, J.F. & KUEHN, R.E. *Smithsonian Miscellaneous Collections, 151* (8): 63 pp 1966.

FARENTIONS; R.F.Z. *Tierpsychol. 28*(4) : 428-438,1971.

FERGUSON, J.W.H. NEL, J.A.L. & DEWET M.J. *J. Zool. Lond. 199* 487-502, 1983.

FOX, M. W. *Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canides.* London: Johnathan Capem 1971.

FOX, M. W. *Behav. 41:*298-313, 1972.

FRANK, L.G. *Anim, Behav. 35:* 1510-1527, 1986.

GEIST,V. *Evolution 20:* 558-566. 1966.

GHIGLIERI, M.P. *Investigacion y Ciencia 107:* 64-71,1985.

GODDARD, M.E. & BEILHARZ, R.E. *Anim. Behav. 33*:1338.1342 1985.

GREIG, J.M. *Biology of animal behavior.* Times Mirror/ Mosby College Publishing 693 + I, 1984.

GWINNER. E. Z. *Tierpsychol. 23* (1): 28-36, 1966.

HARCOURT, A.H. *Anim. Behav. 27:* 325-342, 1979.

HARLOW, H.F. *Amer. Scientist 47:* 459-479. 1959.

HINDE , R.A. & SPENCER-BOOTH, Y. *Anim. Behav. 15:* 169-196, 1967.

HODODEN, H.E. & LARSON, J.S. *Anim. Behav. 21* 147-152,1973.

HUNTER, L.A. *Behav. Ecol. Sociobiol. 20:* 171-177,1987.

HUTT,C. *Symp. Zool. Soci. Lond. 18:* 61-81,1987.

INHELDER, E.Z. *Tierpsychol 12:* 88-144, 1955.

JARMAN, P.J. *Behav. 58:* 215-267, 1974.

JENKINS, P.F. *Anim. Behav. 25:* 50-78. 1978.

JENNI, D.A. & COLLIER, G. *Auk. 89:* 743-765. 1972.

JOHNSINGH, A.J.T. *J. Zool. Lond. 198*: 443-463. 1982.

KAUFMANN, J.H. Social relations of adult males in a free ranging band of *Rhesus* monkeys. *In* ALTMANN, S.A (ed) *Social comunication among primates*, pp 73-98.

KAUFMANN, J.H. *Amer. Zool. 14*:51-62.1974.

KAWAI, M. *Primat. 1-2*: 43-60, 1959.

KING, J.A. *La conduta social de los perritos de las pradarias, (1959) In Comportamento Animal*. Sellecciones the Scientific Americam.It Blume Ediciones, Rosário, 371-380, 1978.

KLEIMAN, D.G. *Amer . Zool. 7*: 365-372, 1967.

KLEIMAN, D.G. & EISENBERG, J.F. *Anim. Behav. 21*: 637-659, 1973.

KOFORD, C.B. *Ecol. Monogr. 27*: 153-219, 1957.

KOFORD, C.B. *Science, 141*: 356-357, 1963.

KORTLAND,A. *Scientific Americam 206*: 128-138, 1962.

KRUUK, H. *The spotted hyena: a study of predation and social behavior*. University of Chicago Press. Chicago . 335pp. 1972.

KUHME, W. Z. *Tierpsychol. 22*: 495-541, 1969.

KUMMER, H. *Social organization of hamadryas babons: a fields study*. University of Chicago Press, Chicago, 189, 1968.

KUMMER, H. *Primate societis: group techiques of ecological daption*. Aldine Atherton,Chicago. 160pp, 1971.

LAWICK-GOODALL, J. *My friends the wild chimpanze*, Natural Geographia Society, Washington DC, 240pp, 1965.

LAWICK-GOODALL, J. *Anim. Behav. Monogr. 1*. 161-311, 1968.

LAWS, R.M. & PARKER, S.C. *Symp. Zool. Soc. Lond.21*: 319-359, 1968.

LEE. P.C. *Anim. Behav. 35*: 278-291, 1987.

LIGON,J.D. & LIGON, S.H. *Investigacion y Ciencia. 72*:84-93, 1982.

LOIZOS, C. *Play in mammals. In*: IGWELL, P.A. & LOIZOS, C. (eds) Play, exploration and territory in mammals , 19, 1966.

LORENS, K. *Scientific. Americam 197*: 67-68, 1958.

LORENS, K. *On Agression*, London, Methues, 325pp, 1966.

MACDONALD, D.W. *Behav. Ecol. Sociobiol. 5*: 17-38, 1979.

MANNING, A. *An introduction to animal behavior*.(2ª edition) Edward Arnold Publishers, London 294pp, 1972.

MAYNARD SMITH, J. *Investigacion y ciencia. 26*: 116-126, 1978.

MECH, L.D. *The Wolves of Isle Royale, Fauna of the National Parks of the US* - Fauna Series 7. Vs.Governement Printing Office. Washington DC, 1966.

MICHENER, C.D. *The Social behavior of the bees: a comparative study*. Belknap Press of Havard University Press, Cambridge, 404pp, 1974.

MURIE, A. *Am. Anthropol. 59*:1028, 1944.

NELWEILER, G.Z. *Tierpsychol. 26:* 166-199, 1969.

NASCIMENTO JÚNIOR, A.F. Encontro Paulista de Etologia, I, Jaboticabal - SP, 45-61, 1983.

NISHIDA, S.M. Estudo ontogenético das diferenças individuais em ratos (*Ratus norvegicus*). Dissertação apresentada à Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - Universidade de São Paulo para a obtenção do grau de mestre em Fisiologia, 154pp, 1987.

NISHIDA, S.M. & SHMIDECK, W.R. *Bras. J. Med. Biol. Res. 16:* 474, 1983.

NISHIDA, S.M.; HENRIQUE PINTO,C.H.; HORIKOSHI C.T.;GIUSTI H.; SCHMIDEK, M e SCHMIDEK, W.R. Encontro Paulista de Etologia, III, Ribierão Preto - SP, 218-241, 1985.

NOGUEIRA NETO, P. *O comportamento animal e as raízes do comportamento humano.* Editora Nobel. S.A. 230pp,1984.

ODUM. E.P. *Fundamentals of ecology.* W.B. Saunders Company Philadelphia. 574pp. 1970.

OLDFIELD-BOX, H., *Anim. Behav 17:* 534-536. 1969.

OWENS, N.W. *Anim. Behav. 23:* 757-765, 1975.

PALEMETA, B & LEFEBVRE; L. *Anim. Behav. 33:* 892-896,1985.

PATRIDGE, L. *Anim. Behav. 24:* 230-240, 1976.

POOLE, T.B. *Anim. Behav. 26:* 36-49, 1978.

POOLE, T.B. & FISH, J. *J. Zool. Lond. 175:* 61-71, 1975.

POOLE, T.B. & JANE, F. *J. Zool. Lond 179:* 249-260,1976.

POSADAS-ANDREWS,A & ROPER, T.J., *Anim. Behav. 31:*265-271, 1983.

REIDMAN.M.L. *Quart. Rev. Biol. 57:*405-435, 1982.

REYER, H.V. *Behav 96:*277-303. 1986.

ROWELL, T.E. *Anim. Behav. 16:*585-588, 1968.

SADE, D.S. *Determinants of dominance in a group of free ranging Rhesus monkeys. In:* ALTMANN S.A. Social comunication among primates. pp-114, 1967.

SCHALLER, G.B. *The serengeti lion: a study of predator-prey relations.* University of Chicago Press, Chicago 480 pp, 1972.

SCHJELDERUP - EBBE, T. Z . *Psychol, 88:*225-258, 1922.

SICK, H. *Ornitologia Brasileira, uma introdução* (2v) Editora Universidade de Brasília,828pp, 1984.

SIEBENALER, J.B. & CALDWELL, D.K. *J. Nammal. 37:*126-128, 1956.

SIMONDS. P.E. *Social Primates.* Harper & Row Publishers, New York , 258pp, 1974.

SIMPSON; M:J. A. & HOWSE,S. *Behav. 72:* 127-155, 1980.

SOWLS, L. K. *Social behaviour of the collared peccary, "Dicotyle tajacu" (4) In:* GEIST, V. & WALTHER, F. (eds) The behavior of ungulates and its relation to management, vol. 1, pp. 144-165, 1974.

SPURR, E.B. *Behav. 22:* 611-616, 1974.

STACEY, P.B. & KOENING, W.D. *Reproduction cooperativa del picamaderos de las bellotas* (1984) *In:* Comportamento Animal. Libros de Investigacion y Ciência,Prensa Cien-

tífica S.A. Barcelona, 136-144, 1986.

STEFANSSON, V. *The Friendly artic*. Macmilan Inc., New York, 1944.

SYMONDS, D. *Play and agression: A study of Rhesus Monkeys*, New York. Columbia University Press. 272pp. 1978.

TINBERGEN, N. *The study of the instinct*. Claredon Press of Oxford University Press, Oxford, 228pp, 1951.

TINBERGEN, N. *Scientific American 203*: 118-130, 1960.

TINBERGEN, N. Etologia, 1967. In TIMBERGEN, N. *Estudios de etologia 2º vol.* Aliança Editoral S.M. Madrid,138 169, 1975.

TINBERGEN,N. *Comportamento Animal*. Livraria José Olympio Editora S.A,199 pp,1981.

THOMPSON, W.R. & WELZACK, R. *El ambiente en la primera infância* 1956. *In: Psicologia Fisiologica*. Sellecio nes de Scientific American,H. Blume Ediciones,Rosário 17, Madrid, 5, 59-63, 1969.

VINCENT, L.E. & BEKOFF,M. *Anim. Behav. 26*: 225-231,1978.

WALTHER, F.R. Z. *Tierpsychol 21*: 393-467, 1964.

WASHBURN, S.L. & DEVORE, I. *Scientific American 204*: 62-71, 1961.

WILLIS, E.O. *In* Encontro Paulista de Etologia, III,Ribeirão Preto-SP, 35-44, 1985.

WILSON, E. *The insects societies*. Belknap Press of Havard University Press, Cambridge. 548pp, 1971.

WILSON, E. *Sociobiologia, la nueva síntese*s. Ediciones Omega S/A,Barcelona,- 701pp. 1975.

WOLFF, R.J. *J.Zool. Lond. 196*: 405-412, 1981.

WOOD-GUSH, D.C.M. *Elements of Ethology*, Chapman and, Hall, New York, 240pp, 1983.

WOOFENDEN, G.E. *Proc. XVI Int. Ortithol. Congr.* Camberra, Austrália: 674-684, 1976.

WOOLPY, J.H. *Natur. Hist.77*: 46-55, 1968.

WURSING, B. *Investigacion y Ciencia, 32*: 82-91, 1979.

Anais de Etologia - 5: 63-100, 1987

"CONSIDERAÇÕES SOBRE AS RELAÇÕES NEURAIS E ETOLÓGICAS NA AVALIAÇÃO DOS MODELOS EXPERIMENTAIS DE ALTERAÇÕES DO CONTROLE MOTOR"

NORBERTO GARCIA CAIRASCO*

I. Introdução: Ligações entre as Ciências Neurais e a Etologia

Quando é realizada uma tentativa de estudo dos comportamentos de um organismo em situação natural ou de laboratório, submetido ou não a alterações no meio externo ou interno, aparecem manifestações do sistema biológico que podemos categorizar em maneira a relacioná-las com função ou simplesmente a reconhecê-las morfologicamente. Porém, a partir da constatação destes padrões ou complexos de comportamentos, se inicia uma cascata de eventos que a bem da verdade ou terminam como uma descrição qualitativa ou quantitativa do seu aparecimento e sequenciamento, ou numa análise mais refinada dos possíveis mecanismos ligados à sua ocorrência. Geneticamente poderíamos abordar o problema do valor adaptativo desses comportamentos e inclusive realizarmos uma comparação filogenética na sua origem. Do ponto de vista ontogenético, poderíamos avaliar também o seu aparecimento e eventualmente traçar momentos críticos, aparecimento de situações internas (endócrinas, de maturação cerebral, etc), que se correlacionariam coerentemente com esses fenômenos.

A execução na natureza de uma série de atividades importantes para a sobrevivência dos organismos implica à

*Laboratório de Neurofisiologia e Neuroetologia Experimental, Departamento de Fisiologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - Universidade de São Paulo.
14.049 - Ribeirão Preto - SP

conjunção de ativação de sistemas sensoriais, límbicos e motores. A elaboração de padrões tão complexos quanto a procura de alimento, e os componentes locomotores da predação e da fuga implicam particulares interações entre esses sistemas. Entretanto, por exemplo na relação presa-caçador, praticamente os mesmos sistemas musculares estão sendo utilizados e os mesmos geradores centrais de padrão (medulares), mudando somente o contexto motivacional de cada indivíduo. Se mais adiante considerarmos as estruturas centrais que regulam, controlam ou modulam estes geradores, verificar-se-á que também em situações patológicas, por exemplo, numa convulsão, são utilizados os mesmos músculos do controle postural ou da marcha.

Numa primeira aproximação, as descrição de padrões de movimentos, detalhados, devem-se à Etologia, na medida em que esta sempre teve como objetivo a avaliação dos comportamentos na natureza e sua expressão em termos de valores adaptativos. Entretanto, somente no momento em que se propõe uma Etofisiologia (48), é que começa a aparecer a necessidade de buscar mecanismos básicos dos comportamentos.

E, nessa busca de relações comportamentais-cerebrais, surge um dos problemas mais palpitantes da Etologia contemporânea, o do entendimento das bases neurofisiológicas do comportamento.

Nesse sentido, uma das linhas de pesquisa que mais tem chamado a nossa atenção nos últimos anos tem sido a publicado por FENTRESS (16). Ele, nas suas últimas investigações tem sido crítico em relação a tentativa dos etólogos de "physiologize" os seus dados comportamentais, assim como à tentativa dos neurocientistas de "ethologize" os seus dados moleculares ou celulares. Embora trabalhos sérios estejam sendo feitos por vários pesquisadores para ligar essas duas vertentes, gerando inclusive o conceito relativamente recente de Neuroetologia, (5, 13, 14, 35), segundo FENTRESS (16), ligações fortes completas entre a etologia e as ciências neurais permanecem como um desafio para o futuro.

Tanto do lado da Etologia, quanto das ciências neu-

rais há problemas que sem interação mútua destas duas áreas, continuarão tendo respostas parciais, dificultando a orientação de novas pesquisas. Problemas eventualmente discutidos pela Etologia como os de comportamento "deslocado" (16), foram inicialmente desenvolvidos como descrição de ações que pareciam ocorrer fora do seu contexto esperado. A partir delas as traçaram implicações tais como mecanismos de deslocamento da energia durante a realização de diferentes ações, gerando um certo estado adaptativo ao animal. Entretanto, a maioria das conclusões, a partir destas análises, foram mais por inferências do que por medidas diretas.

De outro lado, é particularmente pouco comum, para o etólogo clássico, o conhecimento de mecanismos e abordagens mais celulares ou moleculares das relações interneurais, dos processos de excitabilidade cerebral, da dinâmica de neurotransmissores e neuropeptídeos que num plano mais neurobiológico se estudam em relação com comportamentos específicos.

Dois exemplos, retirados de FENTRESS (16) ilustram esta problemática: o reconhecimento do fato de que os neurônios não são reativos somente a eventos extrínsecos, porém, que também exibem padrões intrínsecos de atividades, representam um análogo da insistência dos etólogos na existência de eventos endógenos (em escala celular) críticos para entender o comportamento. Falar-se-á de marcapassos cerebrais, neurônios de comando, ou num sentido mais global, de espontaneidade na emissão de comportamentos (não simplesmente respostas a estímulos). (Ver ref. 15, 16).

Um outro exemplo pode ser o fato de que as estruturas dos "centros" neurais precisam ser completadas (ampliadas) por idéias de circuitos funcionais distribuídos. A discussão da localização discreta de funções do SNC (49), é, e sempre será um problema das neurociências. Hoje, é mais viável se referir à situação de co-participação de funções comportamentais diferentes de momento a momento, ou à realização de funções coerentes por diferentes combinações de operações elementares.

Em suma, há motivos de preocupações nas neurociências do comportamento, e principalmente na análise etológica um aliado fundamental, assim como a própria Etologia, deve procurar explicações e aprofundar as suas buscas com instrumentos neurocientíficos.

II. A motricidade

1. Aspectos gerais: Justamente nas preocupações destas duas áreas existe um grande número de motivos comuns de estudo. Ex.: Os mecanismos ligados à função motora, às modulações da periferia motora, (tanto receptora, quanto efetora), às características e dinâmica do controle da integração sensorial e motora, à modulação de movimentos finos e voluntários, à elaboração de padrões esteriotipados, harmônicos tipo marcha, rápidos-complexos coerentes com contextos de fuga ou predação ou simplesmente de reprodução e/ou procura de alimento. Particularmente no laboratório, tem interessado aos pesquisadores em Neurociências, o estudo das características, e/ou dos parâmetros envolvidos nestes processos, as suas respectivas interações com outros sistemas e o seu valor adaptativo. De maneira importante, tem se estudado a possibilidade de reproduzir ou mimetizar modelos simples ou complexos de funções e disfunções motoras como uma tentativa de avaliar tanto os seus aspectos celulares e moleculares, quanto os aspectos mais amplos visando análise de sistemas.

Queremos então com este capítulo, referir alguns dos conceitos atuais que ligariam a função motora e os seus modelos de estudo com a Etologia, e como esta tem contribuído e pode contribuir na busca de soluções às perguntas de como realizamos movimentos.

2. Aspectos neurais: Numa perspectiva funcional, o movimento tem o seu significado na procura de soluções a problemas criados tanto no ambiente externo quanto no ambiente interno do organismo. KORNHUBER (42), traça um esquema de comportamentos motores dentro de um plano de táticas e estratégias. Todos os nossos sistemas sensoriais

estariam nos colocando em comunicação com o meio ambiente, ativando sistemas reticulares tanto de maneira difusa, inespecífica (Sistema Ativador) quanto de maneira específica (canais sensoriais gerando atenção seletiva), atingindo áreas cerebrais que integrada e coerentemente responderiam adequadamente às exigências celulares, do meio interno ou às externas, ecológicas, sociais. Porém, do outro lado o movimento cumpre um papel retroalimentador, na medida em que a sua execução proporciona elementos para a adequação do organismo a novos influxos sensoriais, ou potenciando-os ou bloqueando-os.

É absolutamente relevante a interação que se dá entre os movimentos executados através de "dicas" sensoriais (visuais, táteis, vestibulares, auditivas) quando, por exemplo, avaliamos o desempenho de um paciente parkinsoniano claramente prejudicado no seu desempenho motor. De fato, com o uso da visão, alterações posturais ou de marcha são menos evidentes que na ausência dela já que a capacidade de correção é maior (46).

Com muita ênfase, está se pesquisando recentemente a relação morfológica direta entre sistemas ditos locomotores (que explicariam padrões complexos como predação e fuga), e sistemas gatilho tipo sistema límbico, dando o substrato anatômico preciso para comprovadas ligações funcionais límbico-motoras (55). (Mais adiante voltaremos a esta discussão). Mais pertinente ainda é a existência de superposição de funções ou de modalidades sensoriais em áreas que filogeneticamente tem sido modificadas, porém, que nos mamíferos mais recentes geram integrações complexas importantes para a elaboração de respostas a estímulos também polimodais. Veja-se para comparação, por exemplo, a superposição de mapas sensório-motores no teto óptico de anfíbios exemplificados no padrão de caça de presa (14), e/ou nas camadas profundas do colículo superior de roedores e outros mamíferos (69), relacionadas com orientação visual, atenção subcortical e execução de padrões de locomoção.

3. Aspectos etológicos: o movimento pode ser descrito e definido por atos motores, ou unidades mínimas, mes-

mo que na sua ausência nao possam ser desvinculados de padrões mais complexos (58). A qualidade e quantidade de movimentos num dado momento pode ser indicativa, por exemplo numa sequência comportamental, de funções ou disfunções cerebrais. Uma avaliação portanto dos padrões motores emitidos por um organismo, pode servir como referência para estudar os seus níveis de controle. Embora as manifestações motoras não ocorram isoladas do autonômico, (cardiovascular, respiratório, etc), sua análise pode ser muito importante para a composição dos modelos de função motora (55).

III. O que é movimento? Sistemas de controle

Assim como os receptores e vias sensoriais processam a energia física provinda do exterior e a transformam em sinais de ativação neural, os sistemas motores ativados por sinais neuronais podem transformá-los em energia física, gerando força contrátil (40). Nestas condições, a primeira consideração que deve ser feita é como se realiza o "encaixe" entre os comandos motores e a estrutura de músculos, ossos e articulações.

Segundo KANDEL & SCHWARTZ (40), o tipo e quantidade do movimento exercido pelo sistema muscular-esquelético, depende das próprias características dos seus componentes. Resumidamente essas restrições do músculo para o ritmo de motoneurônios que seriam a via final como eferente são: 1): os músculos se contraem e relaxam lentamente. Daí, mudanças na tensão muscular não representam transformações correspondentes um a um dos padrões eletrofisiológicos de descarga dos motoneurônios. Na realidade os músculos filtram essa atividade, reproduzindo só aqueles sinais que variam lentamente. 2): as propriedades de mola do músculo fazem com que a tensão desenvolvida por ele seja proporcional ao seu comprimento. O efeito do estímulo neural é portanto, (entre outros), mudar o comprimento de repouxo do músculo. 3): os sistemas motores precisam tipicamente controlar muitos músculos agindo na mesma articulação assim como músculos agindo em diferentes articulações. No geral, portanto os nossos sistemas motores permitiriam ao sistema biológico, um grande número de possibilidades de ajustes, tanto para o movimento fino, orientado, voluntário, quanto para movimentos mais grosseiros ou a própria manutenção da postura.

IV. Organização hierárquica e o controle da função motora

1. Medula espinhal: Na hierarquia motora a medula espinhal pode ser considerada o primeiro componente, sendo responsável pelas respostas mais estereotipadas e automáticas. Ainda na ausência do controle do tronco cerebral, os circuitos da medula são capazes de elaborar uma grande quantidade de comportamentos automáticos. Entretanto, isto não indica que a medula não realiza funções integrativas, plásticas, como as implicadas nas respostas de ativação ou bloqueio de motoneurônios e as suas unidades motoras inervadas. De fato, em condições fisiológicas, esta ativação depende de influências descendentes, porém um único comando central pode agir no motoneurônio ou num interneurônio e, nas duas situações, o mesmo disparo está ativando um músculo e o seu antagonista, respectivamente. No caso particular da locomoção, sabemos que este tipo de ativação recíproca se dá para ativar o controle alternado em motoneurônios de flexores e extensores.(Ver mais adiante os geradores centrais de padrão).

2. Tronco cerebral: O tronco cerebral contêm sistemas e grupos neuronais (núcleos), que são importantes para o processamento da informação que, através de vias sensoriais, ascendem da medula ao cérebro. Várias categorias de processamento são atribuídas aos núcleos do tronco. Ajustes posturais, com a consequente manutenção do tono postural, por exemplo, através de projeções espinho-vestíbulo-cerebelo-vestíbulo-espinhais, relacionadas com o equilíbrio. Praticamente todos os sistemas moto-

res, com exceção do trato cortico-espinhal se originam no tronco. De outro lado, todos aqueles núcleos que pertencem aos gânglios basais, dentro do sistema extrapiramidal, formam circuitos ou alças de retroalimentação ao córtex cerebral, fazendo sinapse prévia no tálamo.

3. Córtex cerebral: Os córtices motor e pré - motor compõem os níveis terceiro e quarto na hierarquia motora.

Os comandos do córtex motor (área 4 de Brodmann) convergem tanto a núcleos subcorticais, quanto a outras estruturas subcorticais, (tratos cortico-bulbares, ou cortico-nucleares) ou diretamente à medula espinhal (trato piramidal ou cortico-espinhal).

A região do córtex pré-motor (área 6 de Brodmann), intimamente associada a córtices associativos é a quarta unidade na hierarquia motora, e está interligada intimamente pelas fibras de associação aos córticer pré-frontal e parietal posterior. As áreas pré-motoras são responsáveis pela identificação de alvos no espaço, para a escolha de um curso de ação e na programação de movimentos (ver ref. 40 para maiores detalhes). Nesta organização hierárquica há vários princípios que regem estas funções. Resumidamente, haveria praticamente em todos os níveis da hierarquia motora não só mapas somatotópicos completos, porém correspondência entre mapas de diferentes níveis: mapa subcortical, talâmico, cortical, etc.

4. Papel do cerebelo e dos gânglios basais: Junto às quatro unidades da hierarquia motora, o cerebelo e os gânglios basais exerceriam um papel de controle de qualidade de movimento. De um lado o cerebelo ajustaria as ações tanto das estruturas motoras subcorticais quanto do córtex motor, comparando os sinais descendentes responsáveis pela resposta motora esperada e os sinais sensoriais resultantes das sequências dos atos motores. Ele recebe através de projeções da medula (proprioceptores, estereoceptores, etc), toda a informação sensorial da periferia. Igualmente se comunica profundamente com o neocórtex a-

través de projeções cortico-pontino-cerebelares. Pode também participar do próprio controle da postura através de projeções cerebelo-rubro-espinhais ou cerebelo-vestíbulo-espinhais. Sua saída global através das células de Purkinje pode ser inibitória ou excitatória dependendo da sua ativação ou inativação por interneurônios tipo Golgi, ou células em cesta.

Além do cerebelo, os gânglios basais (estriado, globo pálido, substância negra, etc), que recebem aferências profusas do córtex cerebral e focalizam as suas ações principalmente nas áreas pré-motoras do córtex cerebral, jogam um papel importante no controle do movimento. Não iniciam, porém, modulam e regulam movimentos, posturas coordenação sensório motora, além de participarem de funções cerebrais superiores (77). (Ver ref. 42 para uma proposta interessante de interação córtex motor, cerebelo e gânglios basais no movimento).

Todos os sistemas de controle mencionados funcionam hierarquicamente e, também o fazem como sistemas em paralelo. Isto é, embora cada nível superior gere uma dependência ou controle sobre o subordinado, fenômeno discutido nas neurociências no contexto evolutivo de encefalização (40), e mais recentemente no conceito de propriedades emergentes (70), os sistemas também têm um arranjo em paralelo, de maneira que cada um deles pode agir independentemente sobre a via final comum, o motoneurônio. A combinação de controles hierárquicos e em paralelo permite a sobreposição de diferentes elementos motores nos sistemas motores, semelhante ao que se encontra nos sistemas sensoriais. Isto representa um substrato interessante para o estudo da função cerebral, e também um motivo de atenção para o estudo da recuperação após lesões cerebrais. De outro lado, é um dos substratos polimodais sobre os quais subjace a plasticidade cerebral.

5. Padrões de movimentos: Tendo presente que o SNC se compõe de uma série de unidades altamente organizadas para execução de eventos motores precisos, é interessante fazer uma série de considerações de como certos pa-

drões podem traçar modelos de controle motor.

Assim como os etólogos definiram em alguma época unidades neurais que engatilhariam o comportamento, e os chamados padrões fixos de ação (48, 73), os fisiologistas definiram posteriormente potenciais de ação específicos. Entretanto, só mais recentemente as explicações e aproximações a estas questões têm sido discutidas com os conceitos de neurônios de comando, que liberariam num determinado momento padrões integrados de comportamento de uma maneira necessária e suficiente (43). Porém, estes neurônios seriam controlados em todos os seus detalhes pelos geradores centrais de padrão (64), ou seriam modulados por interneurônios pré-motores (57, 59). Entretanto, nem os padrões fixos de ação são tão invariáveis, quanto os etólogos propuseram, nem os geradores centrais de padrão, têm os limites que as análises neurobiológicas mostram (16). Com estas restrições, iniciaremos a nossa descrição de geradores centrais de padrão, particularmente aqueles referidos à locomoção. Ver refs. 9 e 10, para uma discussão sobre Neurônios de Comando e Causas Neurais do Comportamento.

6. Áreas locomotoras: Nos últimos anos tem sido discutido na literatura sobre a motricidade, o papel que certas áreas cerebrais desempenham no controle da locomoção. GRILLNER (31), discute como animais com descorticação total, apresentam repertórios comportamentais complexos, incluindo locomoção dirigida a alvos; quando recebem uma transecção através da porção caudal do diencéfalo, eles ainda executam movimentos locomotores bem coordenados, porém, do tipo robótico, não dirigidos a um alvo. A existência de áreas cerebrais que, nesta preparação, permitem, depois de estimulação elétrica, a elaboração de padrões tão complexos, quanto a marcha coordenada, envolve o conceito de gerador central de padrão. Estes geradores estariam em conjunto com os aferentes sensoriais sendo os responsáveis pela correção, graças a mecanismos de retroalimentação, de eventos inesperados, assim como de otimizar o eferente motor durante as fases

de aceleração, desaceleração ou giros (marcha assimétrica).

Os geradores centrais de padrão para a locomoção situam na medula espinhal, e para cada membro existiria um gerador particular. Embora cada um deles possa funcionar independentemente (30), na condição fisiológica normal, eles operam de maneira alternada, sincrônica. Em gatos com transecção da medula espinhal na região cervical, a mancha é obtida pelo coativação de motoneurônios α e δ (tanto estáticos quanto dinâmicos) (32, 33). Embora este padrão complexo (programa medular) possa ser executado isoladamente pela medula, não significa que ela dispense, fisiologicamente os "imputs" sensoriais. Além do mais, o seu funcionamento depende fundamentalmente de influência supra-medulares. Particularmente, tem sido descritas áreas cada vez mais rostrais cuja estimulação (ou desinibição) química ou elétrica, induz também locomoção. Essas áreas correspondem ao núcleo cuneiforme, núcleo pedúnculo pontinos ou região chamada área locomotora mesencefálica, cuja estimulação elétrica induz marcha coordenada (25). Por sua vez, sua desinibição química por bicuculina ou picrotoxina (antagonistas de GABA), reproduz o mesmo fenômeno (24). De maneira interessante a ativação por aplicação de aminoácidos excitatórios não tem efeito. Descrições de locomoção por estimulação da região subtalâmica (67), ou de áreas do hipotálamo ventro-basal (65), são indicativas de níveis cada vez mais rostrais no controle destes complexos atos motores. Estruturas do mesencéfalo dorsal, particularmente nas camadas profundas do colículo superior poderiam inibir ou facilitar a locomoção induzida por estimulação hipotalâmica (66). Uma coisa que chama a atenção nestas interações é que inclusive o sistema límbico tem profusas conexões com os sistemas motores, particularmente as áreas locomotoras (55). O importante é que estas conexões explicam claramente a coordenação e concomitância entre fenômenos autonômicos, e/ou motivacionais ligados a comportamentos típicos da espécie, como reprodução, alimentação, predação e fuga. Neste último caso ver ref. 1, para uma revisão do papel da

substância cinzenta periaquedutal dorsal e a sua ativação com aminoácidos excitatórios na elaboração de padrões de fuga (sistema cerebral aversivo).

Se de um lado os sistemas sensoriais retro - alimentam os gânglios basais (núcleo estriado, globo pálido, núcleo subtalâmico, substância negra, etc) (46) e estes se ligam funcionalmente às áreas locomotoras (25), do outro, as ligações entre o sistema límbico e o núcleo acumbens permitem através da região subpalidal ou do estriado ventral, comunicação com a substância negra e as áreas locomotoras, particularmente a mesencefálica (núcleo cuneiforme, núcleo pedúnculo pontinuo) (55).

A motricidade pode ser vista, portanto, não só do ponto de vista de manifestações motoras naturais como predação, fuga, reprodução, senão como atividade fina ligada à movimentação voluntária ou mais amplamente à relacionada com a manutenção da postura.

Esta resumida colocação de interação sensório-límbico-motivacional-motora, será abordada na análise de cada um dos modelos de função ou disfunção motora a seguir.

V. Modelos de função e disfunção dos sistemas de controle motor

Aspectos gerais: Os modelos aqui apresentados se caracterizam por permitirem análises etológicas claras já que é possível descrever as disfunções motoras com relativa facilidade. Entretanto, dependendo do modelo, e do animal em estudo, o planejamento experimental é importante. Nem sempre o animal mais usado no laboratório, por exemplo o rato, é o melhor modelo para certas disfunções encontradas na clínica. Colocaremos portanto as restrições do caso, quando for necessário.

1. Modelo de hemiplegia cortical em ratos: Na clínica e experimentalmente, é possível encontrar quadros de hemiplegia como consequência de isquemia cérebro - vascular. Elas *per se* induzem alterações de níveis de neuro

transmissores como o ácido gama-amino butírico (GABA). Sendo que a hemiplegia consequente à isquemia cerebral pode produzir déficits motores severos, às vezes irreversíveis, foi desenvolvido um novo modelo de hemiplegia a partir da micro-infusão constante de GABA no córtex somatomotor de ratos (2). A síndrome se caracteriza por uma deficiência motora reversível quantificável no lado contralateral à microinjeção. Em animais jovens persistiu por 5 dias enquanto que nos adultos até por duas semanas.

A importância da utilização deste modelo está na sua validade para o entendimento de mecanismos corticais inibitórios que jogam um importante papel tanto nas síndromes pós-acidentes cérebro-vasculares, quando nas paralisias pós-epilépticas (11, 53, 76).

2. Modelo de acinesia por lesão bilateral do hipotálamo lateral em ratos: Além das manifestações de afagia e adipsia (81) como consequência das lesões do hipotálamo lateral (LH), outros sintomas em lesões maiores tem sido observadas, tais como déficits sensoriais, catalepsia, sonolência e acinesia (45, 80).

Muitos dos déficits observados pela lesão do hipotálamo lateral correspondem aos observados pela lesão do feixe nigro-estriatal (81), que atravessa o hipotálamo. Esse sistema tem sido implicado na doença de Parkinson, pelo qual entre as manifestações do Parkinson se inclui a acinesia (63).

Como até o momento destas publicações não tinha sido feito nenhum trabalho neuro-etológico de análise das manifestações acinéticas precisas após lesão do LH, e também do padrão de recuperação, GOLANI, *et al.* (28), realizaram uma avaliação da geometria natural do movimento e da recuperação da acinesia no rato com lesão bilateral do hipotálamo lateral utilizando a notação de movimentos de ESHKOL & WACHMANN (12).

3. Indução de parkinsonismo experimental por lesão da substância negra (SN) compacta (dopaminérgica) em ratos, gatos e macacos: Embora as manifestações clássicas da doen-

ça de Parkinson (PK) sejam hipocinesia/bradicinesia, tremor e rigidez, dificilmente tem sido reproduzidas com fidelidade em modelos experimentais. Apesar do avanço do conhecimento na fisiologia e neuroquímica do PK, pouco é sabido sobre a sua etiologia. Sabe-se que pode ser induzido por toxinas do ambiente, agentes infecciosos, envelhecimento acelerado, anormalidades imunológicas ou metabólicas.

Independente das causas, tanto no PK idiopático quanto pós-encefalítico, o achado neuropatológico mais consistente é a perda dos neurônios dopaminérgicos da substância negra compacta, uma estrutura do mesencéfalo ventral que se projeta ao estriado. Explica-se com a sua lesão, a deficiência dopaminérgica tanto na própria SN quanto no estriado. Alterações noradrenérgicas e serotonérgicas não são infrequentes. Por estas razões, a 6-hidroxidopamina (6OHDA), uma potente substância neurotóxica específica de catecolaminas tem sido utilizada para lesar especificamente a substância negra compacta em animais produzindo neles alguns dos fenômenos típicos do Parkinson. Dependendo de se a sua aplicação é unilateral ou bilateral as manifestações são simétricas ou assimétricas. O achado mais frequente em ratos é a acinesia e a indiferença ou déficit sensorial, assim como a assimetria manifestada por giros, que podem ser potenciados por drogas que ativam a neurotransmissão dopaminérgica (36, 68, 81, 83). Tanto a avaliação de sistemas de neurotransmissão , (catecolaminas, neuropeptídeos), quanto possível co-liberação deles na substância negra, correspondem ao panorama atual do estudo do parkinsonismo experimental. Dentro dessa linha e por razões relativamente causais, mais recentemente está se utilizando o N-metil-4-fenil-1,2,3,6-tetrahidropiridina (MPTP). Esta substância foi encontrada como um princípio ativo opiáceo (análogo da meperidina), produzindo PK tanto em humanos quanto em gatos e primatas (4).

Do ponto de vista de sua utilidade na avaliação dos mecanismos e da fisiopatologia do Parkinson como modelo de lesão específica da substância negra compacta e dege-

neração do feixe nigro-estriatal, permite avaliar sistemas de neurotransmissão envolvidos nos fenômenos da doença de Parkinson tais como os opiáceos endógenos (82). De outro lado é o único que de certa maneira reproduz tanto os tremores quanto a rigidez e a acinesia dos humanos. Igualmente responde positivamente à terapia substitutiva, de L-dopa, tal como é utilizada em humanos, com todos os seus efeitos colaterais e restrições (ver ref. 8, para uma excelente revisão, não só do parkinsonismo experimental em primatas senão de outras alterações extrapiramidais como hemibalismos, discinesias, coréia e atetose).

Como complemento da alteração de Parkinson por lesões extrapiramidais reconhecidas, também podem se estudar estas alterações pelo tratamento com substâncias neurolépticas que produzem como efeito colateral parkinsonismo farmacológico. Embora tenham sido incluídas várias espécies nestes estudos, a macaco também é utilizado como o melhor modelo (34).

4. As conculsões audiogênicas (CA) como modelo experimental de epilepsia generalizada do tipo tônico-clônica: A fisiopatologia da epilepsia envolve conceitos moleculares, iônicos, celulares, genéticos e eletrofisiológicos dos sistemas neuronais. Entretanto, a conjuntura de todos esses fatores pode determinar o aparecimento ou não de manifestações comportamentais claras, muitas delas motoras. Em contraposição àquelas epilepsias de tipo não conculsivo, como as ausências, podem aparecer quadros severos como as crises generalizadas tônico-crônicas. Podem ainda ser descritas crises de tipo límbicas, como o "Kindling" (51), que envolve manifestações motoras faciais mio-clônicas restritas, até perda do controle postural ou generalização. De toda a ampla gama de modelos (52, 60), escolhemos aqui o modelo de epilepsia audiogênica, generalizada tônico-clônica, por ser o de nossa maior experiência. Entretanto, e dentro do possível será comparado com os outros, particularmente os límbicos.

As CA, tem sido muito estudadas como modelo experimental genético de epilepsia (6), tanto para "screening"

de drogas anti-epilépticas (47), quanto para o estudo dos mecanismos neurais de processamento da informação epiléptica e/ou da coordenação sensório-motora (21, 23, 50, 54). As CA são induzidas em roedores por estimulação acústica de alta intensidade (90-110 dB), podendo ser tons puros, ou ruídos de frequências mistas. Os mecanismos primários envolvem a via acústica até pelo menos os colículos inferiores (41), fazendo transição com áreas da formação reticular mesencefálico-pontina (3). As suas manifestações motoras são muito ricas permitindo análises comportamentais complexas.

VI. Contribuição da Etologia ao estudo da função motora nos Modelos Experimentais em questão. Análise Neuroetológica

1. Hemiplegia Cortical: A maioria das tentativas de avaliar as funções do sistema piramidal e/ou extrapiramidal tem sido baseadas na realização de lesões específicas no início (origem), ou ao longo destas vias, ou produzindo-se lesões isquêmicas corticais, por ligação de arterias cerebrais que irrigam áreas específicas. Entretanto, este tipo de manipulação tem trazido complicações na avaliação dos efeitos pela relativa inespecificidade das áreas atingidas. No trabalho que realizaram BRAILOWSKY *et al.* (2), parece ser que a micro-infusão constante (com uma minibomba), de 100 µg/µl/hora durante 7 dias de uma solução de GABA no córtex somato-motor de animais acordados produziu bons efeitos, potenciando uma hemiplegia cortical. O interessante deste trabalho é que os autores elaboraram uma escala de avaliação de função motora que abrange, desde a incapacidade de correr (menor valor na escala), até déficits não aparentes passando por alterações motoras típicas da instalação da hemiplegia, como o aumento da base de sustentação, hopotonia, até arrastar o membro contralateral.

Depois do treinamento, o animal é capaz de caminhar normalmente sobre uma base estreita (2,5 cm de largura)

e quando o déficit motor aparece, este padrão muda dramaticamente. No primeiro dia após a infusão de GABA, o animal é incapaz de correr sobre a barra de madeira, rola e cai sobre o lado contralateral ao córtex implantado com a minibomba. Este comportamento dá o "escore de 6". Quando o animal recebe o valor 5, atravessa a barra, porém arrastando o membro; recebe 4, se cai, ou atravessa a barra, escorregando em mais da metade dos seus passos; recebe 3, se atravessa a barra sem escorregar, porém com a pata contralateral tocando o lado da barra; recebe 2, se o animal arrasta um dos seus membros (hipotonia), e 1, se o animal aumenta a sua base de sustentação com as quatro extremidades bilateralmente. O comportamento final do animal foi a somatória dos desempenhos nos quatro quartos (segmentos) da barra.

Embora uma análise sequencial quantitativa não tenha sido realizada neste trabalho (2), valeria a pena se considerar como uma avaliação possível. Nesse trabalho foram também realizadas avaliações sensoriais que se sobrepõem às alterações motoras observadas. Do ponto de vista neurofisiológico a manifestação de alteração motora contralateral é típica de lesão piramidal e/ou extrapiramidal, na medida em que uma paralisia inicialmente flácida (piramidal) com diminuição de tono muscular pode evoluir para uma hemiplegia com esparticidade (extrapiramidal), sendo manifestada nos hemicorpos contralaterais.

O interessante do modelo em questão é que ele é reversível, podendo se avaliar a recuperação do desempenho motor. Numa avaliação funcional parece ser mais drástico o efeito de alterações quando há uma disfunção do tipo aumento local da inibição gabaérgica, do que lesão mais ampla estrutural. A possibilidade de acompanhar estes eventos com uma detalhada observação dá à Etologia um papel importante. Situações como as de paralisia pós-epiléptica (reversível), têm sido propostas como consequentes à exaustão e anóxia celular ou à liberação maciça de neuro transmissores inibitórios após uma crise epiléptica (11) e a sua manifestação motora é semelhante à observada por BRAILOWSKY *et al.* (2) pela infusão de GABA. MEYER & POR-

TNOY (53) realizaram um estudo interessante, clínico e experimental, sobre a paralização pós-epiléptica, este último em macacos. Este tipo de paralisia foi descrita no século passado (74), e foi chamada de hemiplegia epiléptica. Etologicamente foi descrita assim: o paciente tem uma crise, diferente daquela epiléptica, parece paralizado de um lado do corpo, geralmente aquele que tinha convulsionado, porém a paralisia pode ocorrer em ambos os lado se estes convulsionaram igualmente.

Embora o quadro pós-epiléptico pareça simples, ele envolve uma mudança de postura e portanto do tono muscular consequente a uma convulsão geralmente de caráter severo. Um estudo sequencial novamente seria útil no intuito de relacionar no contexto as diversas manifestações motoras, pré, durante e pós epilépticas.

Especificamente as manifestações pós-epilépticas (pós ictais) apresentam características que podem se classificar numa certa arquitetura, dependendo se são do tipo catalépticas (imobilidade flácida), ou catatônicas (imobilidade rígida), sendo que diferentes tipos de neurotransmissores estariam envolvidos na sua configuração (56). Voltaremos a estes padrões pós-epilépticos, no final deste capítulo ao referir os modelos experimentais de epilepsia.

2. Acinesia por lesão bilateral do hipotálamo lateral: Em termos gerais, os achados de GOLANI *et al.* (28), sobre alterações observadas após lesão bilateral do hipotálamo lateral, e principalmente no processo de recuperação podem ser sintetizados segundo os autores da seguinte maneira: o primeiro padrão de movimento recuperado são os movimentos latero-laterais da cabeça "scanning". Mais ou menos ao mesmo tempo ou um pouco mais tarde, aparece o esquadrinhamento longitudinal com a cabeça (de trás para frente). Depois de movimentos ao longo destas duas dimensões há um aumento nas suas amplitudes e o corpo inteiro é recrutado tanto no plano vertical (dorso - ventral), quanto fazendo contato com o focinho (em superfícies verticais). Pouco tempo depois, emerge a portura vertical, ereta, sem contato com o focinho. A recuperação procede cefalocaudalmente, acompanhando o recrutamento cada vez mais caudal de membros e segmentos do corpo em cada uma das dimensões separadamente. O suporte e manejo do contato do membro e segmentos corporais com o chão também se recuperam com relativa independência, de uma maneira próximo-distal.

Na recuperação, as paradas entre surtos de atividade são curtas. Primeiro, o movimento se organiza em relação ao próprio corpo do animal, e somente muito tempo depois, em relação com o ambiente. Em cada sequência de movimento depois de imobilidade pronunciada, o rato recapitula o processo de recuperação, e, cada vez que ele inicia o movimento, repete os movimentos numa determinada amplitude, várias vezes até que há um aumento para o próximo movimento mais amplo (fenômeno de "aquecimento").

Justamente o aparecimento de comportamentos estereotípados bizarros no comportamento exploratório de ratos ou de canídeos e as anormalidades vistas na locomoção de ratos na sua recuperação de lesão bilateral no hipotálamo lateral (45), levaram os autores a desenvolver esse trabalho. Ele apresenta um exemplo de manejo subcortical de complexas atividades motoras, principalmente vinculadas à função do sistema extrapiramidal e a áreas relacionadas com a motricidade harmônica de marcha.

O método utilizado por GOLANI*et al.* (28), se caracteriza fundamentalmente pelo uso da técnica de registro em "video-tape" de longas sequências diárias, durante vários meses, de animais submetidos no tempo de recuperação a testes de desempenho em campo aberto, ambientes verticais e horizontais. Após a recuperação da locomoção no campo aberto, os animais com lesão do LH, apresentam estereotipias de movimentos quando colocados em recintos parcialmente fechados (45). Dessa maneira os animais foram testados em vários ambientes, num canto, numa caixa com paredes (recinto cego), num túnel.

Como uma série de eventos do comportamento do animal acontece em paralelo, é importante não fragmentar as sequências. Para isto, GOLANI *et al.*(28), utilizaram a

notação de movimentos de ESHKOL & WACHMANN (12). Em resumo, neste sistema é possível ver o rato como uma série de segmentos de membros e corpo conectados. Os ângulos entre eles são registrados continuamente. Lendo a notação, pode se reconstruir e visualizar completamente o comportamento sem tê-lo visto. (Ver ref. 28 para maiores detalhes). O importante é que os autores conseguiram reconstituir movimentos laterais da cabeça, trajetórias longitudinais nos movimentos longitudinais da cabeça tendo como referência porções do corpo, trajetórias de movimentos verticais da cabeça, movimentos verticais da cabeça tendo como referência segmentos corporais, esquadrinhamento da superfície vertical, movimentos de cabeça verticais independentes ou superficiais, elevação de segmentos do corpo em relação ao chão, papel do contato na recuperação do movimento, recuperação do suporte postural, atividade e repouso. Como evento interessante, no fenômeno do "aquecimento", depois de pequenos surtos de atividades se sucedem períodos curtos ou longos de inatividade. Porém, quando o movimento se reinicia, os movimentos seguem um padrão definido. No começo só a cabeça e nuca são ativados em pequenos movimentos látero-laterais, em seguida pequenos movimentos de flexão-extensão,da cabeça e nuca; estes movimentos vão aumentando em vigor e recrutando segmentos no sentido céfalo-caudal, incluindo inicialmente os membros anteriores. No começo os membros posteriores permanecem imóveis, e aparece depois o "pivoteio"; em seguida, o animal faz um círculo, usando inicialmente só um membro posterior em passos para trás. Posteriormente, a locomoção para a frente aparece e assim sucessivamente. Em resumo, a sequência de movimentos depois de uma parada de inatividade (que dura minutos), recapitula a recuperação de acinesia, o que leva semanas.

Estes experimentos tem levantado uma série de questões que resumidamente se traduziriam em: a ordem de emergência dos movimentos segue um padrão pré-estabelecido; isto se relaciona com as atividades de desenvolvimento motor (ontogenia), e portanto seriam fenômenos correlacionados? Qual é o princípio neurofisiológico fundamental do recrutamento céfalo-caudal? Este tipo de evento segundo o autor também tem sido observado em situações de congelamento em animais normais. A proposta final inclui a tentativa de elaborar um modelo de recuperação que estaria determinado pelas características do ambiente e do próprio corpo do animal. Os autores salientam que em lugar de descrever o movimento num espaço externo, abstrato, pode-se descrever num espaço esférico, determinado pela anatomia esquelética e por sistemas de coordenadas (não cartesianas), por exemplo, o eixo do corpo, as consequências do movimento sobre o corpo (contato), ou sobre um parceiro em movimento.

Detalhes mais recentes deste tipo de discussão, no contexto de lesão cerebral e neuroplasticidade podem ser vistos em outro trabalho (17), onde se discute se a regeneração de função é um fenômeno de recuperação ou de desenvolvimento.

3. Modelos experimentais de parkinsonismo: utilização de MPTP em primatas.

Como os humanos, os primatas submetidos a esta droga desenvolvem uma marcada hipocinesia e bradicinesia,rigidez e tremor postural. Os animais assumem uma atitude fletida lembrando a postura por lesão do globo pálido.

Quando os animais são perturbados ou expostos a um novo estímulo podem temporariamente perder a sua hipocinésia e desempenhar bastante bem comportamentos coordenados ambulatórios ou trepar normalmente, voltanto em poucos minutos ao seu anterior estado. Estes dados são muito importantes já que são determinantes da interação profunda que existe entre componentes neuroanatômicos de sistemas motores, e a sua retroalimentação sensorial. (Ver referência 46, sobre os fatores sensoriais envolvidos na função motora dos gânglios basais).

Outra característica importante do modelo é a sua resposta positiva ao tratamento com L-dopa (4). A acinesia é o componente motor que responde melhor, e o tremor muito menos. Sendo que nas análises pós-mortem se revela

uma lesão específica da substância negra compacta, com a conseguinte degeneração do fascículo *nigro-estriatal*, a MPTP, é praticamente considerada uma neurotoxina nigro-estriatal.

Uma análise puramente motora destas atividades, mais a sua retroalimentação sensorial, poderá servir validamente para avaliar os mecanismos neurofisiológicos do modelo em questão. De acordo com a neuroanatomia proposta inicialmente para o desempenho de movimentos e o papel dos gânglios basais, se aceita então que as alterações do Parkinson devem ser avaliadas nos eferentes estriatais ao globo pálido e subsequentes projeções palidotalâmicas, tálamo-corticais e córtico-espinais. Neste sentido é importante avaliar o efeito do bloqueio destas vias sobre as manifestações motoras finais. Por exemplo, lesões do pálido podem diminuir os tremores e a rigidez no homem porém não a acinesia. Contrariamente essas mesmas lesões no macaco, produzem hipocinesia com severos déficits posturais.

Além da eventualidade do uso do modelo para estudar as manifestações motoras após lesão nigro-estriatal, o modelo também tem servido para avaliar as complicações dos tratamentos crônicos com L-dopa, tais como as discinesias (movimentos involuntários) como efeito colateral e o fenômeno "on-off".

Depois de administrar altas doses de L-dopa, em macacos com lesão do tegmento ventromedial, GOLDSTEIN *et al.* (29), descrevem nos animais padrões que etologicamente se relatam como, de fácil indução: agressividade aumentada, hipersensibilidade, movimentos mastigatórios (bater os dentes) e aumento na ingestão de água. O segundo grupo de anormalidades incluia estereotipias repetitivas da boca, língua, e face, autolimpeza, hipercinesia, posturas anômalas e movimentos tipo coreicos.

Embora muitas das manifestações apresentadas pelos primatas tanto no PK experimental quanto no tratamento crônico, não sejam exatamente as apresentadas pelos humanos a sua correlação com o substrato neuroanatômico e funcional da doença de Parkinson é muito grande constituindo

se por enquanto no melhor modelo para estudar estas disfunções.

4. Modelos experimentais de epilepsia: No que diz respeito aos modelos experimentais de epilepsia, existe uma ampla gama de descrições de comportamentos, particularmente naqueles modelos que envolvem manifestações motoras claras. Porém, a origem pode ser cortical, subcortical (límbica, ou do tronco cerebral). Cada um destes modelos depende de características genéticas, de meios de indução tais como aplicações tópicas de drogas (cortical, intracerebral ou perifericamente), ou estimulações elétricas de baixa intensidade (sublimiares), como no "kindling", ou de alta intensidade como no eletrochoque. Igualmente podem incluir estimulações sensoriais táteis, fóticas ou acústicas. Para revisões amplas sobre os modelos experimentais de epilepsia ver refs. 52, 60 e 78.

Particularmente mencionamos dois modelos de epilepsia límbica, uma o "kindling" (abrasamento) (27), resultante da estimulação elétrica ou química sublimiar diária de áreas límbicas, que pode ser etologicamente descrita numa sequência que vai desde o clônus facial (*1*), cabeceio (movimentação dorso-ventral) (*2*), clonus dos membros anteriores (*3*), postura ereta (*4*), ereto e perda do controle postural (queda) (*5*). Estas classes definidas por RACINE (61), geralmente se acompanham de reatividade diminuída a estímulos sensoriais em comparação com a do normal. Os comportamentos observados nas primeiras classes (*1* e *2*) mimetizam as convulsões da epilepsia parcial complexa no homem. Os outros comportamentos podem ser consistentes com convulsões límbicas evoluindo para convulsões generalizadas motoras (51). Embora o "kindling" tenha sido descrito há quase 20 anos (27), não tem sido feita uma análise detalhada sequencial até agora, apesar de que a riqueza motora do quadro seja clara. Um outro modelo interessante de uso mais recente, também mimético de convulsões límbicas é a aplicação de pilocarpina sistêmica (75). Neste modelo também se apresentam sequências que incluem alterações comportamentais persistentes e recor-

rentes tais como acinesia imediata, tremor, automatismos gustatórios, e sacudidas de cabeça, que evoluem para convulsões límbicas motoras. As convulsões límbicas motoras são recorrentes a levam o animal a um estado de mal epiléptico (convulsões crônicas contínuas). Da mesma maneira que o "kindling", este modelo também não tem sido avaliado do ponto de vista neuroetológico.

A seguir colocamos aqui algumas considerações sobre um outro modelo de epilepsia generalizada, tônico-clônica, induzida por estimulações acústicas de alta intensidade, a epilepsia audiogênica. Este modelo tem sido utilizado na avaliação de drogas antiepilépticas (47), e na avaliação de sistemas de neurotransmissão nos modelos genéticos experimentais de epilepsia (44). Embora várias tentativas de avaliação comportamental tenham sido feitas ao longo dos anos, incluindo a elaboração de uma escala de severidade (39), só mais recentemente foi iniciada uma avaliação etológica sequencial quantitativa que é o ponto de referência inicial para posterior manipulação eletrofisiológica, neuroquímica, neuroendócrina e de efeitos de lesão química ou eletrotílica (20). Em suma, esta linha de trabalho tem seguido a seguinte referência. Numa primeira abordagem foram divididos os animais como sensíveis ao som, estabelecendo-se as sequências de comportamentos que emitiam pela estimulação acústica de alta intensidade (100-120 db SPL). Foi necessária a elaboração de um etograma completo que incluisse todos os possíveis comportamentos do animal, antes, durante e depois de estimulação acústica. Em termos gerais, os padrões de comportamento dos animais expostos ao som são: animais sensíveis (S): os animais que tiveram respostas positivas ao som se caracterizam por sobressalto no início do estímulo acústico, corridas, recuadas, dobramentos do corpo, giros, quedas atônicas, pulsos (fase procusiva), terminando na rigidez pré-ictal. A fase de pós-estimulação é caracterizada por conculsões generalizadas tônico clônicas e alterações autonomicas, por exemplo as respiratórias. Na imobilidade pós-ictal, com depressão generalizada, os reflexos de endireitamento e antinociptivos estão

ausentes (Ver ref. 21, para detalhes). Durante a fase de pré-estimulação, os animais resistentes (R) exibiram padrões comportamentais de exploração e autolimpeza. Quando a estimulação foi iniciada, o sobressalto e as recuadas se apresentaram, seguidos por congelamento e atividade de autolimpeza e exploração. Imediatamente depois, os animais apresentaram automatismos faciais tais como movimentos mastigatórios, lamber, bater os dentes, sacudir a cabeça "pivotear" (movimentos latero-laterais da cabeça), tremores faciais e exoftálmicos. Ao terminar a estimulação, o animal congela e os seus reflexos antinocicepti - vos e de endireitamento estão presentes.

Baseados nesta panorâmica inicial, foi desenvolvido um índice de severidade que foi uma modificação de escala de JOBE *et al.* (39), porém, pelo fato de ser construído etologicamente, não possuem a rigidez da escala em menção. De acordo com esse índice, cada animal pode apresentar valores diferentes relacionados com o aparecimento real de comportamentos. Esse índice se compõe de todas as manifestações procursivas (giros, pulos, quedas atônicas), e das manifestações convulsivas (tônicas, clônicas parciais, generalizadas, espasmos clônicos) ponderadas de acordo com a sua contribuição à severidade das crises e à latência de aparecimento delas. (Ver ref. 20, para detalhes).

Uma vez realizada a avaliação dos animais como resistentes ou sensíveis, é possível utilizar as duas estratégias de estudo do modelo. 1) Indução ou sensibilização audiogênica em animais R, e/ou 2) bloqueio e/ou abolição de CA em animais S. Num primeiro grupo de experimentos foi demonstrado que a lesão unilateral da substância negra compacta (21) aumentava a sensibilidade audiogênica em animais R, porém com pouca frequência se apresentavam convulsões tônicas. Posteriormente lesões unilaterais químicas (6-Hidroxidopamina) nessa mesma estrutura demonstraram que não se produzia nenhuma alteração na sensibilidade audiogênica, embora o efeito da droga existisse já que o animal apresentava a típica resposta de giro ipsilateral à injeção intraperitoneal de anfetamina

(22). Porém, tanto a lesão na substância negra reticulada, contralateral à injeção de 6OHDA realizada nesse trabalho, quanto a lesão unicamente na substância negra reticulada, produziram um aumento da sensibilidade audiogênica de ratos R (23). De maneira interessante uma outra lesão unilateral, a do colículo inferior, estrutura acústica crítica para a elaboração das CA (41, 50, 54, 79) produziu um aumento da sensibilidade as CA. Entretanto, quando esta lesão foi combinada com outra na substância negra do hemisfério contralateral, tanto a direção dos giros, quanto a severidade das crises modificada (aumentada) por esta última lesão (dados ainda não publicados). A relação entre a substância negra e o colículo inferior pode estar inserida no papel de coordenação sensório-motora que executa a substância negra. A sua lesão unilateral geraria um padrão assimétrico nesse processamento sensório-motor que incidiria na resposta ao estímulo acústico que vem ascendendo pelo colpiculo inferior. Afinal, já tinha sido demonstrado (41) que lesões da formação reticular mesencefálica abolem o componente tônico das crises, porém, mantêm o padrão de giros. Mais recentemente, foi também demonstrado (3) que as lesões bilaterais do núcleo reticulaoral da ponte (RPO), abolem o componente tônico-clônico das CA, podendo manter o padrão de giros. Parecia ser então que dois sistemas relativamente independentes, porém, interatuantes, estariam envolvidos na elaboração das CA. Entretanto, parece também que a fase de giros é necessária e essencial para a realização da fase tônica, já que na sua ausência, a última não aparece (62). Recentemente, a substância negra tem sido implicada no processamento, limiar e difusão de convulsões em modelos de tronco cerebral (38); particularmente tem se dado muita importância aos eferentes negro-coliculares (19). Na medida em que já foi demonstrado que lesões bilaterais das camadas profundas do colículo superior abolem as convulsções audiogênicas em camundongos (79) e que existem profusas conexões morfo-funcionais entre os colículos inferiores e as camadas profundas do colículo superior em ratos e gatos, acreditamos que o elo morfo - funcional que pode explicar as convulsões audiogênicas decorre de uma delicada interação colículo-colículo-reticular, com uma profunda modulação nigro-colículo-reticular ou nigro-reticular. O fato de que manipulações de cada uma destas áreas reproduzam padrões complexos de marcha, comportamento explosivo de fuga, ou ainda convulsões tipo audiogênica, são sugestivas da sobreposição de sistemas comuns a esses fenômenos (lembrar as discussões de áreas locomotoras, de comportamentos de rotação e/ou de comportamento explosivo e/ou de fuga) (7, 24, 26, 50,54, 55, 66).

Para finalizar, experimentos recentes mostram que é possível correlacionar quadros pós-epilépticos com níveis de reatividade sensorial baixa. Esse quadro denominado de depressão pós-ictal se caracteriza, com certas variações nos modelos, por uma analgesia pós-ictal, junto a uma perda de reflexos como os de endireitamento(56). Além disso, achados bioquímicos mostram que nessa fase há uma liberação maciça de opiáceos e um pico de prolactina (PRL) (71) que também tem sido descrito em pacientes epilépticos. Tanto as lesões na substância negra, quanto as do colículo inferior, que aumentam a sensibilidade audiogênica, apresentam como evento pós-ictal o pico de PRL aproximadamente entre 5 e 15 minutos após a crise da mesma maneira que os animais S, não lesados (GARCIA CAIRASCO *et al.*, em preparação). De maneira interessante, os animais resistentes não apresentam esse pico. Esta superposição de análise etológica, neurofisiológica e neuroendócrina cria um panorama integrativo importante no entendimento dos mecanismos em epilepsia experimental.

Conclusão

Como uma avaliação crítica de todos estes achados, podemos concluir portanto, que o aparecimento de padrões motores comportamentais, pode servir como referência do nível de controle ao qual a sua programação ou execução está sendo feita. A realização de lesão e/ou manipulações

químicas, e a avaliação das sequências motoras subsequentes permitem reconstruir os níveis de controle e os mecanismos de disfunção. Eventualmente também permitem estudar os detalhes do organizado padrão de recuperação na regeneração morfofuncional, dentro dos conceitos de plasticidade cerebral. Se ao mesmo tempo colocarmos em jogo o conceito de que o SNC está organizado de maneira modular, hierárquica e em paralelo, o conhecimento desses níveis de controle dará elementos importantes, para a avaliação da função motora (40, 72).

A abordagem etológica nem é a única, nem é a essencial, porém é uma das mais importantes para a realização de uma análise integral. O surgimento da Neuroetologia com toda a sua abertura para os métodos, permite que análises cinemáticas, biomecânicas, cibernéticas, informáticas e robóticas sejam instrumentos do presente e futuro do estudo da função cerebral e o movimento. Estes instrumentos particularmente permitirão a elaboração de modelos matemáticos de interação de articulações, ângulos,dimensões (verticais, horizontais) envolvidos no controle postural ou na execução de movimentos simples ou complexos. Segundo HOGAN & FLASH (37), as neurociências tem sido descritas como um campo rico em dados e pobre em teorias, e como uma contribuição à elaboração de modelos de função motora, formularam junto a outros pesquisadores algumas equações que explicariam teorias matemáticas no controle do movimento, no que eles definem como teorias quantitativas da coordenação motora. De outro lado, o recente auge das técnicas de transplante de tecido neural embrionário (18) particularmente referidas às estruturas envolvidas no controle motor, tipo substância negra, oferecem uma nova avenida para a avaliação das manifestações sensoriais e motoras da regeneração funcional e da reconstrução dos seus circuitos neurais.

Agradecimentos

A Silvia M. Nishida, João P. Leite e Maria Carolina Doretto, pela leitura crítica e comentários ao manuscrito. A Denise de Paula Hussar, pelo excelente trabalho datilográfico.

Referências Bibliográficas

1. BANDLER, R.; DEPAULIS, A. & VERGNES, M. - Identification of midbrain neurones mediating defensive behavior in the rat by microinjection of excitatory amino acids. *Behav. Brain Res 15*: 107-119, 1985.

2. BRAILOWSKY, S.; KNIGHT, R.T.; BLOOD, K. & SCABINI, D. - Aminobutyric acid-induced potentiation of cortical hemiplegia. *Brain Res. 362*: 322-330, 1986.

3. BROWNING, R.A.; NELSON, D.K.; MOGHARREBLAN, N.; JOBE, P.C. & LAIRD II, H.E. - Effects of midbrain tegmental lesions on audiogenic seizures in genetically epilepsy-prone rats. *Epilepsia 26*: 175-183, 1985.

4. BURNS, R.S.; CHIUEH, C.C. MARKEY, S.P.; EBERT, M.H.; JACOBOWTS, D.M. & KOPPIN, I.J. - A primate model of parkinsonism: selective destruction of dopaminergic neurons in the pars compacta of the substantia nigra by N-methyl-4-phenyl-1,2,3,6, tetrahydropyridine. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA 80*:4546-4550, 1984.

5. CAHMI, J.M. - *Neuroethology*. Sinauer Associates, Sunderland, Maryland, 1984.

6. CONSROE, P.F.; PICCHIONI, A.L. & CHIN, L. - Audiogenic seizures susceptible rats. *Fed Proceed 38*: 2411-2416, 1979.

7. COOLS, A.R.; COOLEN, J.M.N.; SMIT, J.C.A. & ELLENBROEK, B.A. - The striato-nigro-collicular pathway and explosive running behavior: functional interaction between neostriatal dopamine and collicular GABA. *Europ. J. Pharmacol. 100*: 71-77, 1984.

8. CROSSMAN, A.R. - Primate models of dyskinesia: the experimental approach to the study of basal ganglia related involuntary movement disorders. *Neuroscience 21*: 1-40, 1987.

9. DIDOMENICO,R. & EATON, R.C. - A neuroethological concept of command. *Brain Behav Evol* 1986, in press.

10. EATON, R.C. & DIDOMENICO, R. - Command and the neural causation of behavior: a theoretical analysis of the necessity and suficiency paradigm. *Brain Behav Evol 27*: 134-164, 1985.

11. EFRON, R. - Post-epileptic paralysis: Theoretical critique and report of a case. *Brain 84*: 381 - 394, 1961.

12. ESHKOL, N. & WACHMANN, A. - *Movement notation*. Weidenfeld and Nicolson, London, 1958.

13. EWERT, J.P. - *Neuroethology. An introduction to the neurophysiological fundamentals of behaviour.* - (Translation of the German Edition of 1976).Springer-Verlag, Berlin, 1980.

14. EWERT,J. P. - Concepts in vertebrate neuroethology. *Anim Behav 33*: 1-29, 1985.

15. FENTRESS, J.C. - The analysis of behavioral networks. *In*: EWERT, J.P.; CAPRANICA, R.R. & INGLE, D.J. (Eds). Advances in vertebrate neuroethology. Plenum Press, NY, 1983.

16. FENTRESS, J.C. - Ethology and the neural sciences. In: CAMPAN, R & ZAYAN, R. (Eds). *Relevance of models ant theories in ethology*. Privat, Toulouse, 1986.

17. FINGER, S. & ALMLI, R. - Brain damage and neuroplasticity: mechanisms of recovery or development? *Brain Res Rev 10*: 177-186, 1985.

18. GAGE, F.A. & BJORKLUND, A. - Neural grafting in the aged rat brain. *Ann Rev Physiol 48*: 447-459,1986.

19. GARANT, D.S. & GALE, K. - Substantia nigra - mediated anti-convulsant actions: role of nigral output pathways. *Exp. Neurol. 97*: 143-159, 1987.

20. GARCIA CAIRASCO, N. - *Análise neuroetológica e quantitativa dos mecanismos neurais envolvidos nas convulsões audiogênicas no rato albino*. Ribeirão Preto, 1982, (Dissertação de Mestrado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto. Universidade de São Paulo).

21. GARCIA CAIRASCO, N. & SABBATINI, R.M.E. - Role of the substantia nigra in the elaboration of audiogenic seizures in the albino rat: A neuroethological study. *Braz J Med Biol Res 16*: 171-183, 1983.

22. GARCIA CAIRASCO, N. & TRIVINO SANTOS, H.F. - Evaluación de la sensibilidad epiléptica audiogénica en ratas: estudio preliminar de inyección estereotáxica de 6-hidroxidopamina (6OHDA) y papel anticonvulsivante de Clobazan, *Salud-UNINORTE* (Colombia), *3* (3): 143-160, 1986.

23. GARCIA CAIRASCO, N. & TRIVINO SANTOS, H.F. - Effects of combined 6-hydroxidopamine-induced and electrolytic lesions in the substantia nigra on rotational behavior and audiogenic seizures in the rat. *Braz J Med Biol Res* 1987, in press.

24. GARCIA RILL, E.; SKINNER, R.D. & FITZGERALD, J.A. - Chemical activation of the mesencephalic locomotor region. *Brain Res 330*: 43-54, 1985.

25. GARCIA RILL, E. - The basal ganglia and the locomotor regions. *Brain Res Rev 11*: 47-63, 1986.

26. GELISSEN, M. & COOLS, A. - The interrelationship between superior colliculus and substantia nigra pars reticulata in programming movements of cats: a follow-up. *Behav Brain Res 25*: 1-11, 1987.

27. GODDARD, G.V.; McINTYRE, D. C. & LEECH, C. K. - A permanent change in brain funcion resulting from daily electrical stimulation.*Exp Neurol. 25*: 295-330, 1969.

28. GOLANI, I.; WOLGIN, D.L. & TEITELBAUM, P. - A proposed natural geometry of recovery from acinesia in the lateral hypothalamic rat. *Brain Res 163*: 237-267, 1979.

29. GOLDSTEIN, M.; LEW, J.Y.; NAKAMURA, S. & BATTISTA,A. F. - Dopamine agonists: antiparkinsonian efficacy in experimental animal models and binding to putative dopamine receptors. In: POIRIER, L.J.; SOURKES, T.L. & BEDARD, P.J. (Eds), *Advances in Neurology. Vol. 24. The extrapyramidal system and its disordes*. pp 247-252, Raven Press, New York, 1979.

30. GRILLNER, S. & ZANGGER, P. - How detailed is the central pattern generator for locomotion? *Brain Res 88*: 367-371, 1975.

31. GRILLNER, S. - Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish. In: BROOKS, V.B. (Ed), *Handbook Physiol. Sect. 1, vol 2. The Nervous system, motor control*. Am Physiol Soc Maryland: Waverly Press, pp 1179-1236, 1981.

32. GRILLNER, S. - Neurobiological bases of rhythmic motor acts in vertebrates. *Science 228*: 143 - 149, 1985.

33. GRILLNER, S. & WALLEN, P. - Central pattern generators for locomotion, with special reference to vertebrates. *Ann Rev Neuroscience 8*: 233-261, 1985.

34. GUNNE, L.M.; HAGGSTROM, J.E. & SJOQUIST, B. - Association with persistent neuroleptic induced dyskinesia of regional changes in brain GABA synthesis. *Nature 309*: 347-349, 1984.

35. GUTHRIE D.M. -*Neuroethology*. Blackwell, London,1980.

36. HERRERA-MARSCHITZ, M.; CHRISTENSSON-NYLANDER, I.; SHARP , T.; SATAINES, W.; REID, M.; HOLFELT, T.; TERENIUS, L. & UNGERSTEDT, U. - Striato-nigral dynorphin and substance P pathways in the rat. II. Functional analysis. *Exp Brain Res 64*: 193 - 207, 1986.

37. HOGAN, N. & FLASH, T. - Moving gracefully: quantitative theories of motor coordination.*TINS 10*: 170-174, 1987.

38. IADAROLA M.J. & GALE, K. - Substantia nigra: site of anticonvulsant activity mediated by δ - aminobutyric acid. *Science 218*: 1237-1240, 1982.

39. JOBE, P.C.; PICCHIONI, A.L. & CHIN, L. - Role of brain norepinephrise in audiogenic seizures in the rat. *J Pharmacol Exp Therap 184*: 1-10, 1973.

40. KANDEL, E.R. & SCHWARTZ, J.H. - *Principles of neural sciences*. Elsevier North Holland, New York, 1985.

41. KESNER, R.P. - Subcortical mechanisms of audiogenic seizures. *Exp Neurol 15*: 192-205, 1966.

42. KORNHUBER, H.H. - Cerebral cortex, cerebellum and basal ganglia: an introduction to their motor functions. In: SCHMITH & WORDEN, *The Neuroscience. Tnd Study Program*. Massachusettes, pp. 267- 280, 1974.

43. KUPFERMANN, I. & WEISS, R.W. - The command neuron concept. *Behav Brain Sci 1*: 3-39, 1978.

44. LAIRD, II, H.E.; DAILEY, J.W. & JOBE, P.C. - Neurotransmitters abnormalities in genetically epileptic rodents. *Fed Proceed 43*: 2505-2509, 1984.

45. LEVITT, D.R. & TEITELBAUM, P. - Somnolence, akinesia, and sensory activation of motivated behaviour in the lateral hypothalamic syndrome. *Proc Nat Acad Sci (Wash) 72*: 2819-2823, 1975.

46. LIDSKY, T.I.; MANETTO, C. & SCHNEIDER, J.S. - A consideration of sensory factors involved in motor functions of the basal ganglia. *Brain Res Rev 9*: 133-146, 1985.

47. LOSCHER, W. & MELDRUM, B.S. - Evaluation of anticonvulsant drugs in genetic animal models of epilepsy. *Fed. Proceed 43*: 276-284, 1984.

48. LORENZ, K. - The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symposia of the Soc. for Experimental Biology*, IV. Cambridge, 1950.

49. LURIA, A.R. - *Las funciones corticais superiores del hombre*. Ed Científico-técnica. La Habana, 1982.

50. McCOWN, T.J.; GREENWOOD, R.S.; FRYE, G.D. & BREESE, G.R. - Electrically elicited seizures from the inferior colliculus: a potencial site for the genesis of epilepsy? *Exp Neurol, 86*: 527-542, 1984.

51. McNAMARA, J.O. - Kindling model of epilepsy. In: DELGADO-ESCUETA, A.V.; WARD Jr., A.A.; WOODBURY, D.M. & POSTER, R.J. (Eds). *Advances in Neurology. Vol. 44*. Raven Press, New York, 1986.

52. MELLO, L.E.A.M.; BORTOLOTTO, Z.A. & CAVALHEIRO, E. A. - Modelos experimentais de epilepsia: uma revisão. *Neurobiol* (Recife) *49*:231-268, 1986.

53. MEYER, J.S. & PORTNOY, H.D. - Post-epileptic paralysis. A clinical and experimental study. *Brain LXXXII*: 162-185, 1959.

54. MILLAN, M.H.; MELDRUM, B.S. & FAINGOLD, C.L. - Induction of audiogenic seizure susceptibility by focal infusion of excitant aminoacid or bicuculline into the inferior colliculus of normal rats. *Exp Neurol 91*: 624-639, 1986.

55. MOGENSON, G.J. - Limbic-motor integration. In:EPSTEIN, A.N. & MORRISON, A.R. (eds). *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*. Vol 12, Academic Press, New York, 1987.

56. MYSLODSKY, M.S. & MINTZ, M. - Postictal behavioral arrest in the rat: "Catalepsy" or "Catatonia"? *Life Sci 28*: 2287-2293, 1980.

57. NOLEN, T.G. & HOY, R.R. - Initiaton of behavior by single neurons: the role of behavioral context. *Science 226*: 992-994, 1984.

58. NORTON, S. - The study of sequences of motor behavior. In: IVERSEN, L.L.; IVERSEN, S.D. & SNYDER, S. H. (Eds). *Principles of behavioral pharmacology*.Handbook of Psychopharmacology. Vol 7. Plenum Press. New York, 1977.

59. OLSON, G.C. & KRASNE, F.B. - The crayfish lateral gi ants as command neurons for escape behavior. *Brain Res 214:* 89, 1981.

60. PURPURA, D.F.; PENRY, J.K.; TOWER, D.; WOODBURY, D. M. & WALTER, R. - *Experimental models of epilepsy.* Raven Press, New York, 1972.

61. RACINE, R.J. - Modification of seizures activity by electrical stimulation-II. Motor seizures. *Electroenceph Clin Neurophysiol 32:* 281-294, 1972.

62. REID, H.M. & COLLINS, R.L. - Audiogenic seizures in mice: asymmetries of the preconvulsive running pat tern and subsequent seizures. *Animal Learning Behav 10:* 321-324, 1982.

63. SCHWAB, R.S. - Akinesia paradoxica. *Electroenceph Clin Neurophysiol Suppl 31:* 87-92, 1972.

64. SELVERSTON, A.I. - Are central pattern generators un derstandable? *The Behav Brain Sci 3:*535-571,1980.

65. SINNAMON, H.M. - Glutamate and picrotoxin injections into the preoptic basal forebrain initiate locomo tion in the anesthetized rat. *Brain Res 400:* 270- 277, 1987.

66. SINNAMON, H.M.; GINZBURG, R.N. & KUROSE, G.A. - Mid brain stimulation in the anesthetized rat: direct locomotor effects and modulation of locomotion pro duced by hypothalamic stimulation. *Neurosci 200:* 695-707, 1987.

67. SKINER, R.D. & GARCIA RILL, E. - The mesencephalic locomotor region (MLR) in the rat. *Brain Res 323:* 385-389, 1984.

68. SNYDER, A.M.; STRICKER, E.M. & ZIGMOND, M.J. - Stress induced neurological impairments in an animal mo-

del of parkinsonism. *Ann Neurol 18:* 544-551, 1985.

69. SPARKS, D.L. & NELSON, J.S. - Sensory and motor maps in the mammalian superior colliculus. *TINS 10:* 312-317, 1987.

70. SPRERRY, R.W. - Mind-brain interaction: mentalism , yes: dualism, no. *Neurosci 5:* 195-206, 1980.

71. SWARTZ, C.M. & DUNBAR, E. - Postictal prolactim elevations pin rats. *Neuropsychobiol 10:* 1-6, 1983.

72. SZENTÁGOTHAI, J. - The neuron network of the cerebral cortex: a functional interpretation. *Proc R Soc Lond B 201:* 219-248, 1978.

73. TIMBERGEN, N. - *The study of Instinct,* Claredon Press, Oxford, 1951.

74. TODD, R.B. - *Clinical lectures on paralysis disease of the brain and other affections of the nervous system.* Philadelphia, 1955.

75. TURSKI, L.; CAVALHEIRO, E.A.; TURSKI, W.A. & MELDRUM, B.S. - Excitatory neurotransmission within substantia nigra pars reticulata regulates threshold for seizures produced by pilocarpine in rats: effects of intranigral 2-amino-7-phosphoroheptanoate and N-methyl-D-Aspartate. *Neurosci 18:* 62- 77, 1986.

76. TWITCHELL, T.E. - The restoration of motor function following hemiplegia in man. *Brain 71:* 443 - 480, 1951.

77. VILLABLANCA, J.R. & OLMSTEAD Ch. E. - The striatum: a fine tuner of the brain. *Acta Neurobiol Exp 42:* 227-259, 1982.

78. WALKER, A.E. - The past four decades - Experimental epilepsy. In:WARD Jr, A.A.; PENRY, J.K. & PURPURA, D. *Epilepsy*. Raven Press, New York, pp 1-17, 1983.

79. WILLOT, J.F. & LU, S.M. - Midbrain pathways of audiogenic seizures in DBA/2 mice. *Exp Neurol 70:* 288-299, 1980.

80. WOLGIN, D.L. & TEITELBAUM, P. - Role of activation and sensory stimuli in recovery from lateral hypothalamic damage in the cat. *J Comp Physiol Psychol 92:* 474-500, 1978.

81. UNGERSTEDT, U. - Postsynaptic supersensitivity after 6-hydroxydopamine induce degeneration of the nigro-striatal dopamine system. *Acta Physiol Scand Suppl 367:* 69-93, 1971.

82. ZAMIR, N.; SKOFITSCH, G.; BANNON, M.J. HELKE, C. J.; KOPIN, I.J. & JACOBOWITZ, D.M. - Primate model of Parkinson's disease: alterations in multiple opioid systems in the basal ganglia. *Brain Res 322:* 356-360, 1984.

83. ZETTERSTROM. T.; HERRERA-MARSCHITZ, M. & UNGERSTED , U. - Simultaneous measurement of dopamine and rotational behaviour in 6-hydroxidopamine denervated rats using intracerebral dialysis. *Brain Res 376:* 1-7, 1986.

Anais de Etologia - 5: 101-110, 1987

UMA INTRODUÇÃO À NEUROETOLOGIA

JOSÉ MARINO NETO*

Introdução

Pretendemos, com este texto, apresentar um introdução resumida e um guia bibliográfico atualizado para o iniciante nos complexos e fascinantes intercâmbios entre a Etologia e Neurobiologia, dos quais alguns exemplos foram discutidos em nossa palestra no V Encontro Anual de Etologia.

A experiência de uma estreita relação entre e Neurobiologia e a Etologia é evidente já nos movimentos iniciais dos fundadores desta última. Ao enfatizar a importância do estudo das relações causais na Etologia, TINBERGEN (1951) indica a necessidade de cooperação entre esta e a Neurofisiologia. Muitos conceitos etológicos (e.g., mecanismos desencadeadores inatos, estímulos-sinais, padrões fixos de ação) tinham, desde a sua elaboração inicial, um notável "sabor" fisiológico, e buscaram parte de sua fundamentação em mecanismos neurofisiológicos conhecidos na época (LORENS, 1981).

Por outro lado, os primeiros etólogos ofereceram, um novo estilo ao estudo do comportamento animal, quanto ao tipo de questões feitas, os métodos para tratá-las, e o modo de delinear conclusões. A estrutura teórica elaborada por estes fundadores, os instrumentos conceituais e metodológicos que faziam do comportamento um assunto tratável por biólogos, causaram uma "lufada de ar fresco" para dentro de laboratórios neurofisiológicos (KONISHI , 1971).

Assim, e de acordo com a proposta de uma "Etofisiologia" feita por TINBERGEN (1951), as interações en-

*Depto. de Ciências Fisiológicas - CCB, Universidade Federal de Santa Catarina, 88.049 - Florianópolis-SC.

tre e Etologia e a Neurobiologia são bem sucedidas quando ocorrem em "mão dupla": o conhecimento das funções comportamentais é tão importante para o estudo dos mecanismos neurais subjacentes quanto os principios neurais o são para as explicações biológicas do comportamento (FENTRESS, *in press*).

O termo Neuroetologia (NE) foi utilizado pela primeira vez no começo dos anos 60, para abarcar as tentativas de estabelecimento de pontes interdisciplinares estáveis entre a Etologia e a Neurobiologia (BROWN & HUNSPERGER, 1963). Particularmente graças ao desenvolvimento de métodos neurofisiológicos e neuroquímicos refinados, e de procedimentos quantitativos poderosos pela Etologia, a NE tem experimentado um crescimento e entusiasmo formidáveis. Nos últimos anos, foram publicados 5 livros-texto, (GUTHRIE, 1980; EWERT, 1980; EWERT *et al.*, 1983; HUBER & MARKL, 1983; CAMHI, 1984), e diversas revisões (e.g. HOYLE, 1984; EWERT, 1985); sobre a NE.

O que é Neuroetologia?

Dentro da volumosa literatura sobre os aspectos fisiológicos, anatômicos e neuroquimicos do comportamento, a NE é uma porção imprecisamente delimitada, que enfatiza o estudo das bases neurais dos comportamentos espécie específicos, mais frequentemente em espécies diversas dos "mamíferos-padrão" de laboratório (BULLOCK, 1983).

A NE pode ser melhor caracterizada por sua íntima relação com a abordagem e conceitos etológicos, do que pelos métodos que utiliza. O escopo da NE acompanha a ampla diversidade de interesses e níveis de análise da Etologia. Esta reune desde observações comportamentais feitas em situação natural, até estudos realizados em ambientes altamente controlados em laboratório, desde diferenças individuais na expressão de um comportamento, até fenômenos eco-etológicos; desde padrões extensos e complexos exibidos pelo organismo como um todo, até as contrações dos músculos envolvidos em um aspecto particular

de um comportamento (LEHNER, 1979). As oportunidades para a NE são bastante diversificadas, e incluem os estudo das bases neurais de padrões fixos de ação, de mudanças na responsividade, da motivação, do comportamento cognitivo, etc. (CUNHA, 1983), isto é, dos "componentes básicos" de expressões comportamentais integradas, dinâmicas e adaptativas, e da forma como estes componentes relacionam-se entre si e com os vários contextos ambientais e homeostáticos.

Por outro lado, os fenômenos neurais também ostentam diversos níveis de análise, desde conexões anatômicas entre grupos de neurônios e do fluxo e natureza das informações que transitam entre eles, até mecanismos biofísicos da membrana celular que caracterizam determinada atividade de uma sinapse particular, e incluem os modos de operação de circuitos neuronais, o papel dos neurotransmissores e neuromoduladores envolvidos, e as modificações ontogenéticas destes vários atributos.

Ao procurar, por exemplo, pelos mecanismos neurais envolvidos no reconhecimento de um estímulo - sinal por um animal, o neuroetologico pode recorrer a métodos neuroanatômicos para o traçamento de vias sensoriais específicas, ou ver-se envolvido em estudos da química molecular de um feromônio! Assim, torna-se impossível (e desnecessário) delimitar a NE pelos métodos que utiliza.

O que parece conferir coesão a esta área de múltiplos interesses é a sua preocupação, não apenas com mecânismos causais e aspectos ontogenéticos das funções neurais, mas também com as funções adaptativas e a história evolutiva dos substratos neurais dos comportamentos, de forma paralela à Etologia. Desta forma, e ao selecionar, aspectos biologicamente relevantes do comportamento para estudo, a NE pode também realizar perguntas biologicamente relevantes aos sistemas nervosos, utilizando para tanto uma abordagem eminentemente comparativa.

Esta última característica, a abordagem comparativa, nos parece representar uma característica particularmente distintiva para a NE dentro das neurociências. Ao avaliar seus resultados, e tendo a Biologia Sistemática,

Taxonômica, a lhe espreitar por sobre os ombros, o neuroetologista é geralmente compelido a duvidar que "um gato seja um rato que é uma iguana que é um grilo", dúvida esta que frequentemente se estende a categorias taxonômicas mais próximas e mesmo dentro de uma mesma espécie.

Ao cogitar que vários dos atributos dos comportamentos e cérebros que estuda são espécie-específicos, o neuroetologista deliberada e compulsivamente encurta o alcançe de seus modelos e generalização, em favor de uma compreensão (futura) mais clara das complexidades da interação cérebro-comportamento, ao mesmo tempo em que busca, no estudo de espécies correlatas, distinguir aqueles atributos que são comuns, partilhados pelos componentes do conjunto taxonômico que é objeto de suas generalizações.

Por via desta abordagem, os nichos ecológicos e as relações filogenéticas de uma determinada espécie tornam-se predicados importantes para a discussão de diversas características dos mecanismos neurais do comportamento (ver, e.g., EWERT, 1985 e BULLOCK, 1983).

Objetivos e Estratégias da Neuroetologia

Enquanto os métodos e os "pontos-de-partida" para a investigação são múltiplos, os objetivos gerais da NE podem ser sumarizados como sendo o estudo de (EWERT, 1985):

-Mecanismos neurais responsáveis pela extensão de características de estímulos-sinais, e por sua localização.

-Sistemas de interface entre os níveis sensoriais e motores dos mecanismos liberadores, e seus processos de realimentação.

-Modulação destes sistemas, de acordo com estados do meio interno e informações adquiridas.

-Circuitos neuronais dos geradores de padrões motores que coordenam a contração muscular.

-Fenômenos ontogenéticos e aspectos filogenéticos destes mecanismos.

A recente literatura neuroetológica exibe uma formidável diversidade de combinações entre os vários níveis de análise neural e os níveis de análise comportamental na investigação dos problemas acima listados. Exemplos interessantes das muitas estratégias utilizadas, pela NE, podem ser apreciadas em algumas revisões extensas tratando de: mecanismos celulares da memória em opistobranquios (e.g., *Aplysia*) (KANDEL, 1979); detecção de morcegos e estratégias de fuga em mariposas (MILLER, 1983); controle neural do canto dos pássaros (KONISHI , 1985); circuitaria cerebral envolvida na captura de insetos por sapos (EWERT, 1985); e comunicação elétrica em peixes (HOPKINS, 1988).

Alguns destes estudos, que foram comentados no decorrer de nossa palestra, e aos quais remetemos vivamente o leitor, representam programas bem sucedidos de pesquisa neuroetológica. À guisa de exemplo, gostaríamos de comentar resumidamente algumas da observações de L.A. Miller, da Universidade de Odense na Dinamarca, e de K. D. Roeder, da Universidade de Tufts, nos Estados Unidos, sobre o modo pelo qual certas mariposas da família dos Noctuídeos dificultam sua predação por morcegos (MILLER, 1983). A sequência de investigações realizadas por estes autores é bem ilustrativa de uma estratégia comumente empregada pela NE: a de partir de uma análise etológica de um comportamento para a busca das estruturas e eventos neurais que controlam a sua expressão.

Morcegos localizam e discriminam objetos através de pulsos ultrassônicos modulados e dos "ecos" que estas emissões produzem. Algumas espécies de mariposas, predadas por morcegos, são capazes de detectar as emissões destes últimos a grandes distâncias, e usualmente antes que o morcego modifique o padrão de pulsos emitidos durante

a fase em que está explorando o ambiente, para o padrão de pulsos utilizados para perseguir uma presa. Estas emissões exploratórias podem desencadear na mariposa dois comportamentos diferentes entre si, mas de consequências aparentemente similares: dificultar a própria captura pelo morcego. A mariposa pode 1)fechar completamente as asas e arremeter ao solo em um "mergulho de cabeça", ou 2) mudar o seu padrão de vôo habitual para um vôo rápido e irregular. Um aspecto intrigante destes comportamentos de esquiva e a sua **variabilidade**, isto é, o observador não pode predizer qual das duas respostas a mariposa realizará quando detectar as emissões do morcego. Comportamentos pouco predizíveis como estes podem ser adaptativos, no sentido de que limitam as possibilidades do predador em aprender as estratégias da presa.

Após terem efetuado tais observações, os autores partiram para a análise anatômica e neurofisiológica dos elementos sensoriais e motores deste comportamento. Estas mariposas são timpanadas, e possuem de 2 a 4 neurônios aferentes "auditivos" neste órgão, especialmente adaptados para captar emissões ultrassônicas de morcegos, exclusivamente reativos à faixa de frequências destas emissões. Estudos anatômicos subsequentes revelaram que os axônios destes aferentes ramificam-se profusamente ao entrarem nos gânglios meso e metatorácicos, e parecem estabelecer conexões sinápticas diretas com os motoneurônios que inervam, por sua vez, os músculos longitudinais dorsais das asas. Estes músculos promovem a abdução das asa da mariposa durante o vôo. Os aferentes "auditivos " inervam também uma vasta rede interneuronal, adjacente a estes motoneurônios. Esta rede parece ser responsável, através de suas íntimas e maciças conexões com os motoneurônios, pela geração do padrão de comandos que, através destes últimos, movem as asas da mariposa em questão.

A atividade elétrica destes motoneurônios (MN)foi registrada durante o vôo, e, quando a mariposa era exposta às emissões sonoras do morcego, notou-se que as despolarizações não propagadas do MN (oscilações do potencial de membrana que não são enviadas aos músculos, mas que

acompanham o rítmo dos movimentos das asas) não eram afetadas, isto é, o oscilador neuronal que modela o padrão de vôo não modifica a sua atividade. No entanto, os potenciais de ação dos MN (que se propagam aos músculos e determinam sua contração) eram, de modo não predizível , **ou bloqueados** bilateralmente durante vários segundos (e portanto não ocorriam batimentos das asas e estas permaneciam fechadas), **ou duplicados** irregularmente, ora de um lado, ora de outro lado do corpo (e portanto as asas passavam a bater rápida e irregularmente).

Assim, estas observações sugerem que o mesmo sinal remetido pelos aferentes sensoriais induz respostas, variáveis na maquinária interneuronal e nos MN envolvidos com o vôo. Estes dados, além de tornarem mais interessante e necessário o estudo minucioso da circutária envolvida com estes comportamentos, como um possível caso de um "gerador quase-aleatório de padrões" no SNC, revelam também a amplitude e variedade de métodos que o neuroetologista emprega nas suas tentativas de cobrir o vale nebuloso que liga o comportamento ao neurônio.

Para finalizar, talvez devamos ressaltar o sentido da palavra "tentativas" colocada no parágrafo anterior. Com efeito, ao apreciarmos, de lado o franco desenvolvimento das técnicas neurobiológicas e métodos comportamentais, e de outro, as dificuldades conceituais no entendimento das relações cérebro-comportamento, tendemos a concordar com a admonição de LENT (1986), de que "acumulamos dados sem que veradeiramente saibamos como o cérebro funciona", situação a ser contornada apenas pela "explosão de algo revolucionário, um salto epistemológico", na análise destas relações.

Acreditamos, no entanto, que a Etologia, ao aglutinar em torno de problemas semelhantes, os investigadores de tendências reducionísticas e holísticas, ou seja, ao representar "um lugar de encontro privilegiado para os cientistas que lidam com o comportamento de processos vitais" (MORAIS, 1986), pode contribuir de forma determinada para apressar este "salto". Para tanto, a busca de um vocabulário comum para expressar e vincular os complexos

atributos comportamentais e os intrincados modos de operação neural representa um passo essencial. Os progressos da NE neste sentido culminaram com postulados neurobiológicos modernos e de valor heurístico apreciável, como os de "neurônios de comando", elementos necessários e suficientes para desencadear um padrão integrado de movimentos (KUPFERMAN & WEISS, 1978), ou os "geradores centrais de padrões" (SELVERSTON, 1980), e tornam promissoras as perspectivas da NE como um entroncamento fértil da Biologia.

Referências Bibliográficas

BROWN, J.L. & HUNSPERGER, R.W. - Neuroethology and the motivation of agonistic behaviour. *Animal Behaviour*, *11*(4): 439-48, 1963.

BULLOCK, T.H. - Neurobiological roots and neuroethological sprouts. In: *NEUROETHOLOGY AND BEHAVIORAL PHYSIOLOGY*, F. Huber & H. Markl (eds), Springer-Verlag,1983.

CAMHI, J.M. - *NEUROETHOLOGY*, Sinauer Press, 1984.

CUNHA, W.H.A. - Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da Etologia. *In*: "ETOLOGIA" Resumos do I Encontro Paulista de Etologia, Jaboticabal, outubro de 1983.

EWERT, J-P. - *NEUROETHOLOGY*, (trad. da Transemantics,Inc.), Springer-Verlag, 1980.

EWERT, J-P. - Concepts in vertebrate neuroethology. *Animal Behaviour*, *33*: 1-29, 1985.

EWERT, J-P.; CAPRANICA, R.R. & INGLE, D.J. (eds.) - *ADVANCES IN VERTEBRATE NEUROETHOLOGY*. Plenum Press, 1983.

FENTRESS, J.C. - Ethology and Neural Sciences, *In: RELEVANCE OF MODELS AND THEORIES IN ETHOLOGY* Campan, R. e Zayan, R., (Eds.), Toulouse: Privat, *in press*.

GUTHRIE, D.M. - *NEUROETHOLOGY*, Blackwell, 1980.

HOPKINS, C.D. - Neuroethology of eletric communication . *Ann. Rev. Neurosci.*, *11*:497-536, 1988.

HOYLE, G. - The scope of neuroethology. *Behavioral and Brain Research*, *7*: 367-412, 1984.

HUBER, F. & MARKL, H. (eds.) - *BEHAVIORAL PHYSIOLOGY AND NEUROETHOLOGY: ROOTS AND GROWING POINTS*, Springer-Verlag, 1983.

KANDEL, E. - *BEHAVIORAL BIOLOGY of aplysia*, Freeman, 1979.

KONISHI, M. - Ethology and neurobiology. *Americam Scientist*, *59*(1):56-63, 1971.

KONISHI, M. - Birdsong: from behaviour to neuron. *Annual Review of Neurosciences*, *8*: 125-170, 1985.

KUPFERMAN, I. & WEISS, K. - The command neuron concept. *Behav. Brain Sci.*, *1*:3-39, 1978.

LEHNER, P.N. - *HANDBOOK OF ETHOLOGICAL METHODS*, Garland-STPM Press, 1979.

LENT, R. - Dilemas da neurobiologia contemporânea, ou o cérebro que investiga a si próprio. *Ciência e Cultura*, *38*(4): 584-597, 1986.

LORENZ, K. - *THE FOUNDATIONS OF ETHOLOGY*, New York:Springer, 1981.

MILLER, L.A. - How insects detect and avoid bats. *In:* HUBER, F. & MARKS, H. (eds). *BEHAVIORAL PHYSIOLOGY AND NEUROETHOLOGY*. Springer-Verlag, 1983.

MORAIS, G.S. - Etologia - uma área de interface para muitas ciências. *Ciência e Cultura, 38*(4):657-59, 1986.

PLOOG, D. - An outline of human neuroethology. *Human Neurobiol. 6*(4): 227-238, 1988.

SELVERSTON, A.I. - Are Central Pattern Generators understandable? *Behav. Brain Sci., 3*:535-571, 1980.

TINBERGEN, N. - *THE STUDY OF INSTINCT*. Oxford: Clarendon Press, 1951.

Anais de Etologia - 5: 111-135, 1987

EFEITOS DE LESÕES EXTENSAS DO PROSENCÉFALO SOBRE PROCESSOS DE APRENDIZAGEM E MEMÓRIA.**

CARLOS TOMAZ*

As últimas décadas têm sido marcadas por um avanço no estudo dos fenômenos subjacentes a neurobiologia da aprendizagem. Este progresso tem levado a um certo otimismo de que num futuro não muito distante, nós conheceremos alguns dos mecanismos biológicos chaves envolvidos nos processos de aprendizagem e memória. Estudos sobre a neurobiologia da aprendizagem e memória, têm sido feitos em dois níveis. Um deles envolvendo técnicas eletrofisiológicas, de lesão e outras a fim de identificar, os circuítos neurais envolvidos na aprendizagem e memória. O outro nível envolve a identificação dos substratos neuroquímicos da aprendizagem e memória nesses circuitos.

Atenção sobre simples preparação neurais e simples formas de aprendizagem tem sido importante para o avança da neurobiologia. O fato de se estudar esses processos num nível celular deriva em parte do conhecimento de que todos os animais possuem uma capacidade para formas elementares de aprendizagem. Até mesmo, alguns processos de aprendizagem que foram primeiro descritos em mamíferos por exemplo: habituação, sensitização, condicionamento clássico e operante - tem sido também descrito de forma similar em moluscos e outros invertebrados. Isto sugere que os mecanismos celulares para essas for-

*Laboratório de Psicobiologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Universidade de São Paulo - 14-049-Ribeirão Preto - SP
** A preparação desse artigo foi financiada por auxílios da FAPESP (86/2443-8) e CNPq (40.7897-86) C. Tomaz é bolsista do CNPq (300364-86-PH-FV)

mas de aprendizagem são similares através da filogenia . É claro que muitos processos de aprendizagem não são simples e envolvem muito mais que habituação, sensitização e associação entre estímulos que podem ser estudadas a um nível sináptico. Um processo de aprendizagem envolve frequentemente interações complexas através de sistemas sensoriais, perceptuais, motores e motivacionais. A limitação da abordagem celular ou molecular no estudo da aprendizagem é que ela se restringe a um desses componentes de cada vez. Assim sendo, poderia parecer reducionista o estudo da aprendizagem nos seus aspectos celulares com sistemas nervosos simples. Por outro lado, uma abordagem desta natureza nos permite estudar as possíveis relações existentes entre as várias formas de aprendizagem e memória no que diz respeito aos seus mecanismos celulares e moleculares.

Talvez uma das compreensivas demonstrações desta abordagem sejam os estudos realizados pelo Professor Eric R. Kandel na Universidade de Columbia - E.U.A. Utilizando uma reposta de defesa de um caracol marinho (*Aplysia californica*). O Professor Kandel e seu grupo foram os primeiros a demonstrarem que o processo de aprendizagem produz como consequência uma mudança funcional em células nervosas específicas e suas interconexões. Ele tem mapeado de forma detalhada os mecanismos biofísicos e bioquímicos que servem de base para as alterações celulares responsáveis pela aprendizagem; ele tem também demonstrado que os mecanismos para as 3 formas básicas de aprendizagem - habituação, sensitização e condicionamento clássico - estão ligados entre si, e em cada caso, envolvem a regulação da liberação de neuro-transmissores através da alteração no influxo de Ca^{++}. Além disso, duas dessas formas de aprendizagem - sensitização e condicionamento clássico-envolvem a fosforilação de proteínas de forma dependente do AMP-cíclico (para revisão, ver KANDEL *et al.* 1986).

Com relação a abordagem que tenta identificar os circuítos e estruturas neurais envolvidas nos processos de aprendizagem e memória, estudos seriais e sistemáti-

cos com lesões tem indicado que o neocórtex **não é** uma estrutura crítica envolvida nestes processos. Assim é que ablação bilateral do córtex de coelhos (OARKLEY & RUSSEL, 1972) e de gatos (NORMAN *et al.*, 1974), antes do condicionamento não prejudica a aquisição de uma resposta condicionada do tipo "piscar de olho" ("nictitating membrane response"). Algumas vezes pode até melhorar a aprendizagem reversa de discriminação (OARKLEY & RUSSEL, 1972), e descorticação de coelhos após a aprendizagem com o córtex intacto não interfere com a retenção de respostas aprendida (OARKLEY & RUSSEL, 1977). Isto leva a supor que este tipo de aprendizagem é um fenômeno subcortical no cérebro intacto de mamíferos. É interessante notar que quando os animais foram treinados num estado hemi-descorticado, a remoção posterior do tecido cortical remanescente, aboliu a resposta condicionada (OARKLEY & RUSSEL, 1977). A metade de um córtex parece ser pior que a ausência total. Não há ainda uma explicação satisfatória para esses dados. É possível que a presença de estruturas homólogas em um dos hemisférios cerebrais impeçam que áres subcorticais e/ou subtelencefálicas intactas assumam de alguma forma as funções anteriormente exercidas pelo tecido abolido.

Através da exclusão sistemática de estruturas e conexões, cerebrais **não essenciais**, nós temos tentado nos últimos anos isolar as estruturas críticas que suportam os mecanismos de aprendizagem e memória (para revisão ver TOMAZ, 1987). Nós temos investigado o fenômeno de aprendizagem de esquiva inibitória utilizando o processo de ablação do tecido neural do intuíto de localizar essas áreas. Uma vez delineadas essas áreas críticas, espera-se ter uma base empírica mais apropriada para formular hipóteses mais específicas relativas a organização anatômica dos mecanismos de aprendizagem e memória.

Na verdade, algumas objeções podem ser levantadas contra este tipo de estratégia de pesquisa. Por exemplo, é razoável se pensar que não existe nenhuma área crítica no cérebro responsável por aprendizagem de esquiva inibitória; que este tipo de condicionamento operante possa

ser mediado por diversas áreas do cérebro de forma redutante. Esta é uma possibilidade que ainda está em aberto à investigação empírica. Uma outra objeção é a de que o funcionamento de um cérebro intacto é diferente de um cérebro contendo uma lesão. Por exemplo, é possível que após uma lesão, o tecido cerebral remanescente assuma as funções do tecido lesionado. Além disso, sabe-se que o cérebro se reorganiza após uma lesão, e que esta reorganização pode mediar a recuperação da funções (ver FINGER & STEIN, 1982). A fim de evitar esta objeção, nós temos testado nossos animais 24 horas após a lesão, assumindo o fato de que alguns dias são necessários para que ocorra uma substancial reorganização neural a nível central (PRITZEL & HUSTON, 1983).

Nos últimos anos, em colaboração com o Professor Joseph P. Huston (Universidade de Düsseldorf, República Federal da Alemanha), nós temos investigado os efeitos de lesões massivas das estruturas telencefálicas do prosencéfalo na aprendizagem de esquiva inibitória em ratos. Segundo a nossa interpretação (que é naturalmente enviezada devido a nossa orientação teórica), consideramos a aprendizagem de esquiva inibitória em termos de aprendizagem operante através do procedimento de "reforçamento negativo": onde o fato do animal não executar ativamente uma resposta de alta probabilidade (ou a execução de uma resposta operante que é incompatível com esta resposta) é forçada pela ausência de estimulação aversiva.

Numa primeira série de experimentos nós utilizamos a tarefa de esquiva inibitória do tipo "up-hill" (ver HUSTON & TOMAZ, 1986). Este novo paradigma de esquiva em uma tentativa ("one-trial") foi introduzido por STAUBLI & HUSTON (1979) e emprega a tendência que ratos apresentam de geotaxia negativa. Isto é, se um animal é colocado com a cabeça apontada para a base de um plano inclinado, o animal dentro de poucos segundos (2-4s) gira o seu corpo e se locomove em direção a parte superior do plano-resposta "up-hill". Ratos aprendem a evitar esta resposta se um choque é aplicado a sua calda contigente a apresentação desta. Para a análise de experimentos descrita abaixo o critério utilizado como resposta "up-hill" foi uma mudança na posição do corpo de no mínimo 90º em qualquer direção rumo a parte superior da rampa (ver Figura 1).

Uma descrição detalhada do equipamento utilizado para a aprendizagem de esquiva do tipo "up-hill" tem sido feita anteriormente (HUSTON *et al.*, 1985). De forma suscinta, ele consiste de uma caixa de 50x50x35cm inclinada num ângulo de 20º em relação a base de uma mesa onde é posta esta caixa. O soalho desta caixa é revestido por uma fina malha de cobre. O choque elétrico (1 mA por 1s) é liberado por um eletrodo bipolar na forma de um anel que é preso a cauda do animal e conectado a um gerador de choque (Coulborn Instruments, modelo E-13-16).

O procedimento geral de treino e teste foi o seguinte: primeiro conectava-se o eletrodo à cauda do animal e colocava-se o animal no centro da rampa com a cabeça voltada para a base. Durante a tentativa de linha de base/treino, nós medimos a latência para a apresentação da resposta de "up-hill". Os animais que passaram por uma tentativa de treino de esquiva receberam um choque na cauda contingente a apresentação da resposta de "up-hill". Os animais dos grupos controles receberam um choque na cauda não-contingente à resposta de "up-hill" (o choque foi liberado imediatamente após a colocação do animal na rampa inclinada, antes que ele tivesse a oportunidade de apresentar a resposta "up-hill") ou não receberam choque. Imediatamente após os animais foram removidos da caixa experimental, retirado o eletrodo da cauda do animal, e transferido para as respectivas gaiolas-viveiro. Esta tentativa de linha de base/treino foi seguida por uma de teste de retenção da aprendizagem onde a latência para a apresentação da resposta de "up-hill" foi novamente registrada.

Experimento I: Aprendizagem da resposta da esquiva "up-hill" após a remoção do telencefalo.

No primeiro experimento desta série nós investigamos se a remoção das estruturas telencefálicas do prosen-

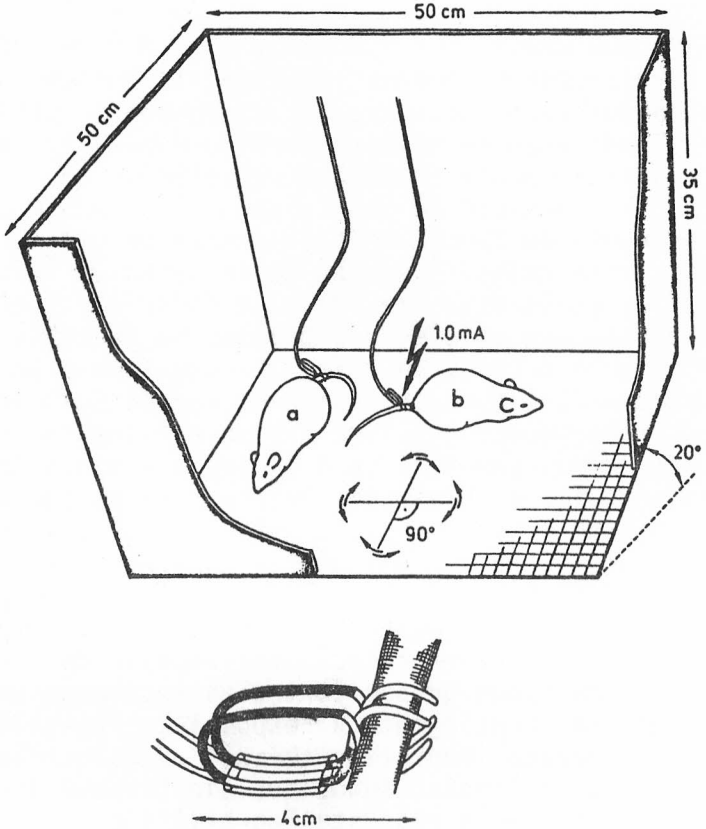


FIGURA 1 - Caixa experimental para aprendizagem de esquiva "up-hill". Esta caixa fica inclinada num ângulo de 20º em relação a base de uma mesa. Quando o animal é colocado nesta caixa inclinada com o focinho voltado para a base (posição *a*) ele tende a girar o corpo e se locomover em direção a parte superior do plano. Após um giro de 90º em relação a posição inicial (posição *b*), o animal recebe um choque na cauda através de um eletrodo que está mostrado em destaque. Figura reproduzida de HUSTON *et al.* (1985).

céfalo no rato poderia influenciar a capacidade de aprender a suprimir a resposta "up-hill" (HUSTON *et al.*,1985).

A ablação das estruturas telencefálicas (incluindo córtex,hipocampo, septo, amigdala e estriado) foi feita em um estágio e por aspiração. O treino foi iniciado 24 hs após esta operação. A retenção da aprendizagem de esquiva inibitória foi testada 2 hs depois (para os animais destelencefalados) ou 24 hs depois (para os animais não operados).

Os resultados mostraram um aumento significativo, na latência para apresentação da resposta de "up-hill" durante o teste de retenção comparado as condições de linha de base para os grupos que receberam choque contingente a apresentação da resposta "up-hill" (Figura 2). Tal diferença não foi observada para os grupos que receberam choque não-contingente ou não receberam choque durante a tentativa de treino.

Estes resultados indicam que ratos destelencefalados são ainda capazes de aprender uma resposta de esquiva inibitória do tipo "up-hill".

Experimento II: Aprendizagem após a ablação do telencéfalo e talamo.

Neste experimento nós examinamos a possibilidade da aprendizagem de esquiva inibitória do tipo "up-hill" em ratos nos quais telencéfalo e o tálamo foram cirurgicamente removidos; isto é, o hipotálamo foi a única estrutura do prosencéfalo que permaneceu intacta (HUSTON, *et al.*,1985). Como no primeiro experimento o treino foi feito 24 horas após a cirurgia. Retenção da aprendizagem foi medida 2 a 24 hs após o treino. Animais controle não receberam choque ou receberam choque não-contingente.

Os resultados obtidos demonstram que tanto para os animais lesados quando para os não lesados, o choque na cauda apresentado de forma contingente a resposta de "up hill" produziu um aumento significativo na latência da resposta quando os animais foram testados (Figura 3). O mesmo foi observado para o grupo que recebeu choque não-

FIGURA 2 - Latências para a apresentação da resposta "up hill" em animais com o telencéfalo intacto (24 hs após a tentativa de treino/linha de base) e animais com o telencéfalo lesado (2 hs após). As latências estão expressadas em termos da porcentagem média (± EPM) das latências da linha de base. Redesenhado a partir de HUSTON *et al.* (1985).

contingente quando testado 2 hs mas não 24 hs, após o treino.

Experimento III: Aprendizagem reversa da resposta condicionada de esquiva inibitória após destelencefalação.

Neste experimento nós examinamos os efeitos da punição da resposta aprendida de esquiva "up-hill" após a remoção das estruturas telencefálicas. Ou seja, nós examinamos a possibilidade de aprendizagem reversas em ratos destelencefalados (HUSTON *et al.*,1986). Para tanto, ratos destelencefalados foram inicialmente treinados na tarefa de esquiva "up-hill". Depois da aprendizagem de esquiva, um grupo de animais foi testado no esquema de aprendizagem reversa em que eles receberam um choque na cauda contingente a não-performance da resposta "up-hill". Treino e teste foram conduzidos em 2 fases. Na fase I (aprendizagem de esquiva "up-hill"), durante a tentativa de treino os animais dos grupos I, II e III receberam um choque contingente a apresentação da resposta "up-hill". Os animais do grupo IV passaram pelo procedimento de choque não contingente. Duas horas após esta tentativa de treino foi medida a retenção da aprendizagem . Fase II (aprendizagem reversa): 15 min após o teste de retenção da fase I, os animais do grupo I foram submetidos ao treino de aprendizagem reversa, onde eles foram punidos pela performance da resposta de esquiva "up-hill" aprendida originalmente. Isto é, eles recebiam um choque na causa caso não apresentassem a resposta "up-hill" dentro de 5 seg. Os animais dos grupos II e IV receberam na tentativa de treino desta fase um outro choque contingente a resposta "up-hill". Os animais do grupo III não receberam choque nesta fase. A retenção para este segundo treino foi medida 2 hs depois.

A Figura 4 sumariza os resultados. No teste de retenção para a fase I os resultados mostram que os grupos (I, II e III) que receberam choque contingente a apresentação da resposta "up-hill" exibiram latências significativamente maiores que os animais do grupo IV que recebe-

FIGURA 3 - Latências para apresentação da resposta "up-hill" 2 e 24 hs após a tentativa de treino/linha de base em animais com o telencéfalo e tálamo lesados ou intactos. As latências estão expressadas em termos da porcentagem média (± EPM) das latências da linha de base. Redesenhando a partir de HUSTON *et al.* (1985).

ram choque não-contingente durante a fase de treino. Isto indica que os animais dos grupos I, II e III aprenderam a resposta de esquiva "up-hill", o que confirma os achados dos Experimentos I e II.

Comparação das latências do teste de retenção entre as fases I e II mostram que os animais do grupo IV que receberam um choque-contingente no treino da fase II, apresentaram um aumento significante na latência para a apresentação da reação "up-hill". Os animais do grupo I, que tiveram a resposta de esquiva punida durante o treino da fase II, apresentaram uma diminuição na latência da fase I para a fase II.

Entretanto, grupo III, que não recebeu nenhum choque durante o treino da fase II também apresentou uma diminuição significativa da latência comparado com os resultados da fase I. Mas quando comparado com o grupo III, as latências dos animais no grupo I foram menores no teste da fase III. Esta diferença entre grupos I e III sugere que a diminuição da latência no grupo I, que foi punido pela não performance da resposta "up-hill", foi devida a aprendizagem reversa; isto é, como um efeito da punição sobre a aprendizagem da não performance da resposta "up hill".

Experimento IV: Transferência da resposta condicionada de esquiva do estado intacto para o estado descerebrado.

Os resultados dos experimentos anteriormente relatados demonstram que o condicionamento de esquiva inibitória é possível em ratos após a remoção cirúrgica do telencéfalo e tálamo. Apesar desses dados indicarem a existência de um mecanismo de aprendizagem associativa a nível subcortical e/ou subtelencefálico, poderia ser argumentado que quando o cérebro está intacto, as estruturas cerebrais telencefálicas são usadas para a aprendizagem e armazenamento das memórias, e que na ausência dessas estruturas, outras áreas intactas do cérebro de alguma forma assumem as funções do tecido removido. Deste modo, permanecia em aberto a questão se a aquisição e armazenamento

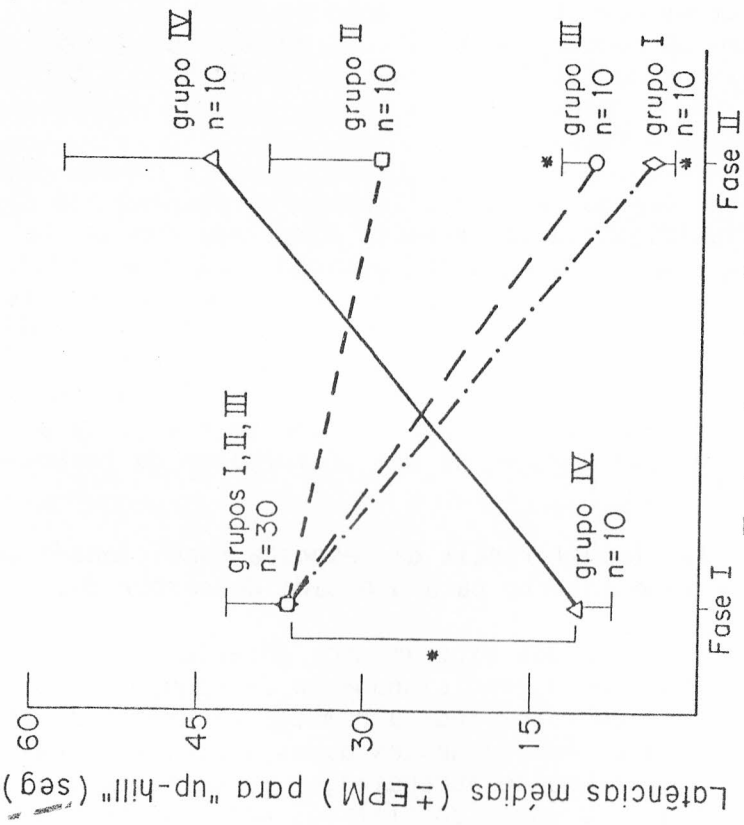


FIGURA 4 - Latências média em segundos para apresentação de resposta "up-hill" durante o teste de retenção nas fases I e II. Redesenhando a partir de HUSTON *et al.* (1986).

da resposta de esquiva "up-hill" também ocorria a um nível subtelencefálico em animais com o cérebro intacto por ocasião da aprendizagem.

Para esclarecer esta questão, nós examinamos se a resposta de esquiva "up-hill", adquirida com o cérebro intacto, poderia ser ainda exibida após a remoção de todas as estruturas prosencefálicas, com excessão do hipotálamo (TOMAZ & HUSTON, 1986). Para investigar esta possibilidade, ratos foram treinados na tarefa de "up-hill", e 8 hs após o treino o prosencéfalo, com excessão do hipotálamo, foi bilateralmente removido. Um grupo que foi posteriormente lesado e um grupo que passou por um procedimento de lesão fictícia, receberam durante a tentativa de treino um choque contingente a resposta "up-hill" . Dois outros grupos controles receberam choque não contingente ou não receberam choque. Vinte e quatro horas após a operação cirúrgica foi testada a retenção da aprendizagem de esquiva inibitória.

A figura 5 apresenta os resultados. Observou - se um aumento significativo da tentativa de linha de base / treino para o teste nas latências para apresentação da resposta "up-hill" nos grupos que receberam choque contingente. O mesmo foi observado para os grupos que receberam choque não contingente, tanto dos animais lesados quanto dos animais que passaram por um procedimento de lesão fictícia. Entretanto, os grupos que receberam choque contingente apresentaram latências significativamente maiores que os grupos com choque não-contingente. Deste modo, nos parece justificável interpretar o aumento nas latências de "up-hill" em termos de aprendizagem de esquiva nos grupos que receberam choque contingente. Assim, tanto o grupo descerebrado quanto o grupo de lesão fictícia, apresentaram um retenção significante da resposta de esquiva inibitória. Isto é, resposta de esquiva apresentada não desapareceu quando se passou do estado, cérebro-intacto para o estado descerebrado. Este resultado indica que pelo menos parte do armazenamento para este tipo particular de esquiva ocorre a um nível abaixo do tálamo em ratos com cérebro intacto.

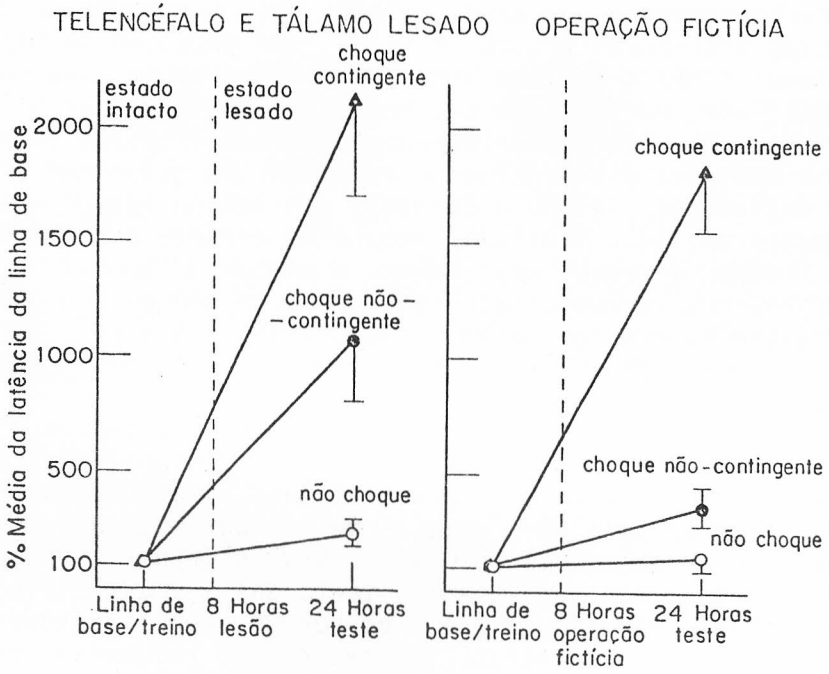


FIGURA 5 - Latências para apresentação da resposta "up-hill" em animais com o telencéfalo e tálamo lesados ou operados ficticiamente. As latências estão expressadas em termos da porcentagem média (± EPM) das latências da linha de base. Redesenhando a partir de TOMAZ & HUSTON (1986).

Mais recentemente, trabalhando no Laboratório de Psicologia do Campus de Ribeirão Preto na Universidade de São Paulo, nós passamos a investigar se esta capacidade de aprendizagem observada após lesões massivas poderia ser extendida para outros tipos de tarefas. Isto é, nós investigamos se esta capacidade se restringe a um tipo particular de tarefa - esquiva inibitória do tipo "up-hill" - ou se esta pode ser generalizada para outras tarefas sob outras contingências experimentais.

Nos últimos anos estudos sobre os mecanismos neurais relacionados a aprendizagem espacial tem se concentrado sobre o sistema hipocampal. Isto é devido, em parte, a teoria desenvolvida por KEEFE & NADEL (1978) de que hipocampo se constitui numa representação neural do mapa cognitivo (ou espacial) dos animais. Esses autores também propõem que a integridade do hipocampo é essencial para a localização espacial através de um mapeamento do mundo exterior baseado na integração de dicas distais, enquanto que a localização espacial que se utiliza de pontos de referência no ambiente poderia estar subordinadas a outros sistemas neurais. A partir desta teoria, MORRIS (1981, 1984) desenvolveu uma tarefa de natação num tanque de água onde ratos podem fugir da água subindo numa plataforma visível ou escondida sob a água. Numa versão desta tarefa, a plataforma está abaixo do nível da água e numa posição constante mas sem dicas externas sobre a localização desta. Na outra versão desta tarefa, a plataforma está acima do nível da água e visível, onde a dica para atingir o objetivo é a própria plataforma. Sabe-se que lesões no hipocampo impedem a aprendizagem desta tarefa quando a plataforma não está visível, enquanto que na outra versão tarefa (com a plataforma visível) a aprendizagem não é afetada (MORRIS *et al.*, 1982; SUTHERLAND *et al.*, 1983). Esta tarefa, tem uma grande vantagem porque ela é facilmente executada por ratos; não requer uma privação alimentar para reforçamento, e requer uma resposta motora, que ratos normais ou lesados são capazes de executar facilmente.

Estudando a participação do neocórtex na aprendi-

zagem de fuga por natação em ratos, WHISHAW & KOLB (1984) demonstraram que a integridade dessa estrutura **não é essencial** para este tipo de aprendizagem espacial quando a plataforma estava acima do nível da água. Isto indica que se estruturas críticas existem, elas necessariamente devem estar localizadas a um nível subcortical. Assim, nós procuramos estudar a participação das estruturas telencefálicas e suas conexões na aprendizagem de fuga por natação em ratos que sofreram a ablação cirúrgica dessas estruturas antes ou depois do treino.

Para o treino e teste deste tipo de habilidade espacial nós utilizamos uma versão modificada do tanque de MORRIS (1984). Este constitui-se num tanque circular de acrílico com 57 cm de diâmetro por 40 cm de altura com água até 25 cm de profundidade que foi tornada opaca pela adição de leite, a uma temperatura de aproximadamente 25ºC. Uma plataforma de madeira de 12 cm de diâmetro por 26 cm de altura, fixada a uma distância de 6 cm da borda do tanque, servia como meio de fuga da situação pelo animal (ver Figura 6). Procedimento de treino e teste: 24 hs antes ou após a cirurgia, os sujeitos eram submetidos a uma tentativa de treino que consistia em colocar o animal na água, com o focinho voltado para a parede do tanque, no extremo oposto ao da plataforma e media-se o tempo desde a colocação do animal no tanque até o momento em que ele subisse a plataforma com as quatro patas (resposta de fuga). Vinte e quatro horas após esta tentativa de treino, era realizado um teste de retenção da aprendizagem nas mesmas condições do treino. Um tempo limite de 5 min foi imposto às tentativas de treino e teste. Experimentos pilotos demonstraram que ratos hemi ou biletaralmente destelencefalados são ainda capazes de apresentarem uma resposta de natação, o que sugere que as estruturas telencefálicas do prosencéfalo não estão criticamente envolvidas na coordenação motora responsável por este comportamento.

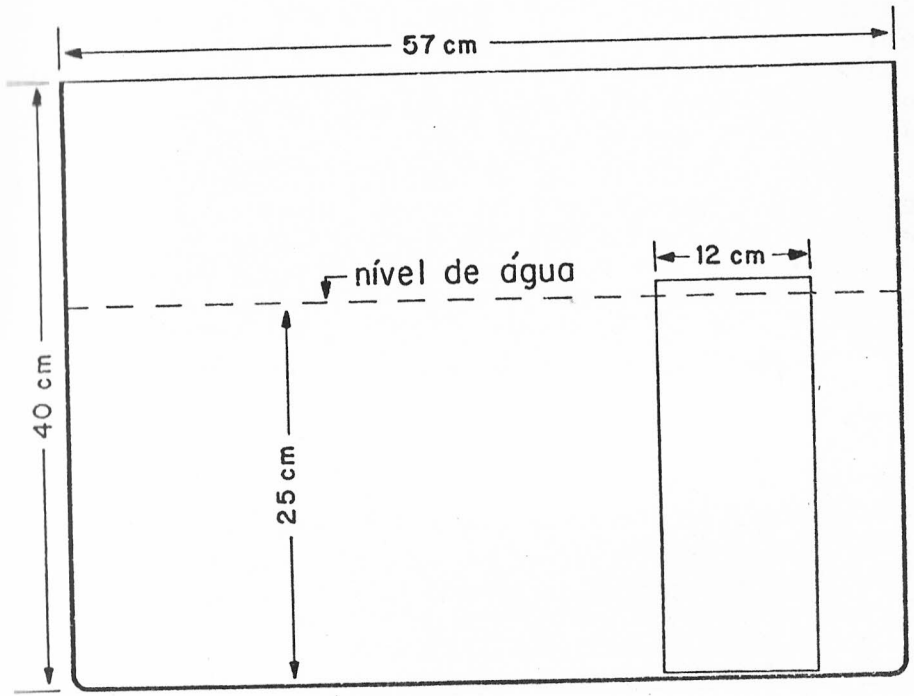


FIGURA 6 - Versão modificada do tanque de Morris (MORRIS, 1984) utilizando para aprendizagem de fuga por natação.

Experimento V: Aprendizagem de fuga por natação em ratos hemidestelencefalados.

No primeiro experimento desta série nós investigamos se a remoção cirúrgica das estruturas telencefalicas (córtex, hipocampo, septo, amigdala e estriato) de um dos hemisférios cérebrais no rato poderia influenciar a capacidade de aprendizagem de fuga por natação. A ablação dessas estruturas foi feita em um estágio e por aspiração. Vinte e quatro horas após a remoção cirúrgica das estruturas telencefálicas do hemisfério esquerdo ou direito, ratos foram submetidos a uma tentativa de treino conforme procedimento descrito anteriormente. Ratos controles passaram por um procedimento de lesão fictícia. A retenção da aprendizagem de fuga foi testada 24 hs após a tentativa de treino (TOMAZ *et al.* 1987).

Os resultados estão apresentados na Tabela 1.

TABELA 1 - Latência média (± EPM) das respostas de fuga por natação apresentadas pelos animais hemidestelencefalados e lesados ficticiamente durante as tentativas de treino e teste. Treino foi realizado 24 hs após a cirurgia e o teste de retenção da aprendizagem 24 hs depois do treino.

		LATÊNCIA (seg.)	
GRUPO	N	TREINO	TESTE
Hemisfério Direito	8	20,14(±8,3)	8,85(±2,8)*
Hemisfério Esquerdo	6	38,51(±19,6)	15,06(±6,9)*
Controle	9	31,5(±18,7)	7,04(±5,1)*

(*) $p > 0.5$; Teste U

Comparações das latências entre o teste mostram que, independente do hemisfério lesado (esquerdo ou direito), houve uma diminuição estatisticamente significativa da latência da resposta de fuga, da sessão de treino para a sessão de teste. Estes resultados indicam que ratos hemidestelencefalados são ainda capazes de aprender uma resposta de fuga, numa tentativa, por natação, da mesma forma que ratos não lesados. Isto sugere que a integridade das estruturas telencefálicas de um dos hemisférios cérebrais é suficiente para mediar a aprendizagem de uma resposta desta natureza.

Experimento VI: Teste de aprendizagem de fuga por Natação em ratos destelencefalados.

Num segundo experimento desta série nós investigamos se a aprendizagem de fuga por natação poderia ainda ocorrer em ratos cujas as estruturas telencefálicas do prosencéfalo foram bilateralmente removidas. A sessão de treino, como no primeiro experimento, foi realizada 24 hs após a cirurgia e o teste 24 hs após o treino.

Os resultados mostram que a latência média observada nos 8 sujeitos testados foi de 261,68(± 93,4) seg. no treino e de 257.89(± 70,1) seg no teste. Esta diferença entre as sessões de treino e teste não são estatisticamente significativas, o que sugere que ratos bilateralmente destelencefalados não são capazes de aprender uma tarefa de fuga por natação, nas condições por nós testada. Analisando estes resultados e os obtidos após hemidestelencefalação pode-se supor que a integridade das estruturas telencefálicas de pelo menos um dos hemisférios cerebrais é essencial para este tipo de aprendizagem.

Experimento VII: Transferência da aprendizagem de fuga do estado intacto para o estado hemidestelencefalado.

Os resultados do Experimento V demonstram que a aprendizagem de fuga por natação era ainda possível em ratos após a remoção cirúrgica do telencéfalo num dos he-

misférios cérebrais. Entretanto não se sabia se o armazenamento dessas memórias era possível em apenas um dos hemisférios. Para testar essa possibilidade, nós investigamos se a resposta de fuga por natação adquirida com o cérebro intacto, poderia ser ainda exibida após a remoção das estruturas telencefálicas de um dos hemisférios cerebrais. Assim, ratos foram treinados na terefa de fuga por natação, e 24 hs após o treino o telencéfalo de um dos hemisférios foi cirurgicamente removido. Um grupo controle passou por um procedimento de lesão fictícia. Vinte e quatro horas após a cirurgia foi testada a retenção da aprendizagem de fuga.

Os resultados estão apresentados na Tabela 2.

TABELA 2 - Latência média (± EPM) das respostas de fuga por natação apresentadas pelos animais hemidestelencefalados e lesados ficticiamente durante as tentativas de treino e teste. Treino foi realizado 24 hs antes da cirurgia e o teste de retenção de aprendizagem 24 hs após a cirurgia.

		LATÊNCIA (seg.)	
GRUPO		TREINO	TESTE
Hemisfério Direito Lesado	5	15,6(±2,96)	50,25(±15,3)*
Hemisfério Esquerdo Lesado	4	11,38(±5,26)	54,40(±18,6)*
Controle (lesão fictícia)	8	17,61(±4,3)	8,72(±3,12)*

(*) $p < 0.5$; Teste U

Comparações das latências entre as sessões de treino e teste mostram que, independente do hemisfério lesado (esquerdo ou direito), houve um aumento da latência

da resposta de fuga da sessão de treino para a sessão de teste. Para o grupo controle observou-se o inverso; isto é, uma diminuição da latência da sessão de treino para a de teste. Estes dados sugerem que apenas os animais do grupo controle apresentam, uma retenção da aprendizagem de fuga. Isto indica que para o armazenamento deste tipo de aprendizagem a integridade das estruturas telencefálicas de apenas um dos hemisférios não é suficiente;ao contrário do que havíamos observado quando a sessão de treino foi feita após a cirurgia, o que sugere que diferentes níveis de neuroeixo estão envolvidos na mediação dos processos de aprendizagem e memória para este tipo particular de tarefa.

Experimento VII: Transferência da aprendizagem de fuga do estado intacto para o estado destelencefalado.

Tendo em vista a observação de OAKLEY & RUSSELL (1977) de que a ausência do córtex num dos hemisférios parece ser pior do que a remoção bilateral do córtex para determinados tipos aprendizagem e retenção, nós resolvemos investigar se o mesmo ocorre para animais destelencefalados. O procedimento de treino e teste adotado foi o mesmo do experimento anteriormente relatado. Isto é, ratos foram inicialmente treinados na tarega de fuga por natação e 24 hs após o treino as estruturas telencefálicas foram bilateralmente removidas. Vinte e quatro horas após a cirurgia foi testada a retenção da aprendizagem de fuga.

Os resultados mostram que a latência média observada nos 9 sujeitos testados foi de 25,15(± 16,9) seg. na sessão de treino e de 115,42(±79,4) seg. na sessão de teste. Ou seja, um aumento na latência da resposta de fuga da sessão de treino para a sessão de teste, o que sugere uma não transferência da aprendizagem do estado cérebro-intacto para o estado cérebro-lesado. Quando se compara as latências da sessão de teste entre animais bilateralmente destelencefalados e animais hemidestelencefalados (Experimento VII) verifica-se uma latência me-

nor para os animais que sofreram a ablação de apenas um dos hemisférios. Isto sugere, ao contrário do observado, por OARKLEY & RUSSEL (1977) um prejuízo menor para os animais hemidestelencefalados.

Conclusões

Os resultados dos nossos dois primeiros estudos acima descritos demonstram que aprendizagem de esquiva inibitória é possível em ratos nos quais o telencéfalo e o tálamo foram cirurgicamente removidos, deixando o hipotálamo como a única estrutura do prosencéfalo intacta (HUSTON *et al.* 1985). Evidências corroborando esses dados foram providas pelos resultados da Fase I do terceiro estudo (HUSTON *et al.*, 1986). Estes resultados nos permitem concluir que as estruturas telencefálicas e o tálamo **não são essenciais** para a aprendizagem de esquiva inibitória.

Adicionalmente, o terceiro estudo indica que esta resposta de esquiva é susceptível à punição. Isto é, os animais que foram condicionados a suprimir a reação de "up-hill", reproduziram a resposta "up-hill" original se, numa segunda sessão de treino, eles recebessem um choque contingente à não-performance condicionada desta reação.

No quarto estudo (TOMAZ & HUSTON, 1986) a tarefa de esquiva condicionada, que foi adquirida com o cérebro intacto, sobreviveu a descerebração. Isto demonstra que um sistema de armazenamento e recuperação da informação sobreviveu a ablação das estruturas telencefálicas e do tálamo. Assim, enquanto os 3 primeiros estudos demonstraram que a aprendizagem de esquiva inibitória é ainda possível em ratos destelencefalados, os resultados desse estudo evidenciam que o telencéfalo e o tálamo **não são essenciais** para o armazenamento da aprendizagem de esquiva inibitória no animal com o cérebro intacto.

Sobre a outra série de experimentos relativos a aprendizagem de fuga por natação pode-se concluir que a integridade das estruturas telencefálicas de pelo menos um

dos hemisférios cérebrais é essencial para este tipo de aprendizagem (TOMAZ *et al.*, 1987). Os resultados do experimento com animais bilateralmente destelencefalados antes ou depois do treino mostram que não houve um decréscimo da latência de fuga entre as sessões de treino e teste. Isto sugere uma mediação deste processo de aprendizagem e memória por uma ou mais estruturas do telencéfalo. Como WHISHAW & KOLB (1984) demonstraram que o córtex não é crítico para este tipo de aprendizagem nos parece mais promissor concentrar estudos sobre o hipocampo, septo, amigdala e estriato, na busca da (s) estruturas (s) e conexões que poderiam controlar este tipo de aprendizagem.

Referências Bibliográficas

FINGER, S. & STEIN, D.G. *Brain Damage and Recovery: Research and Clinical Perspectives*. Academic Press, New York, 1982. pp. 368.

HUSTON, J.P.; TOMAZ, C. & FIX, I. Avoidance learning in rats devoid of the telencephalon plus thalamus. *Behav. Brain Res.*, *17*: 87-95, 1985.

HUSTON, J.P. & TOMAZ, C. Subtelencephalic locale of reinforcement and learning: looking for the minimal necessary structures. *Behav. Brain Res.*, *22*: 153 - 161, 1986.

HUSTON, J.P.; JOOSTEN, M. & TOMAZ, C. Reversal learning of an avoidance response in detelencephalated - rats. *Exp. Neurol.*, *91*:147-153, 1986.

KANDEL, E.R.; SCHACHER, S.; CASTELLUCCI, V.F. & GOELET, P. The Long and Short of Memory in Aplysia: A Molecular Perspective. *In: Fidia Research Foundation: Neuroscience Awards Lectures*. Liviana Press, Padova (Italy), pp. 7-48, 1986.

KEEFE, O. & NADEL, L. *The Hippocampus as a Cognitive, Map*. Claredon Press, Oxford, 1978. pp. 570

MORRIS, R.G.M. Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learn. Motiv.*, *12*: 239 - 260, 1981.

MORRIS, R.G.M. Development of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *J. Neurosc. Meth.*, *11*: 47-60, 1984.

MORRIS, R.G.M.; GARRUD, P.; RAWLINS, J.N.P. & KEEFE, O. J. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature* (London), *297*: 681-683, 1982.

NORMAN, R.J.; VILLABLANCA, J.; BROWN, K.A.; SCHWAFEL, J. A. & BUCHAWALD, J.S. Classical eyeblink conditioning ot the bilaterally hemispherectomized cat. *Exp. Neurol.*, *44*:363-380, 1974.

OAKLEY, D.A. & RUSSEL, I.S. Neocortical lesions and Pavlovian conditioning. *Physio. Behav.*, *8*: 915 - 926, 1972.

OAKLEY, D.A. & RUSSEL, I.S. Subcortical storage of Pavlovian conditioning in the rabbit. *Physiol. Behav.*, *18*: 931-937, 1977.

PRITZEL, M. & HUSTON, J.P. Behavioral and Neural Plasticity Following Unilateral Brain Lesions. *In*: M. S. MYSLOBODSKY (Ed.) *Hemisyndromes: Psycobiology, Neurology, Psychiatry*. Academic Press, New York pp. 27-68, 1983.

STAUBLI, U. & HUSTON, J.P. Up-hill avoidance: a new passive-avoidance task. *Physiol. Behav.*, *22*: 775-776, 1979.

SUTHERLAND, R.J.; WHISHAW, I.Q. & KOLB, B. A behavioral analysis of spatial localization following electrolytic, Kainate-or colchicine-induced damage to the hippocampal formation in the rat. *Behav. Brain Res.*, *7*: 133-153, 1983.

TOMAZ, C. Avoidance Learning and Memory-Storage in Detelencephalated Rats. *In*: M.L. BRANDÃO (Ed.), *Neurosciences and Behavior*. UFES, Vitória, pp. 125-140, 1987.

TOMAZ, C. & HUSTON, J.P. Survival of a conditioned inhibitory avoidance response after decerebration. *Exp. Neurol.*, *93*: 188-194, 1986.

TOMAZ, C.; DE FARIA, M.C.F.; RUIZ, J.E.L.; OKADA, C.T. & CASTREGHINI, J.L. Aprendizagem de fuga por natação em ratos descerebrados. *Ciência e Cultura*, 39(7) supl., 900, 1987.

WHISHAW, I.Q. & KOLB, B. Decortication abolishes place but not cue learning in rats. *Behav. Brain Res.*, *11*: 123.-134. 1984.

Anais de Etologia - 5: 137-147, 1987

ETOFARMACOLOGIA: UMA ABORDAGEM ETOLÓGICA NO ESTUDO DO MODO DE AÇÃO DE DROGAS

JOSÉ EDUARDO PERON*

Em termos históricos uma das metas mais importantes na pesquisa psicofarmacológica foi a de determinar se drogas de categorias terapêuticas e químicas distintas poderiam seletiva e especificamente afetar um dado tipo de comportamento.

Este objetivo foi perseguido principalmente a partir de uma perspectiva farmacológica, em uma tentativa para diferenciar categorias de drogas com ações distintas ao nível do Sistema Nervoso Central, como os anti-depressivos, anti-psicóticos, anti-maníacos, ansiolíticos, alucinógenos, etc.

Foram empregados modelos animais em protocolos experimentais que permitiam testar rapidamente um grande número de sujeitos. A pesquisa de drogas centrava-se, então, no comportamento condicionado, usando esquemas operantes.

Esses modelos animais podiam ainda ser classificados segundo vários critérios:

- pelo efeito pesquisado - anti-convulsivante, miorelaxante, ansiolítico, etc.
- pelo parâmetro investigado - comportamental, fisiológico, bioquímico, etc.
- pela óptica considerada-

1) modelos explicativos - pretendiam um melhor conhecimento do mecanismo de ação de drogas;

* Laboratório de Neuroetologia, Depto de Ciências Fisiológicas - CCB, Universidade Federal de Santa Catarina-88049, Florianópolis-SC.

2) modelos de "screening" - visavam prever a ação de drogas.

Este tipo de investigação pragmática, embora ainda em uso, subscreve precipuamente a objetivos farmacológicos, sem todavia, esclarecer processos comportamentais, fisiológicos e neurais subjacentes ao fenômeno enfocado. Isto ficou patente, por exemplo, no caso das drogas anti-agressivas.

Os modelos de agressão inicialmente empregados eram artificiais e podiam ser produzidos por:

- isolamento social prolongado;
- luta reflexa por choque elétrico à pata do animal;
- frustração por supressão de reforços programados;
- estimulação elétrica intra-cerebral e
- substâncias químicas (como a clonidina)

Havia limitações sérias à abordagem da agressão através desses modelos, pois, diferiam entre si, em termos de:

- variáveis experimentais manipuladas para produzir uma forma de comportamento;
- padrão de comportamento definido como agressivo ou defensivo e
- espécie animal estudada

Exemplificando: - a agressão induzida por isolamento social é estudada preferencialmente no camundongo;

- a luta reflexa por choque elétrico liberado à pata, emprega com maior frequência o rato.

Em virtude da grande variabilidade nesses parâmetros, não deve causar estranheza a concomitante variabilidade, dos efeitos descritos para drogas apenas com os dois últimos modelos de agressão supramencionados. Além disso, não ficava claro que patologias de comportamento humano esses modelos artificiais estavam simulando.

Nesses modelos artificiais de agressão o sujeito experimental estava privado de água ou de alimento, era submetido a um estímulo nociceptivo artificial (o choque elétrico) e permanecia em isolamento social.

Essas condições acham-se bem distante daquelas ditas naturais e nelas o animal não tem possibilidade nem de exibir todo seu repertório comportamental, nem de interagir socialmente. Pode-se exemplificar este fato com a luta reflexa, em que dois ratos submetidos a choques elétricos dolorosos, liberados às suas patas, irrompem a lutar defensivamente. O número de ataques observados depende da intensidade do choque, das dimensões do ambiente experimental, duração da sessão e da idade dos animais.

Estes experimentos indicam que o choque elétrico pode desorganizar o comportamento, mas não permitem conclusões precisas acerca do comportamento agressivo, pois, o rato não está adaptado a lidar com uma ameaça artificial como o choque elétrico.

A Psicofarmacologia herdou os métodos e paradigmas da Psicologia Experimental, provenientes da escola norte-americana (Behaviorista) que até os anos sessenta tinha o comportamento como pertencente ao domínio exclusivo da Psicologia e era visto como um produto apenas da aprendizagem e não da seleção natural darwiniana.

Em virtude disso, a Psicofarmacologia passou a empregar maciçamente protocolos experimentais operantes, fundamentados em comportamentos condicionados. Nestes modelos, um animal pode ser constrangido a aprender associações entre estímulos que têm pouca ou mesmo nenhuma relevância em seu ambiente natural. Contudo, as bases da revolução que terminou por se impor a partir de áreas relevantes da moderna Biologia, como a Genética, a Zoologia, e a Ecologia, consubstanciou-se na síntese ocorrida na

Etologia, oriunda da escola européia.

Com a Etologia, o fator de que o comportamento exibiria uma base genética e, também, seria adaptativo, mostrou que, por exemplo, comportamentos sociais distintos originar-se-iam de adaptações divergentes às especializações ecológicas.

A partir dessa época, de modo influente, a Psicologia passou a aceitar variáveis biológicas (genéticas, ecológicas, etc.) como determinantes do comportamento.

Os estudos de campo, com abordagem etológica, mostraram a importância do conflito intra-específico na gênese e desenvolvimento de hierarquias de dominância estáveis. Estas hierarquias de dominância constituem a base de organização de algumas sociedades animais, usualmente empregadas pelo homem, no laboratório, como a dos roedores.

O fenômeno do conflito representa uma situação corrente para o animal em seu meio natural e à qual este deve estar filogeneticamente preparado. Deve apresentar bases neuroquímicas mais simples e certamente mais relacionadas com os substratos neuroquímicos da agressão e da ansiedade. Isto porque recentemente foi proposto que o conflito intra-específico pudesse servir de base no estudo de drogas ansiolíticas e anti-agressivas, devido à homologia com a agressão e ansiedade humanas.

Então, o psicofarmacólogo que se interessa em elucidar os correlatos neuroquímicos da agressão deveria adotar situações onde prevalecesse o conflito intra-específico.

No transcorrer do conflito intra-específico para que a hierarquia de dominância se estabeleça, tres categorias de comportamento são observadas:

(1) de dominância e de ataque;

(2) de reações de defesa e

(3) de fuga, incluindo alguns comportamentos de submissão.

Estas três categorias de comportamentos caracterizam-se por um amplo espectro de atos e posturas, denominadas

de "comportamento agonístico".

Tornou-se evidente a partir desta caracterização que o comportamento agressivo era bem diferente da maioria dos outros padrões de comportamentos estudados em Psicofarmacologia.

Em termos estruturais e dinâmicos, o comportamento agressivo pode ser ainda caracterizado por:

(a) interações entre, ao menos, dois indivíduos;

(b) seguir um curso temporal definido;

(c) ocorrer de modo episódico, com épocas de intensa atividade alternadas com quiescências relativas;e

(d) atos, posturas, movimentos e gestos que compõem um repertório espécie-específico.

A abordagem etológica realçou a importância de se estudar comportamentos agressivos com funções biológicas óbvias tais como: confrontação com intrusos, lutas com rivais dentro de grupos sociais estabilizados e ataques desferidos por fêmeas nos períodos de pré e de pós-parto. Daí, a contribuição da Etologia no surgimento dos modelos de agressão espontânea:

- territorial: paradigma intruso-residente;
- predatória: comportamento muricida e
- maternal: cuidados com o ninho e com a prole.

Esses modelos de agressão espontânea são chamados "semi-naturais", são desenvolvidos em laboratório e exigem a interação social dos animais estudados.

Apenas recentemente, a importância do estudo do comportamento animal dentro de um contexto social ficou claro na Neurobiologia, quando foi demonstrado que resultados obtidos pela introdução de variáveis ao nível do SNC podiam ser completamente distintos se os animais encontrava-se ou não em interação social.

Deve-se ressaltar que a emissão de comportamento só

será global se incluir os estados e as interações de múltiplos sistemas motivacionais e esta deve ser procurada e explorada ao máximo. Daí, a importância dos modelos de interação social que, na atualidade, ganham cada vez mais espaço nas Neurociências.

Os efeitos de manipulações em áreas integrativas do SNC, efetuadas por estimulação elétrica ou química, em um animal em interação social, vai depender de sua posição hierárquica dentro do contexto social. Ou seja, depende de seu "status" na hierarquia de dominância, além da área estimulada ou da droga empregada.

Os resultados abaixo foram inicialmente observados com estimulação elétrica cerebral, efetuados por telemetria, em macacos vivendo soltos em condições semi-naturais. Nesta situação, há sempre um macho dominante, o "alfa", ao qual todos os outros machos são submissos. Há também, um animal "beta" que só presta submissão ao "alfa"; um "delta, que só presta submissão ao "alfa" e ao "beta", etc.

Um animal de posição elevada dentro da hierarquia de dominância, que não o "alfa" pode exibir comportamentos, antagônicos:

- ataca um animal inferior, mas não demonstra agressividade para um animal de "status" superior ao seu;
- se o animal estimulado for um subordinado na presença apenas de outro subordinado, a resposta será de fuga e não de agressão e

  Por outro lado, se o animal estimulado, for o "alfa":

- exibirá um padrão agressivo completo contra outro conspecífico ("beta", "delta", etc).
- na presença de uma fêmea no cio, haverá supressão das respostas sexuais e apenas serão elicidados alguns itens do padrão agressivo.

Destaque-se ainda que os indivíduos de um grupo social, distinguem-se uns dos outros, não apenas em termos de

comportamento, mas, também, de fisiologia.

Foram detectadas alterações marcantes no perfil endócrino de macacos, vivendo em grupos, em condições naturais ou semi-naturais, durante períodos de conflito e de relativa estabilidade social.

Os animais dominantes, em relação aos subordinados, apresentam:

- níveis superiores de testosterona;
- recuperação mais rápida dos níveis basais de secreção de corticosteróides adrenais, após um período de estresse;
- maior resistência em secretar corticosteróides, após tratamento com ACTH e
- níveis inferiores de serotonina, dosadas no cérebro total.

Torna-se claro que eventos comportamentais inerentes, ao contexto social, influenciam os processos neuroquímicos subjacentes. Há, pois, relações importantes entre eventos ambientais, sociais, neurais, endócrinos e comportamentais.

A complexidade dos processos atuam estes processos na eliciação do fluxo de comportamento.

Pode-se, então, estudar as alterações no comportamento espontâneo, em condições naturais ou semi-naturais, induzidas por manipulações no SNC e através destas alterações no comportamento, estabelecer um ponto de partida na análise dos processos neuroquímicos subjacentes.

Esta é a proposta da Etofarmacologia: empregar os métodos etológicos de análise para evidenciar os efeitos de drogas- seu modo de ação e grau de especificidade-sobre o comportamento espontâneo.

A Etologia estuda o comportamento basicamente como uma manifestação biológica, sob seus aspectos causais, ontogenéticos e filogenéticos, em que interagem fatores internos do organismo e fatores do meio ambiente. Assim, há

uma preocupação nítida nos etólogos em investigar as funções adaptativas do comportamento na sobrevivência do indivíduo.

A Etologia ocupa-se, portanto, com o estudo dos padrões de comportamento espécie-específicos como ocorrem em condições naturais.

A metodologia etológica fundamenta-se na observação direta do fluxo de comportamento, dividindo-o e classificando-o em unidades discretas que se constituem em atos motores estereotipados em resposta a estímulos bem determinados para cada espécie animal.

As diversas unidades que integram este fluxo são definidas em termos estruturais, através da forma, força e duração do movimento ou funcionais que indicam as consequências do ato de comportamento, compondo um catálogo de itens ou etograma.

O grau de profundidade e os aspectos abordados no etograma dependem do fulcro de interesse do pesquisador.

Em consequência da multiplicidade de unidades de comportamento geralmente utilizadas e por visar o estudo do comportamento como um todo (abordagem holística), a metodologia etológica registra o comportamento através de procedimentos de observação direta e sistemática, aplicando métodos amostrais que levem em conta os ritmos cíclicos ambientais e endógenos aos quais o animal está naturalmente adaptado.

Estes registros são estudados através de métodos multivariados de análise estatística que procuram o estabelecimento de relações causais entre os diversos itens de uma sequência de padrões motores e entre estes e modificações ambientais.

É em seus aspectos metodológicos que a Etologia pode subsidiar, de modo incisivo, a Psicofarmacologia.

Embora seja um ramo recente no campo das Neurociências a Etofarmacologia tem-se mostrado bastante promissora e já assumiu a forma de uma disciplina com bases conceituais e metodológicas próprias.

A Etofarmacologia estuda, pois, o modo de ação de drogas sobre a interação social, empregando o instrumental

analítico da Etologia.

A situação experimental frequentemente usada é a da confrontação de dois sujeitos, onde um deles, recebe uma determinada droga e o outro, um placebo.

Uma comparação das modificações nos padrões sociais, expressa em etogramas, contrôles e experimentais, possibilita detectar os efeitos da droga em estudo.

Dentro do escôpo da Etofarmacologia, visa-se, ainda, a descrição de curvas dose-efeito que mostram as modificações quantitativas e ou temporais nos padrões de comportamento social.

A análise etofarmacológica de doses agudas de anfetamina (0,3 e 0,6 mg/kg), administradas a macacos dominantes ("alfas"), em interação social, mostrou um quadro dramático: êles eram agarrados, tratados de modo agressivo, destituídos de sua posição hierárquica e adotavam até comportamentos de submissão a outros machos sub-dominantes, ("betas" ou "deltas"). Ou seja, perdiam seu padrão agonístico ofensivo e passavam a exibir um padrão agonístico defensivo, característico de animais subordinados.

Por outro lado, o mesmo tratamento, administrado a animais subordinados, não alterou seu padrão agonístico que era defensivo. Esta situação perdurava por uma hora e meia, após a administração da droga.

Os macacos dominantes, sub-dominantes, subordinados e juvenís diferiam entre si não apenas em têrmos de padrões agonísticos, mas, também, no modo como distribuiam seu tempo na execução de atividades motoras específicas. Assim, em condições de contrôle, com salina, os animais sub dominantes e subordinados permaneciam mais tempo na posição sentada do que em locomoção quando comparados com animais dominantes e juvenís. A administração de anfetamina em doses crescentes (0,06-0,1-0,3- e 0,6 mg/kg), aos animais dominantes, inibiu o comportamento locomotor e estimulou o comportamento estacionário (manter-se sentado). O mesmo tratamento, aplicado aos animais sub-dominantes e subordinados, mostrou o esperado efeito de estimulação psicomotora da anfetamina: estimulou o comportamento locomotor e inibiu o comportamento estacionário.

A utilização de um modêlo espontâneo de agressão em macacos, como o despertado pelo conflito intra-específico, aliada ao arsenal metodológico de que dispõe a Etologia, possibilitam analisar, de modo holístico, os efeitos de drogas sôbre o repertório comportamental, em símios.

A indicação de como e onde ocorrem alterações na estrutura do comportamento, pode auxiliar no esclarecimento do mecanismo comportamental do modo de ação de drogas. Ou seja, se uma droga afeta específica ou inespecíficamente o comportamento.

Pode-se, além disso, ganhar acesso às possíveis causas dos distúrbios comportamentais, verificados pelas incompatibilidades de ocorrência de certas respostas.

Uma desvantagem da Etofarmacologia reside precisamente no enorme dispêndio de tempo que suscitam o registro e a análise de uma grande massa de dados comportamentais, gerada por um grande número de drogas. Todavia, o refinamento no registro e na análise das alterações comportamentais causadas por drogas é mais esclarecedor do que os métodos clássicos usados na Psicofarmacologia e compensa o tempo e o esfôrço dispendido.

Referências Bibliográficas

CUNHA, V.H.A. (1976). Alguns princípios de caracterização, descrição, e análise do comportamento. *Ciência e Cultura, 28*: 15-24

DELGADO, J.M.R. (1966). Aggressive behavior evoked by radio-stimulation in monkey colonies. *American Zoologist, 6*: 669-681.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1961). The fighting behavior of animals. *Scientific American, 205*: 112-122.

HINDE, R.A. (1970). *Animal Behavior: A synthesis of Ethology and comparative Psychology*. New York, Mcgraw-Hill.

KOOLHAAS, J.M. (1974). Intraspecific aggression elicited by electrical stimulation of the lateral hypothalamus in the rat. *Brain Research, 66*: 364.

LORE, R., NIKOLETSEAS, M. E TAKAHASHI, L. (1984). Colony aggression in laboratory rats: a review and some recommendations. *Aggressive Behavior, 10*: 59-71.

MCBRIDE, G. (1976). The study of social organizations. *Behavior, 59* (1-2): 96-115.

MICZEK, K. A., KRUK, M. R. & OLIVER, B. (EDS.), (1984). *ETHOPHARMACOLOGICAL AGGRESSION RESEARCH*. New York, Alan R. Liss, Inc.

SELIGMAN, M. E. P. & HAGER, J. L. (EDS.) (1972). *BIOLOGICAL BOUNDARIES OF LEARNING*. New York, Appleton-Century-Crofts.

TREIT, D. (1985). Animal models for the study of anti-anxiety agents: A review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 9*: 203-222.

ULRICH, R (1966). Pain as a cause of aggression. *American Zoologist, 6*:643-662.

Anais de Etologia - 5: 149-158, 1987

ETOLOGIA APLICADA À PRODUÇÃO

RONALDO DE OLIVEIRA ENCARNAÇÃO*

O comportamento é uma seqüência de movimentos com um começo, meio e fim, e seu estudo envolve não só "o que" o animal faz, mas também "quando, como, porque e onde" ocorre determinada atividade. É essencial lembrar ainda o desenvolvimento de interações, pelas quais os animais, formam padrões regulares com outros (relações intra e interespecíficas) e com seu meio ambiente. Portanto, em estudos etológicos, é aconselhável o registro de todas as atividades, posições corporais e expressões vocais, desde as mais simples às mais complexas, além de uma descrição detalhada do ambiente.

Face à dificuldade de se estudar o comportamento de animais domésticos em ambiente natural, a Etologia Aplicada passou a estudá-los em ambientes projetados pelo homem.

Existem algumas razões para se estudar o comportamento de animais domésticos. Dentre elas, podemos destacar:

1) manejo e transporte de rebanhos sem causar estresse excessivo (de grande utilidade prática para criadores e zootecnistas);

2) alimentação de animais de forma mais eficaz e econômica;

3) melhor manejo de animais sob pastejo e controle de espécies nocivas;

4) projeto de instalações que considerem as necessidades dos animais. Estas instalações incluem sistemas de estabulação para criações em regime intensivo; currais, apriscos, aviários ou pocilgas seguras; veículos de transporte; infra-estrutura para operações especiais (abate, tosquia, banho contra parasitas);

* Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte - EMBRAPA, 79100 - Campo Grande, MS

5) treinamento de espécies domésticas para o trabalho (cavalo de tração e transporte, boi sinuelo, cão ovelheiro) e esporte (cavalo, cão);

6) compreensão do comportamento de animais de estimação e da ligação entre estes e o homem;

7) contribuição ao marco teórico de áreas de conhecimento (Zootecnia, Veterinária, Zoologia, Psicologia, Sociologia).

A seguir serão comentados alguns aspectos etológicos que influenciam consideravelmente a produtividade e o bem estar animal, quer através da alimentação e manejo, quer através da construção de instalações.

Por meio de interações agonísticas, todos os animais domésticos criados em grupo tendem a estabelecer uma hierarquia social. Em bovinos, peso e idade parecem ser os principais fatores determinantes de dominância. SCHEIN & FOHRMANN (1955), observando vacas de primeira lactação, obtiveram altas correlações entre categoria social e peso ($r = 0,87$) e categoria social e idade ($r = 0,93$). Observações na Alemanha (THEIDEMANN,1971) com novilhos de diferentes raças de engorda, estabulados com idade entre 9 e 18 meses, resultaram nas seguintes correlações, altamente significativas:

categoria social: peso $r = 0,86$

categoria social. idade $r = 0,71$

Outros fatores como tamanho e forma dos chifres, temperamento, experiência em lutas anteriores, sexo, raça e saúde, são importantes critérios para o posicionamento social dentro de um rebanho (ENCARNAÇÃO 1980). Por tanto, para a formação de lotes, principalmente em regime de confinamento, é conveniente que se escolham grupos homogêneos, com animais de peso e idade semelhantes e de mesma raça. Animais devem ser descornados e os de temperamento mais agressivo, excluídos.

Uma vez definida a hierarquia social num rebanho, a ordem é estável e as posições respeitadas; disputas e desavenças são raras e as categorias são mantidas com simples ameaças. Atritos são novamente presentes se animais estranhos são introduzidos no grupo. Daí a importância de

se manterem lotes fixos durante a fase de engorda. Com a intenção de manter estável a organização social e reduzir os distúrbios entre indivíduos, trazendo vantagens à suinocultura moderna, EWBANK (1978) recomenda o sistema "birth-to-slaughter-weight-in-one-pen", no qual leitões são mantidos no mesmo grupo social, sem alterações, do nascimento ao abate.

Em sistema extensivo de produção, as interações agonísticas são de menor importância. Os grupos são criados em áreas maiores, onde cada animal pode satisfazer mais facilmente suas necessidades vitais. Todos têm espaço suficiente para manter sua individualidade, podendo evitar proximidade e atrito com animais dominantes. Escolha de locais para descanso não é problema e o consumo de forragem pode ser facilmente garantido. Entretanto, o comportamento agressivo de machos dominantes pode inibir, ou impedir, a cobrição de vacas do rebanho por touros de categoria social inferior (SAMBRAUS,1975). Nesse sentido, o criador deve estar atento e se certificar da libido, capacidade de monta e aspectos andrológicos desse touro alfa (dominante), sob pena de estar comprometendo a fertilidade de todo seu rebanho. Apesar do espaço disponível, machos estranhos ao grupo não deveriam ser introduzidos ao rebanho durante a estação de monta; tal fato poderia também provocar certa instabilidade e desequilíbrio social em detrimento da fertilidade.

O efeito de interações sociais na produção de carne, leite e ovos tem sido exaustivamente estudado, principalmente em criações mais intensivas, onde o espaço disponível para as funções vitais é limitado e crescem as disputas por alimento, local para movimentos e descanso, e até mesmo parceiro sexual. Naturalmente os animais subordinados, ou de categoria social mais baixa, são sempre os prejudicados, afetando consideravelmente suas produções. ENCARNAÇÃO (1983a) cita alguns trabalhos demonstrando efeitos de densidade de rebanho, baixo posicionamento em hierarquia social e isolamento de animais, resultanto em menores ganhos de peso em bovinos. Também em suínos é notório o efeito social no desempenho produtivo.

Nesse sentido, BEILHARZ & COX (1967) acharam correlações positivas entre categoria social e peso aos 42, 98 e 154 dias de idade. McBRIDE *et al.*(1964, 1965) atribuiram à categoria social 13 a 17% de variação em ganho de peso vivo. Interações agonísticas podem afetar, consideravelmente, as características de carcaça e qualidade de carne em bovinos e suínos (ENCARNAÇÃO,1983a). Com o intuito de evitá-las, aconselha-se que animais de diferentes propriedades não sejam agrupados pouco antes do abate. Se inevitável, os mesmo deveriam ser agrupados por mais de 48h na fazenda de origem, antes de serem embarcados para o abatedouro.

Elevada densidade populacional e lutas com objetivo de um maior posto ou manutenção de sua categoria social no rebanho, são motivos de desordem social e reduzida produção de leite, como já evidenciaram vários autores citados por ENCARNAÇÃO (1983b). Tais situações também afetam a eficiência reprodutiva de aves. Assim, GUHL & ALLEE (1944) observaram que galinhas de grupos mais estáveis e socialmente organizados punham mais ovos do que as de grupos com contínua troca de membros. Da mesma forma, GUHL (1953) e McBRIDE (1964) acharam correlações positivas entre produção de ovos e categoria social.

A densidade populacional, conhecida na literatura por "crowding", é um dos principais fatores influenciando negativamente a produtividade em modernos sistemas de criação. Nesses sistemas, animais são forçados a violar território de seus companheiros de grupo, sem considerar a biológica distância individual entre estes. Em virtude da alta densidade, são impossibilitados de evitar tais intrusões e animais socialmente inferiores não conseguem fugir ou se esquivar a encontro com os dominantes. Tanto a sensação de inferioridade ou medo, como as interações agonísticas causadas pela superlotação, conduzem a uma série de reações fisiológicas não específicas, cujo estado SELYE (1936) definiu como "stress". Tal estado de estresse e sua indesejáveis conseqüências, por si só, pode ser o principal responsável pela queda de produtividade do rebanho, além de outros problemas oriundos da competitividade por alimento e local de descanso. Parece que, quanto à alimentação, animais dominantes e subordinados se revezam junto ao cocho e bebedouro, quando a quantidade de forragem é suficiente. THIEDEMANN (1971) encontrou baixas correlações entre categoria social e tempo de consumo de forragem (r = -0,007 a 0,17) e entre categoria social e tempo deitado (r = 0,04 a 0,050).

Vasta bibliografia tem demonstrado a ocorrência de estresse social em roedores, causado por alta densidade populacional, lutas sociais, sensação de inferioridade e isolamento, usando uma série de parâmetros, entre os quais as reações endócrinas da glândula adrenal. Em animais domésticos, todavia, a pesquisa é escassa e seus poucos trabalhos começaram na década de 70.

ENCARNAÇÃO (1980) analisou a concentração de cortisal no plasma sangüíneo de novilhos de ano, inteiros,das raças Fleckvieh e Holandês preto-branco, confinados sob diferentes densidades. Conforme a Tabela 1, os grupos criados em 2 m²/animal apresentaram maiores níveis de cortisol do que os criados em 3 m²/animal, o que sugere ser a alta densidade um fator estressante aos animais.

TABELA 1 - Concentração de cortisol no plasma sangüíneo de novilhos confinados em grupo, sob diferentes densidades.

Densidade do grupo	n	Cortisol (ng/ml) Médias ± D. P.
3 m²/animal	180	$3,83^{a}$ ± 0,50
2 m²/animal	168	$6,63^{b}$ ± 0,53

a ≠ b pelo teste t ($P \leq 0,01$)

Da mesma forma, THIEDEMANN (1971), e ENCARNAÇÃO (1980) obtiveram baixas concentrações de corticosteróides no sangue de animais dominantes e maiores níveis desses hormônios à medida que ia decaindo a posição na escala social do rebanho, onde o último classificado se apresentou mais estressado.

Apesar desses problemas decorrentes de interações intra-específicas, alguns cuidados devem ser tomados, quando da construção de intalações e manejo dos animais domésticos. Em sistemas intensivos, por exemplo, devem ser colocados cochos com dimensão suficiente para todos os indivíduos comerem ao mesmo tempo. Boxes ou gaiolas devem obedecer certos padrões de forma, tamanho e lotação, sob pena de aumentar o estresse em detrimento da produção. Em todo caso, análises etológicas vêm prestando inestimável auxílio, avaliando novos projetos de instalações e práticas de manejo.

Um outro aspecto importante que deve chamar a atenção do criador é o tamanho do grupo. Considera-se que, com o aumento do número de indivíduos, também são mais freqüentes as chances de contatos sociais entre os animais, seguindo a fórmula:

$$x = \frac{n\ (n - 1)}{2}$$

onde: x= chances de confronto e n = número de animais no grupo. Isto significa que cada elemento tem chance de encontrar com cada companheiro de grupo, pelo menos uma vez. Portanto, para transporte ou criação, também devem ser obedecidas regras quanto à quantidade de animais por grupo.

Animais domésticos devem ser criados em ambiente apropriado e devem se comportar da forma mais calma possível. Da interação entre densidade e tamanho do grupo pode resultar a quebra da estrutura social, e, com esta, o aumento da atividade sexual, onde machos tentam montar seus companheiros. Com a proximidade dos animais e estímulos sensoriais (auditivo, olfativo, visual, gustativo e

tátil), esse comportamento estereotípico pode atingir cifras indesejáveis. Mudanças de clima e entrada de animais estranhos ao grupo parecem provocar excitação sexual. CZAKÓ (1977) e NEUMANN *et al.* (1974) obtiveram maiores freqüências de monta em novilhos estabulados com maior densidade, enquanto o ganho de peso caiu em função da atividade sexual. Com a intenção de reduzir tal comportamento, aconselha-se a construção de barras de madeira, cimento ou metal, instalados logo acima da altura da cabeça dos animais, de modo que os saltos sejam impedidos. Outra medida é o aumento dos boxes e redução do número de animais por grupo.

Além dessas anomalias comportamentais, pouco espaço e ambiente pobre em estímulo são muitas vezes as causas de canibalismo em suínos e aves, baixa aptidão materna em ovinos, apatia e movimentos estereotípicos em eqüinos e homossexualismo em bovinos. Cavalos criados em baias podem apresentar movimentos inalterados para frente e para trás, apreensão e mordida de alguns objetos (cocho, porta) com os dentes incisivos engolindo ar, pressão de objetos fixos com a cabeça e lambedura de paredes. Tal anomalia parece ser provocada por tédio e falta de exercício. Uma forma de eliminá-la seria mais exercícios ao ar livre e a introdução de um animal companheiro na baia - burro, carneiro, cabrito (BLACKSHAW, 1984).

Uma das principais causas do baixo desempenho reprodutivo do rebanho bovino brasileiro é, sem dúvida, o longo intervalo entre partos decorrente de um período de anestro prolongado. Esse anestro pós-parto é maior em vacas que amamentam suas crias. Com o objetivo de reduzir tal anestro, o Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte (CNPGC) (DODE *et al.*, 1987) vem experimentando diferentes práticas de remoção temporária do bezerro, entre elas:

a) interrupção da amamentação por 72 horas, permanecendo as vacas próximas aos bezerros, com estímulos visual e auditivo;
b) interrupção da amamentação por 72 horas, permanecendo as vacas longe dos bezerros, sem quaisquer estímulos visual e auditivo.

Resultados preliminares indicam que a percentagem de prenhez das vacas submetidas ao desmame e mantidas próximas aos bezerros superou a das vacas mantidas longe dos bezerros em 7%, embora a diferença não tenha sido estatisticamente significativa. Observações etológicas demonstraram maior tranqüilidade nas vacas próximas aos bezerros (com visualização), onde as mesmas pastavam, ruminavam, ou descansavam, desde os primeiros momentos da separação. Já as vacas que permaneceram distantes (sem visualização) apresentaram maior nervosismo, movimentando-se excessivamente junto à cerca e emitindo freqüentes mugidos. Parece evidente que o estresse da separação, sem os estímulos visual e auditivo, tenha influenciado a fertilidade do último grupo de fêmeas.

Buscando o aumento da eficiência reprodutiva de rebanhos criados em sistema super-extensivo, o CNPGC instalou um ensaio na região do Pantanal sul-matogrossense. No Pantanal há um expressivo número de zebuínos de corte criado em pastagem nativa, cuja lotação chega até 5 ha/animal. Embora a relação touro-vaca seja alta (até 10%), as invernadas são demasiadamente extensas, podendo atingir 5.000 hectares. Face a área e enchentes periódicas, os animais permanecem dispersos e isolados, dificultando a percepção do cio pelos machos e atrasando, por conseguinte, a concepção.

Durante o experimento os animais serão submetidos a um adensamento (lotação de 20 animais/ha) por um período de 48 horas, a cada 21 dias, durante os meses de setembro a fevereiro. Através dessa super-estimulação olfativa, visual, auditiva e tátil, espera-se que os touros possam controlar mais facilmente as vacas e que o cio venha a ser induzido, ou sincronizado.

Em virtude dos exemplos aqui expostos, conclui-se que as análises do comportamento servem como parâmetro, avaliando as mais diversas práticas de manejo e instalações onde são criados os animais. Por ser o ambiente um condicionante fundamental, conhecimentos etológicos podem conduzir a um aumento da produção, bem como a garantia do seu bem estar.

Referências Bibliográficas

BEILHARZ, R.G. & COX, D.F. Social dominance in swine. *Anim. Behav.*, *15*: 117-22, 1967.

BLACKSHAW, J.K. *Notes on some topics in applied animal behavior*. 2. ed. Brisbane, University of Queensland, 1984. 131p.

CZAKÖ, J. Problems of behaviour in large-scale cattle farms. *World R. Anim. Prod.*, *13*(1): 39-47, 1977.

DODE, M.A.N.; ENCARNAÇÃO, R. de O.; ROSA, G. O. da & SILVA, A.E.D.F. da. *Efeito do desmame interrompido sobre a fertilidade de vacas de corte*. Campo Grande, EMBRAPA-CNPGC, 1987. 5p. (EMBRAPA-CNPGC. Pesquisa em Andamento, 39).

ENCARNAÇÃO, R. de O. Estresse e produção animal. I. Crescimento, engorda, qualidade de carne e carcaça. *Ci. e Cult.*, *35*(6): 773-7, 1983a.

ENCARNAÇÃO, R. de O. Estresse e produção animal. II. Fertilidade e produção de leite. *Ci. e Cult.*, *35*(6):777-83, 1983b.

ENCARNAÇÃO, R. de O. *Verhaltensphysiologische Untersuchungen an Mast-bullen unter besonderer Berücksichtigung der Cortisolkonzentration im Blutplasma*. Göttingen, Landwirtschaftlichen Fakultät der Georg-August - Universität Göttingen, 1980. 170p. (Tese Doutorado).

EWBANK, R. *Swine*. *In*: SCOTT, W.N., ed. The care and management of farm animals. London, Baillière Tindall, 1978. cap. 6.

GUHL, A.M. Social behavior of domestic fowl. *Tech. Bull. Kans. Agric. Exper. Stn.*, *73*:3-48, 1953.

GUHL, A.M. & ALLEE, W.C. Some measurable effects of social organization in flocks of hens. *Physiol. Zool.*, *17*:320-47, 1944.

McBRIDE, G. Social behavior of domestic animals. II. Effect of the peck order on poultry productivity. *Anim. Prod.*, *6*(1): 1-7, 1964.

McBRIDE, G.; JAMES, J.W. & HODGENS, N. Social behavior of domestic animals. IV. Growing pigs. *Anim. Prod.*, *6*: 129-40, 1964.

McBRIDE, G.; JAMES, J.W. & WYETH, G.S.F. Social behavior of domestic animals. VII. Variation in weaning weight in pigs. *Anim. Prod.*, *7*: 67-74, 1965.

NEUMANN, W.; SCHEIBE, G. & HENNIGS, J. Engebnisse über Wechselbeziehungen zwischen Umwelt-Verhalten-Leistung in der industriemässigen Jungrindermast. *Tierzucht*, *28*: 132-34, 1974.

SAMBRAUS, H.H. Das Sozialverhalten des Rindes. *Der prakt. Tierarzt*, *2*:77-80, 1975.

SCHEIN, M.W. & FOHRMANN, M.H. Social dominance relationship in a herd of dairy cattle. *Brit. J. Anim. Behav.*, *3*:45-55, 1955.

SELYE, H. A syndrome produced by diverse noxious agents. *Nature*, *138*:32, 1936.

THIEDEMANN, D. *Das Sozialverhalten von Jungmastbullen im Laufstall unter besonderer Berücksichtigung der sozialen Rangordnung*. rer. nat. Diss. Kiel, 1971. (Tese Doutorado).

Anais de Etologia - 5: 159-168, 1987

COMPORTAMENTO DOS ANIMAIS DA FAZENDA: REFLEXOS NA PRODUTIVIDADE

MATEUS JOSÉ R. PARANHOS DA COSTA*

"A fim de melhorar a produtividade dos animais pecuários deve-se compreender melhor as relações entre eles e o meio ambiente"

(MAC DOWELL, 1968)

Introdução

O estudo do comportamento animal assume um papel de grande importância, quando se trata da observação de animais domésticos destinados a produção. Sem dúvidas, em condições de exploração econômica este estudo é inegavelmente vital, uma vez que para racionalizar a exploração zootécnica tem-se empregado técnicas de manejo, alimentação e instalações que certamente afetam o comportamento dos animais.

Isto é bem colocado por FRASER (1980) ao relatar que a Etologia pode mostrar o caminho da racionalização, dos cuidados com os animais e de otimização da exploração destes. E conforme relata EWBANK (1969), este campo de investigação vem se tornando cada vez mais importante a medida que se intensifica o sistema de produção.

De fato, com o objetivo de aumentar a produtividade tem-se efetuado um controle, muitas vezes extremo, das condições ambientais. Obviamente tal controle deve resul

Departamento de Melhoramento e Nutrição Animal - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP, 14870 Jaboticabal-SP

tar em benefícios de ordem econômica. Entretanto, esta regulação do meio ambiente tem sido feita sem o prévio conhecimento do comportamento natural dos animais, e essas medidas podem estar alterando de tal forma seus hábitos a ponto de prejudicar a capacidade de adaptação e desenvolvimento dos mesmos.

Como se vê, não negamos o avanço tecnológico e sim nos preocupamos em despertar o interesse para que se entenda melhor os hábitos naturais dos animais e através deste conhecimento que se proponha e adote técnicas de manejo, alimentação e instalações que respeitem as condições mínimas necessárias exigidas pelos animais, além de proporcionarem uma diminuição dos custos sem alteração da produtividade.

Assim, é importante que os animais de fazenda sejam caracterizados como seres biológicos que apresentam uma individualidade que não deve ser desconsiderada. FRASER (1980) colocada de maneira apropriada que negar que os animais tem sentimentos e emoções, hoje, seria cientificamente desonesto.

Os animais como máquinas

É possível que a comparação dos animais de fazenda com máquinas de produção seja fruto de uma má interpretação do que descreve DOMINGUES (1968) ao relatar que " o animal doméstico é, então uma máquina viva, transformadora e valorizadora de alimentos", obviamente que esta frase fora do contexto a que esta inserida pode levar a uma incompreensão do texto e a desconsiderar a importância dos aspectos biológicos envolvidos.

Não nos parece ser esta a intenção do autor.

É importante que esta obra (Introdução à Zootecnia de Otávio Domingues) seja analizada como um todo, pois traz uma contribuição significativa para o entendimento e desenvolvimento racional da Zootecnia como ciência biológica.

Podemos destacar no texto as seguintes palavras de Baudement, reproduzidas por DOMINGUES: "Os animais comem são máquinas que consomem, que queiman certa quantidade de combustível, de certa espécie. Eles movem-se: são máquinas em movimento obedecendo as leis da mecânica. Produzem leite, carne, força: são máquinas fornecendo um rendimento, por uma determinada despesa .

As atividades dessa máquina constituem a sua própria vida, que a fisiologia resume em quatro grandes funções: nutrição, reprodução, sensibilidade e locomoção.Esse funcionamento que caracteriza a vida; é também a condição de nossa exploração Zootécnica, a causa de despesas e de rendimentos que devemos balancear de maneira a atenuar os preços de custo para aumentar os lucros.

Mas essas máquinas admiráveis foram criadas por mãos mais potentes que as nossas: não fomos chamados a estabelecer as condições de sua existência e de sua marcha; é para conduzi-las, multiplicá-las e modificá-las devemos conhecê-las sob pena de destruí-las e deixar nosso trabalho, nosso tempo, nosso capital serem levados no jogo fatal de suas engrenagens. Quanto melhor conhecermos a construção dessas máquinas, as leis de seu funcionamento suas exigências e seus recursos, melhor poderemos entregar-nos com segurança e vantagem na exploração".

"Aí está sem dúvida, o fundamento de toda a Zootecnia" (DOMINGUES, 1968).

Convém destacar que o relato de Baudement aqui descrito, foi feito em 1849, o que também deve ser levado em consideração.

Podemos entender tais colocações no sentido figurado sem que seja menospresado seu papel histórico. Convém destacar que, apesar da comparação constante dos animais de fazenda com máquinas de produção não foi desrespeitada a condição biológica inerente dos mesmos.

Através desta constatação e da realidade de que o comportamento é uma expressão fenotípica, resultando portanto, das ações do genótipo e do ambiente, além da interação entre ambos, é que se pode propor uma revisão nos atuais sistemas de criação, baseando-se nos estudos

etológicos realizados com animais de fazenda.

Comportamento e adaptação

Dada a distribuição cosmopolita dos animais domésticos e consequentemente da diversidade ecológica em que esses animais se encontraram não se pode propor técnicas universais para manejá-los, conforme tem sido feito ultimamente.

Há de se considerar as particularidades de cada ambiente e a resposta dos animais a estas condições ecológicas específicas. Bonsma citado por DOMINGUES (1968) coloca de forma apropriada que a interação entre um organismo e seu ambiente é específica, contínua e recíproca.

Esta interação animal x ambiente resulta em respostas comportamentais que são informações importantes para avaliar se o animal está adaptado ou não àquelas condições. Tais respostas são constituídas, basicamente, por variações do comportamento, ou seja, alterações nos seus hábitos em busca de um equilíbrio com o meio ambiente. Segundo relato de HAFEZ (1973) o comportamento seria um dos mecanismos mais efetivos da adaptação, sendo um dos mais importantes, sensíveis e poderosos mecanismos homeostáticos.

Assim ao desconhecer e desconsiderar os hábitos dos animais pode-se estar desprezando tais mecanismos e selecionando contra características que são de grande importância para os animais e consequentemente para o sistema produtivo.

Na verdade, a real importância da variação do comportamento reside, conforme aponta NASCIMENTO JR (1983), na sobrevivência do animal como indivíduo e como espécie. Esta variação por ser adaptativa sem dúvida envolve aspectos genéticos importantes os quais permitem a ação da seleção.

BOWMAN (1980) na tentativa de justificar os atuais sistemas de criação, que segundo ele próprio são planejados para envolver um mínimo de trabalho, um máximo de mecanização e a criação de tantos animais quanto possível, por unidade de área de instalações, afirma que os críticos desses métodos de produção são frequentemente imbuídos de boa dose de antropocentrismo, destacando ainda que os animais domésticos são defendidos contra predadores, contra algumas enfermidades e contra climas extremos que causam a fome e a morte de seus aparentados selvagens ou alongados.

Não podemos resumir a criação dos animais domésticos a estas colocações sem exageros de simplificação.

Não há como negar que existem muitas e importantes diferenças genéticas entre populações domesticadas, populações selvagens e populações "alongadas" da mesma espécie, conforme relata BOWMAN (1980). Ora em cada um desses casos.

Os animais são submetidos a diferentes processos de seleção e a diversidade genética entre os indivíduos é que dá a determinadas espécies a capacidade de sobreviverem em condições ecológicas tão distintas, negar este princípio seria negar a teoria da evolução.

É importante portanto, a preservação desta variabilidade genética, sob pena de se perder uma importante fonte de recursos biológicos.

Infelizmente grande parte de criadores e técnicos não estão preocupados com esta preservação, pois a mesma é de difícil justificativa do ponto de vista econômico, conforme aponta BOWMAN (1980) apesar de ser justificada em termos biológico, histórico e estético.

Convém destacar que a aptidão biológica dos animais de fazenda é que deve orientar o sistema de criação a ser adotado pois segundo BAXTER (1983) esta aptidão geralmente é correspondente com a produtividade, destacando que o comportamento dos animais contribui de forma significativa para as suas aptidões biológicas.

De fato, todos os animais tem a capacidade de fisiológica ou comportamentalmente, resistir às variações ambientais que ocorrem dentro de seu limite de tolerância, conforme relata NASCIMENTO JR (1983), destacando que to-

das estas situações obrigam o animal a possuir um comportamento correspondente às necessidades ambientais sob o risco de perecer ou ser inviável reprodutividade.

Agrupamento dos animais e organização social

Um outro aspecto que assume um papel bastante importante na produção animal é o que diz respeito a organização social dos animais.

A grande maioria das espécies domésticas são de hábitos gregários e frequentemente são criados em grupos sem que se leve em consideração a sua organização social, formando-se grupos ao acaso sem qualquer critério.

Para agravar ainda mais este quadro, constata-se que geralmente estes animais são confinados em ambientes desinteresantes e com uma densidade populacional bastante elevada, provocando situações que levam os animais ao estresse.

As respostas individuais a estes tipos de pressão ambiental, decorrente principalmente da maior densidade populacional, podem ser modificadas conforme relata EWBANK (1969) pela posição dos indivíduos na hierarquia do grupo, pois em função do "status" do indivíduo dentro do seu grupo social ele pode sofrer maior ou menor pressão por parte de seus companheiros. Esta colocação é bastante importante pois nos permite uma melhor compreensão da importância de se conhecer os hábitos dos animais de fazenda.

FRASER (1982) relata que os pecuaristas suecos tem reconhecido a importância da Etologia aplicada, proporcionando um sistema de fuga para os suínos, respeitando o seu comportamento social, o que já é aparentemente uma mudança na compreensão fundamental.

Pequenas alterações no manejo e/ou nas instalações podem proporcionar melhores condições para os animais, minimizando os efeitos estressantes.

Para que se proponha, de forma eficiente, estas mu-

danças é imprescindível que se estude criteriosamente o comportamento dos animais da fazenda, principalmente no que diz respeito a organização social dos mesmos.

Há ainda a possibilidade de se selecionar animais mais adaptados ao sistema de criação intensiva e que não sofrerão, portanto, os efeitos deletéricos desta situação de forma muito acentuada. A este respeito EWBANK (1969) destaca que um dos fatores que tem sido selecionado em certas espécies de animais domésticos é a docilidade e que esta característica permite uma melhor adaptação ao sistema intensivo de criação. Entretanto, o mesmo autor destaca que em avicultura, por exemplo, foi mostrado que a habilidade para elevada produção de ovos se acha, provavelmente, correlacionada com a agressividade.

O processo de seleção artificial tem levado determinadas raças de animais domésticos a condições que na ausência do homem dificilmente sobreviveriam. As vacas leiteras que vem sendo selecionadas para a docilidade e a capacidade de produzir o leite sem a presença dos bezerros, é um exemplo que ilustra bem este aspecto, pois a falta de habilidade materna, fruto desta seleção, pode trazer problemas para o produtor, uma vez que em condições naturais esta vaca não defende o bezerro do ataque de predadores, isto ocorre com frequência em nosso meio quando as vacas estão a pasto e bezerros recém-nascidos, são atacados pelos urubus.

Tem-se desrespeitado as características de territorialismo inerente dos animais sociais, confinando-os em ambientes restritos e desinteressantes e com isto aumentando as interações sociais agressivas que são indesejáveis.

Este aumento na agressividade é agravado pelo fato dos animais receberem a sua alimentação na forma de rações concentradas que é ingerida muito rapidamente. Apesar de atender as necessidades nutricionais dos animais, este tipo de alimentação é oferecida poucas vezes durante o dia, de forma que os animais ficam muitas horas do dia em ócio.

Ora é muita ingenuidade pensar que os animais poderi-

am se satisfazer com uma dicotomia comportamental do tipo "come-dorme". Isto de fato, não acontece e o que se vê é um aumento nas interações sociais agressivas, além do aparecimento de vícios, que conforme EWBANK (1969) são modificações extremas do comportamento e que podem afetar a economia da empresa bem como o bem estar dos animais.

CUNHA (1965) refere-se à "vadiagem" como algo comum a todo sistema orgânico, aparecendo como comportamento exploratório ou como o que o animal faz, quando não tem nada especial a fazer. Destaca que tal comportamento pode ser muito útil, pois pode levar o animal, mesmo que indiretamente adquirir uma representação dos arredores, que lhe permitirá escolher, dentre várias rotas alternativas de um objeto vital, a que for mais curta ou que envolva menor esforço.

No caso dos ambientes muito restritos e desinteressantes este aspecto também fica prejudicado.

Deve-se destacar que além de se criar intensivamente os animais tem-se separado os mesmos em lotes homogêneos com relação a sexo e idade.

É preciso que se tenha em mente que grande parte do repertório comportamental dos animais superiores tem uma parcela referendo ao aprendizado, que pode inclusive ser utilizado pelo homem para facilitar o manejo como podemos notar no trabalho de LOBATO *et alii* (1980). Entretanto ao isolarmos os animais ou agrupá-los em lotes de indivíduos com a mesma faixa estária desde jovens, estamos lhes dificultando o aprendizado que ocorreria naturalmente através de bioestímulos. A ausência destes efeitos podem levar os animais a desempenho insatisfatórios em sua vida adulta.

Como se vê, muito poderia ser discutido sob esse tema, que sem dúvidas é muito importante, e que não poderia ser esgotado nesse capítulo.

Fica a mensagem, e caso os levem a reflexão, ao questionamento do que tem sido feito, independentemente da conclusão a que chegarem já estará alcançando o nosso objetivo.

Referências Bibliográficas

BAXTER, M.R. Ethology in Environmental Design for Animal Production. *Applied Animal Ethology*, 9:207-220, 1982/83.

BOWMAN, J.C. *Animais úteis ao homem*, São Paulo, EPU/EDUSP, 1980, 74p.

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

DOMINGUES, O. *Introdução à Zootecnia*. Rio de Janeiro, Serv. Inf. Agrícula, Ministério da Agricultura, 1968, 392p.

EWBANK, R. Behavioral implications of intensive animal husbandry, *Outlock on Agric*, 6(1): 41-46, 1969.

FRASE, A.F. *Comportamento de los animales de granja*, Zaragoza (España), Editoral Acribia, 1980, 291p.

_____,Social tolerance in Livestock. *Applied Animal Ethology*, 8: 501.505, 1982.

HAFEZ, E.S.E. *Adaptación de los animales domésticos*.Barcelona, Editorial Labor, 1973, 563p.

LOBATO, J.F.P., PEARCE, 6.R ando BEILHARZ, R.G.Effect of early familiarization with dietary supplements on the ingestion of molasses - Urea Blocks by Sheep.*Applied Animal Ethology*, 6:149-161, 1980.

MAC DOWELL, R.E. Enviroment vs man and his animals.*Nature*, 218 (5142) 641-645. 1968.

NASCIMENTO JR, A.F. O comportamento como forma de adapta

ção. *In:* Encontro Paulista de Etologia, I, Jaboticabal-SP, 1983, 45-61p.

Anais de Etologia - 5: 169-194, 1987

COMPORTAMENTO DE DOMINÂNCIA E CRESCIMENTO EM PEIXES

GILSON LUIS VOLPATO (*); FRIOLI, P.M. de A.; CARRIERI, M. de P.; FERNANDES, v. de O.; SARTORI, D.R. da S.(*) & DELICIO, H.C.

I - Introdução

É constatação comum entre os piscicultores que em grupos de peixes de mesma espécie e formados por indivíduos de tamanho e idade similares desenvolva-se, gradativamente, uma diferença acentuada de tamanho entre estes animais. Por exemplo, MOAV & WOHLFARTH (1973) observaram o desenvolvimento de animais cujo peso era 20 vezes maior que o peso médio dos indivíduos do grupo.

Esses peixes maiores têm recebido nomes especiais pelos diversos investigadores. Por exemplo, WOHLFARTH (1977) cita que os pesquisadores japoneses referem-se a esses indivíduos em populações de carpa como "tobi koi" ou "shoot carp", enquanto os hebreus os denominam "koftism". Apesar da variação na denominação dos indivíduos maiores, o fenômeno é genericamente denominado "crescimento assimétrico" devido à assimetria provocada nas curvas de distribuição de frequência de comprimento e peso, ou mesmo nas curvas de crescimento entre os peixes.

Embora o crescimento assimétrico possa ter consequências econômicas, pois afeta o cálculo da biomassa média do grupo de peixes, pouco se conhece sobre os mecanismos e fatores que promovem essa alteração no crescimento. Nesse artigo procuramos mostrar as principais idéias que tentam explicar o mecanismo de desenvolvimento do crescimento assimétrico em peixes, exemplificadas muitas vezes com resultados de nossos estudos sobre o cres-

(*) Departamento de Fisiologia, Instituto Básico de Biologia Médica e Agrícola-UNESP, 18.610 - Botucatu-SP.

cimento assimétrico na Tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus*.

II - Fatores Genéticos e Fatores Populacionais

Segundo alguns autores (HULATA et al., 1976), o crescimento assimétrico seria decorrente de diferenças genéticas que promoveriam maior ou menor crescimento em alguns indivíduos. A existência de diferença no crescimento entre machos e fêmeas de muitas espécies não deixa de ser outro fator que poderia promover o crescimento assimétrico em decorrência de uma alteração no "sex - ratio" (WOHLFARTH, 1977).

Embora estas idéias possam ser válidas, alguns estudos mostram claramente a participação de fatores populacionais no fenômeno. Por exemplo, NAKAMURA & KASAHARA (1955) relatam que partindo-se de ovos de tamanhos simétricos as larvas mantém essa simetria aos 8 dias de idade, sendo constatando o aparecimento do crescimento assimétrico aos 20 dias. Além disso, sabe-se que condições alta densidade populacional aumentam o crescimento assimétrico nas populações de peixes (WOHLFARTH, 1977). Em nossos estudos verificamos que na Tilápia-do-Nilo esse efeito também ocorre (Figura 1), sendo decorrência da redução do crescimento de alguns animais do grupo. Nota-se, inclusive, que embora entre os adultos desta espécie o macho cresça mais que a fêmea, nos alevinos o crescimento não se correlacionou ao sexo dos animais, indicando que o fenômeno do crescimento assimétrico pode ter causas independentes desse fator.

III - Fatores Populacionais

Como visto anteriormente, fatores decorrentes do agrupamento estão envolvidos na determinação do crescimento assimétrico em peixes. Nas situações de grupo as interações sociais entre os peixes são evidenciadas pelas con

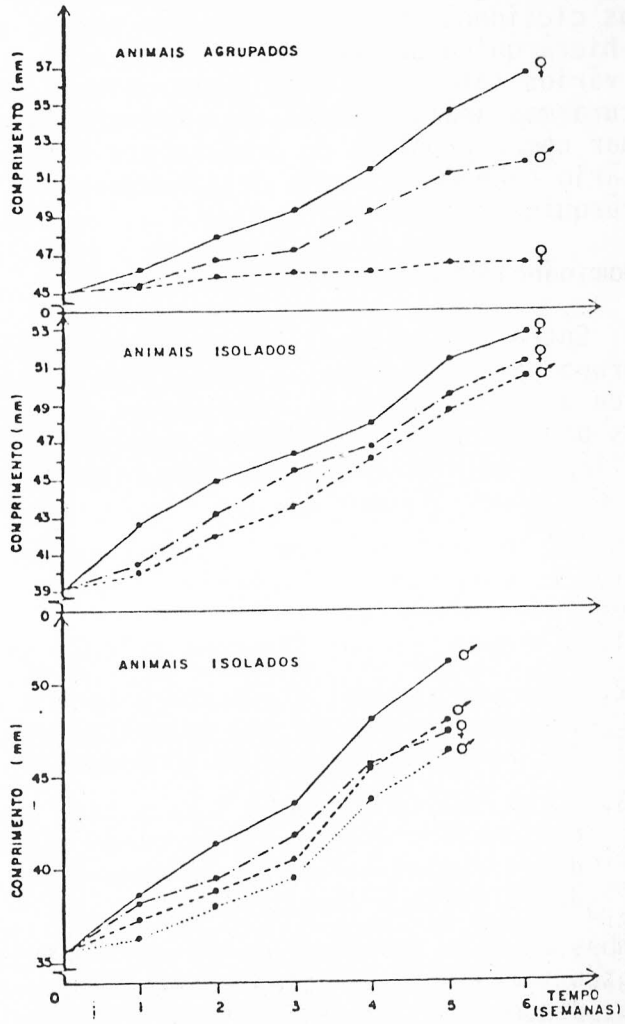


FIGURA 1 - Efeito do agrupamento no crescimento de alevinos da Tilápia-do-Nilo. Verifica-se que na situação de agrupamento é maior a diferença de velocidade de crescimento entre os indivíduos, e que esta diferença não se correlaciona com o sexo dos animais.

frontações agonísticas em muitas espécies, principalmente os ciclídeos. Destas interações estabelece-se a relação hierárquica de dominância entre eles, que pode afetar vários fatores da vida desse animais. Assim, antes de procurarmos analisar como essa hierarquia pode se relacionar com o problema do crescimento assimétrico, é necessário conhecermos mais detalhadamente o comportamento hierárquico dos peixes.

1. Dominância hierárquica:

Entre os ciclídeos, os confrontos interindividuais no grupo são frequentes. A iniciativa de ataque pode partir de um ou de ambos os contendores. Apresentamos abaixo os padrões do comportamento agonístico que observamos na Tilápia-do-Nilo e que são frequentes em muitas espécies de peixes (Figura 2).

a) um dos animais toca com a boca ou morde a parte posterior do corpo de seu oponente, podendo-se observar as seguintes respostas:
   a1. o segundo animal abandona o local de confrontação.
   a2. o segundo animal ataca com a boca a região posterior do corpo de seu oponente, até que um deles abandone o local de confronto.
   a3. os animais permanecem lado a lado com os corpos em sentidos opostos deflagrando toques com a nadadeira caudal na cabeça do adversário, até que um deles deixe o local.

b) ambos animais podem aproximar-se frontalmente um do outro tocando-se as bocas abertas. Este comportamento, denominado "mouth fighting" (BAKKER & SEVENSTER, 1983) ou "kissing display" (MOTCHEY & LEE, 1975) é comum entre os ciclídeos e pode ser repetido várias vezes, com afastamentos e aproximações sucessivas dos contendores.

c) um dos animais pode apresentar curtos períodos de tremores do corpo e, nessas situações, este animal raramente se afasta do local de confronto.

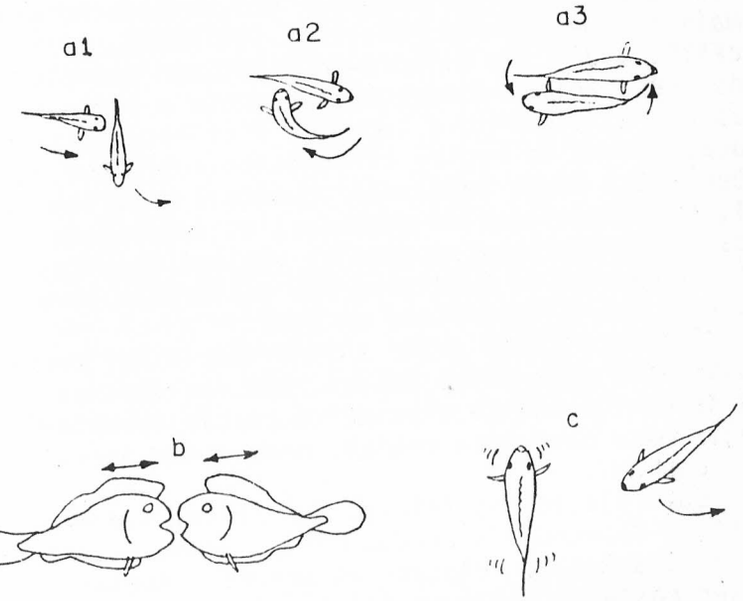


FIGURA 2 - Tipos de confrontos em alevinos de Tilápia-do-Nilo. Veja explicações no texto

Os confrontos agonísticos determinam uma hierarquia de dominância entre os peixes e, por sua vez, a territorialidade. Embora possamos estabelecer uma hierarquia linear em condições restritas de espaço, essa linearidade pode não ser facilmente detectada, podendo-se definir apenas os animais mais dominantes do grupo e classificar os demais como submissos. Nesta situação, poder-se-ia interpretar que a hierarquia de dominância na Tilápia-do-Nilo fosse do tipo "shaloow" (DAWKINS, 1976).

Durante a confrontação a nadadeira dorsal dos animais permanece eriçada, como citado para outros peixes (BAKKER e SEVENSTER, 1983) e, após a definição do resul-

tado dos combates, outras alterações podem ser detectadas em função do resultado do confronto. Variações de coloração e distribuição espacial dos animais no grupo são as mais frequentemente relatadas (ROTHBARD, 1979; BARLOW e McKAYE, 1982). Na Tilápia-do-Nilo, por exemplo, verificamos que o animal dominante apresenta o corpo com coloração clara, enquanto o submisso fica escuro, sendo a coloração escura da região circundante aos olhos outra característica desta submissão. Quanto à distribuição espacial, observamos que em aquários, os indivíduos hierarquicamente superiores ocupam as regiões próximas ao substrato, enquanto os submissos são deslocados para os locais próximos à superfície da água.

É interessante notar a importância da proximidade ao substrato para estes peixes, uma vez que nas situações de perigo súbito a primeira reação característica é dirigirem-se para essa região, onde ficam imóveis por alguns segundos.

Com relação aos fatores que afetam a dominância nos peixes, o tamanho é o predominante, sendo os animais maiores dominantes em relação aos menores. Apesar dessa regra ser bastante geral, a existência de relação hierárquica entre indivíduos de mesmo tamanho indica a participação de outros fatores no estabelecimento da dominância.

A posse prévia do território, condição hierárquica anterior e estado nutricional são alguns dos fatores que demonstramos afetar a dominância na Tilápia-do-Nilo (Figura 3). Embora estes fatores sejam bem estabelecidos para outras espécies de peixes e, inclusive, para outros animais (EIBL-EIBESFELDT, 1974), os mecanismos através dos quais atuam são ainda pouco conhecidos.

A nível hipotético, admite-se que a dominância decorrente da posse prévia do território (Figura 3a) seja resultado indireto de algumas alterações comportamentais ou morfológicas (p. ex., coloração) promovidas pela posse territorial (FIGLER & EINHORN, 1983). Da mesma forma, a relação direta entre o grau hierárquico prévio e o sucesso no confronto com outros indivíduos (Figura 3b) é citado para outros peixes, principalmente no caso do efei

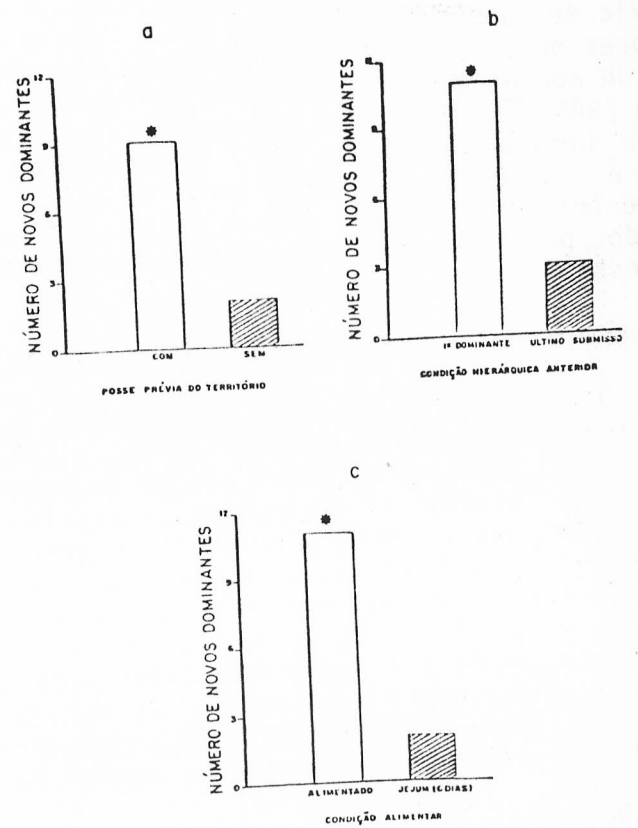


FIGURA 3 - Fatores que afetam a dominância em alevinos de Tilápia-do-Nilo. a) dados corrigidos de 11 duplas, cada uma com um animal que ocupava previamente o aquário de observações e outro intruso (proveniente de outro aquário); b) 14 duplas, onde em cada uma um dos animais era dominante e o outro submisso nos seus grupos de origem; c) Dados de 13 duplas, cada uma com um animal alimentado e um em jejum de 6 dias. Em cada dupla os animais eram de mesmo tamanho. Nos três gráficos existe diferença significativa entre as frequências.

to negativo sobre a dominância exercido pela experiência prévia de submissão (FRANCIS, 1983). Neste caso, alguns autores procuram explicar o fenômeno através de mecanismos de aprendizagem associativa de Pavlov (Scott, 1971 apud FRANCIS, 1983). Com relação ao efeito do jejum sobre a dominância (Figura 3c), a explicação mais simples é a do comprometimento geral do animal proveniente, da restrição alimentar. Apesar disso, a grande resistência dos peixes a jejuns alimentares indica que o mecanismo possa ser mais complexo.

2. Crescimento e dominância na Tilápia-do-Nilo:

O tamanho é um dos principais fatores que determinam a dominância nos peixes. Apesar disso, a existência de uma relação hierárquica entre peixes de mesmo tamanho, onde posteriormente se desenvolve o crescimento assimétrico, leva-nos à seguinte pergunta: o grau hierárquico de dominância pode afetar o crescimento desses peixes?

Para respondermos a esta pergunta testamos, inicialmente, a existência de correlação entre a taxa de crescimento dos animais e sua ordem hierárquica no grupo. Na Figura 4 temos dados ilustrativos de dois grupos de alevinos de Tilápia-do-Nilo onde registramos a relação hierárquica de dominância e o tamanho padrão dos animais a cada semana.

No início das observações os animais de um mesmo grupo eram de igual comprimento e, posteriormente, surgiu o fenômeno do crescimento assimétrico. A diferença no crescimento dos indivíduos se correlacionou com o grau hierárquico dos animais. Ou seja, os animais hierarquicamente superiores apresentaram maior velocidade de crescimento em relação aos submissos.

A correlação entre sexo e dominância é possível em muitas espécies de peixes em que o sexo influi no crescimento e este afeta a dominância, como em exemplares adultos de Tilápia-do-Nilo. Mas, nos casos mostrados na Figura 4 não é possível relacionar a dominância ou o crescimento ao sexo dos animais. Esta ausência de correlação de-

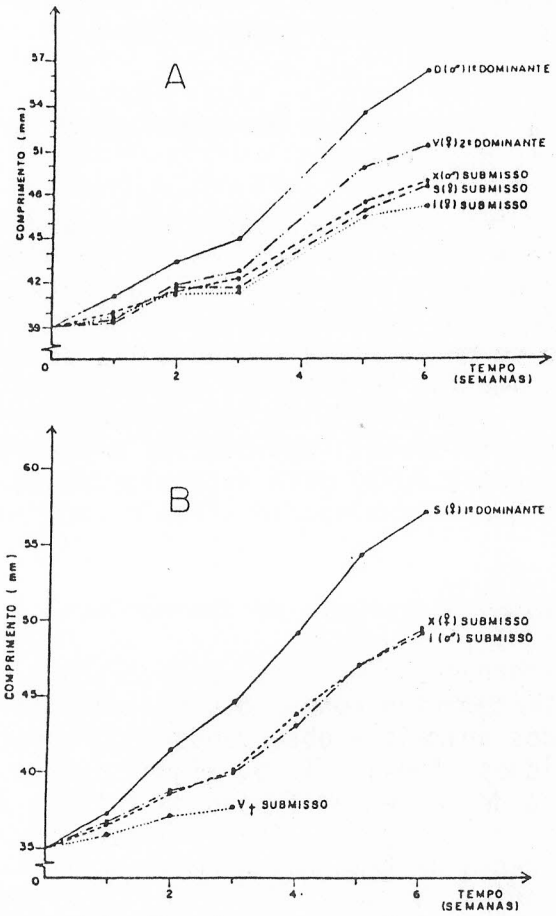


FIGURA 4 - Grau hierárquico e crescimento em alevinos de Tilápia-do-Nilo. Em cada grupo (A e B) os animais possuiam o mesmo tamanho no início do experimento, quando também era analisada a relação hierárquica entre eles. Estas medidas foram repetidas semanalmente e, ao final, determinado o sexo dos animais. Verifica-se, que o animal inicialmente dominante apresenta o maior crescimento.

ve ser decorrente da fase particular de desenvolvimento, dos animais utilizados (alevinos), quando o efeito do sexo sobre o crescimento é pouco evidente.

IV - Como a Hierarquia de Dominância pode afetar o crescimento dos peixes?

A existência de correlação entre a velocidade de crescimento e o grau hierárquico dos animais no grupo é condição necessária, porém, não suficiente para se explicar o fenômeno do crescimento assimétrico por meio de uma relação de causa e efeito, ou seja, da dominância sobre o crescimento. No entanto, a existência desta relação pode ser investigada de duas formas: a) pela variação no elemento causal (dominância) e observação do efeito (crescimento) ou b) pelo estabelecimento do mecanismo através do qual a dominância afeta o crescimento dos peixes.

1. Variação na hierarquia de dominância:

Não conhecemos estudos na literatura onde os experimentos tenham sido conduzidos variando-se o grau hierárquico dos animais e observando-se o crescimento desses indivíduos. Apesar disso, alguns autores analisam o crescimento de peixes em função da introdução ou não de animais maiores no grupo. Devido à estreita relação entre a diferença de tamanho entre os animais e sua relação hierárquica, os dados desses estudos podem ser utilizados para se inferir sobre o efeito de variação na dominância sobre o crescimento. Por exemplo, NAKAMURA & KASAHARA (1961) analisaram o crescimento de alevinos de carpa em função da introdução de animais maiores no grupo. Estes autores verificaram que nessas condições os animais maiores introduzidos apresentavam rápido crescimento, enquanto que os demais mantinham um crescimento simétrico. Neste estudo, o crescimento assimétrico entre os animais menores só ocorreu após a retirada dos animais

maiores do grupo.

O aparecimento do crescimento assimétrico após a retirada dos animais maiores é denominado por WOHLFARTH (1977) de "secondary shooting". A existência deste fenômeno indica claramente que a variação no tamanho relativo entre os peixes afeta o desenvolvimento do crescimento assimétrico. Por ser a dominância hierárquica associada ao tamanho relativo entre os animais, pode-se aventar que a introdução de animais maiores num grupo mantenha os demais em condições de submissão hierárquica. Assim, podemos inferir que o grau hierárquico daqueles animais que exibiram o "secondary shooting" variou com a retirada dos animais maiores do grupo, o que sugere uma relação causal entre condição hierárquica e crescimento.

Ao nível dos crustáceos, onde também se verifica o crescimento assimétrico, os carcinicultores realizam despescas periódicas onde retiram dos tanques de criação os camarões maiores, argumentando que estes inibem o crescimento dos camarões menores (COELHO & PORTO, 1981). Esta observação mostra que o fenômeno do "secondary shooting" ocorre inclusive em outros grupos animais.

Na maioria dos estudos, no entanto, os autores procuram estabelecer o mecanismo provável através do qual a dominância pode afetar o crescimento dos peixes e será analisado a seguir.

2. A tese da competição alimentar:

Entre os pesquisadores, a explicação mais aceita sobre o processo de estabelecimento do crescimento assimétrico em peixes refere-se a um efeito decorrente da competição alimentar. Segundo esta tese, alguns peixes no grupo seriam melhor sucedidos nessa competição e, portanto, comeriam mais e apresentariam maior crescimento. Deve-se notar que esta idéia é perfeitamente compatível com a correlação encontrada entre a dominância hierárquica e o crescimento em nossos estudos na Tilápia-do-Nilo.

Diversos estudos corroboram a tese acima. O aumen-

to do crescimento assimétrico em função do aumento da densidade populacional é interpretado como um efeito secundário da escassez de alimento decorrente do aumento do número de indivíduos (NAKAMURA & KASAHARA, 1985). Quando o alimento é adequadamente suprido, o agrupamento não promove o crescimento assimétrico (WOHLFARTH, 1977; LEWIS & HEIDINGER, 1971).

Em nossas observações, por exemplo, o animal dominante permanecia próximo ao substrato e os demais alevinos ficavam próximos à superfície da água. Inicialmente, todos os peixes se alimentavam da ração na superfície da água ou enquanto esta descia ao substrato. Porém, a ração rapidamente se depositava sobre o substrato, região onde apenas o dominante permanecia (Figura 5).

3. Ação de feromônios:

Os grandes avanços obtidos nos estudos sobre os feromônios e sua constatação em peixes têm contribuído para que muitas explicações sobre o comportamento desses animais sejam dadas por meio da ação de feromônios. No caso do crescimento assimétrico, a idéia de que os animais maiores ou mais dominantes liberariam feromônio que inibiria o crescimento dos outros indivíduos do grupo é bastante comum entre os piscicultores. Esta possibilidade, no entanto, deve ser avaliada com cautela. Para sua validade, é necessário admitirmos, em primeira instância, que os indivíduos que liberariam o feromônio não fossem, de alguma forma, afetados por ele, uma vez que o feromônio liberado na água entra em contato com todos os indivíduos do grupo e não apenas com os submissos. Além disso, a alteração na dominância hierárquica deve ser suficiente para reverter a ação do feromônio em alguns indivíduos do grupo (no caso, nos novos dominantes e novos submissos). Finalmente, não conseguimos explicar satisfatoriamente as diferenças de crescimento apresentadas na Figura 1, onde a água era mantida em circulação rápida e constante

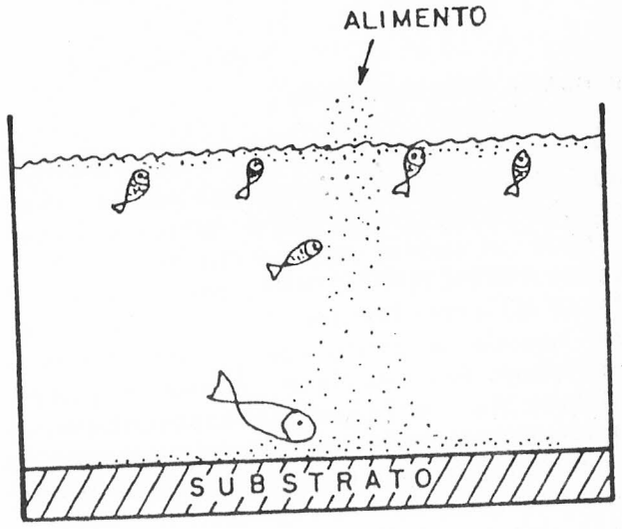


FIGURA 5 - Alimentação da Tilápia-do-Nilo em condições restritas de espaço. A ração oferecida permanece, inicialmente, na superfície da água, onde dominante e submissos podem se alimentar. Porém, este alimento rapidamente se deposita no substrato, local onde o dominante estabelece seu território.

entre os aquários dos animais agrupados e isolados. Se houvesse ação de feromônios no fenômeno do crescimento assimétrico deveríamos admitir que além de agir apenas nos animais menores ou submissos, agiria também apenas quando em situação de agrupamento, pois os animais isolados estavam em contato com a mesma água e apresentaram crescimento equivalente àquele do peixe dominante. Estas considerações mostram claramente que a explicação do crescimento assimétrico através da ação de feromônios é de difícil aceitação.

4. Uma outra possibilidade:

Apesar da tese da competição alimentar mostrar-se adequada na explicação do mecanismo do crescimento assimétrico dos peixes, ela não é suficiente para explicar alguns dados e sugere que outros mecanismos possam estar envolvidos. KORNEYERA (1969), por exemplo, encontrou que a variação no crescimento de carpas de um mesmo grupo era maior quando se oferecida suplementação proteica na ração ou mesmo nas condições de maior quantidade de alimento oferecido. Na Figura 6 apresentamos um dado obtido em nossos estudos onde se verifica que, inclusive, em alguns períodos o animal submisso pode alimentar-se mais que o dominante.

Estudos paralelos que desenvolvemos com o camarão *Macrobrachium iheringi* indicam que a submissão hierárquica eleva o metabolismo desses crustáceos, comparativamente à dominância (VOLPATO, 1986). Assim, devido à estreita relação entre metabolismo e crescimento, pareceu-nos lícito supor que na Tilápia-do-Nilo a condição hierárquica de dominância também pudesse afetar o metabolismo desses animais, de forma a promover o crescimento assimétrico. Elaboramos, então, a tese de que nesta espécie a condição de submisssão hierárquica promove elevação do metabolismo desses animais, acarretando seu menor crescimento em relação aos dominantes. Ou seja, o metabolismo elevado utilizaria reservas energéticas para atender às si-

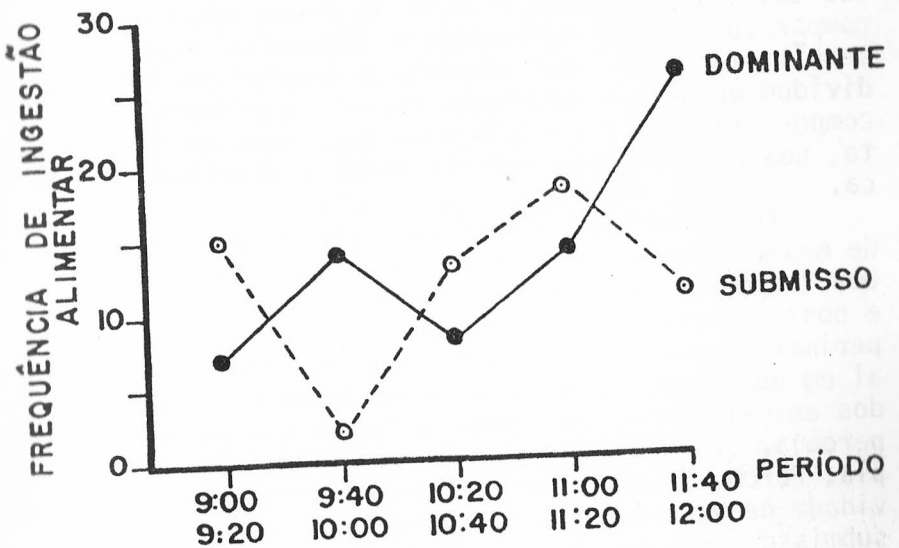


FIGURA 6 - Frequência de ingestão alimentar em dominante e submisso de Tilápia-do-Nilo. Dados coligidos de uma população de cinco animais, onde foi registrado a alimentação do primeiro dominante e último submisso durante a manhã. Observa-se que existem momentos em que o submisso pode alimentar-se mais que o dominante.

tuações de estresse imposta pela submissão hierárquica, o que reduziria as possibilidades de utilização dessas reservas para o crescimento. Esta nova possibilidade explicativa sobre o crescimento assimétrico não vem a substituir a tese da competição alimentar, mas indica que outros mecanismos associados à condição hierárquica podem afetar o crescimento dos peixes.

Até o presente momento possuímos dados que nos levam à aceitação da tese acima enunciada. Nos experimentos utilizamos sempre animais de mesmo tamanho para as comparações entre dominantes e submissos. Embora não conseguíssemos medir isoladamente o metabolismo de cada indivíduo durante a interação social, analisamos padrões comportamentais e fisiológicos que, numa análise conjunta, nos possibilitam inferir sobre a atividade metabólica.

Inicialmente, verificamos que em grupos de animais de mesmo tamanho submetemos à hipoxia progressiva havia uma tendência de primeiro morrerem os animais submissos e posteriormente os dominantes (Figura 7). Em outro experimento, analisamos a atividade de ventilação branquial em duplas de animais de mesmo tamanho entre si. Antes dos animais serem agrupados a frequência de batimento opercular era similar entre os indivíduos de uma mesma dupla. Porém, já na primeira hora de agrupamento essa atividade de ventilação permaneceu maior apenas nos animais submissos (Figura 8), e essa diferença pode ser constatada após 6 horas de agrupamento (Figura 9). Podemos concluir que a elevação da frequência de movimentos operculares é induzida pelo agrupamento e se associa à condição de submissão hierárquica. Em um caso observado, este efeito manteve-se 24 horas após o início do agrupamento, com a frequência de batimento opercular do animal submisso cerca de três vezes maior que aquela exibida pelo dominante. Num outro caso particular, embora a frequência de movimentos operculares antes do agrupamento fosse igual entre os dois animais, com o agrupamento um dos animais elevou (cerca de 100%) essa frequência antes mesmo que pudéssemos identificar qualquer confronto entre eles

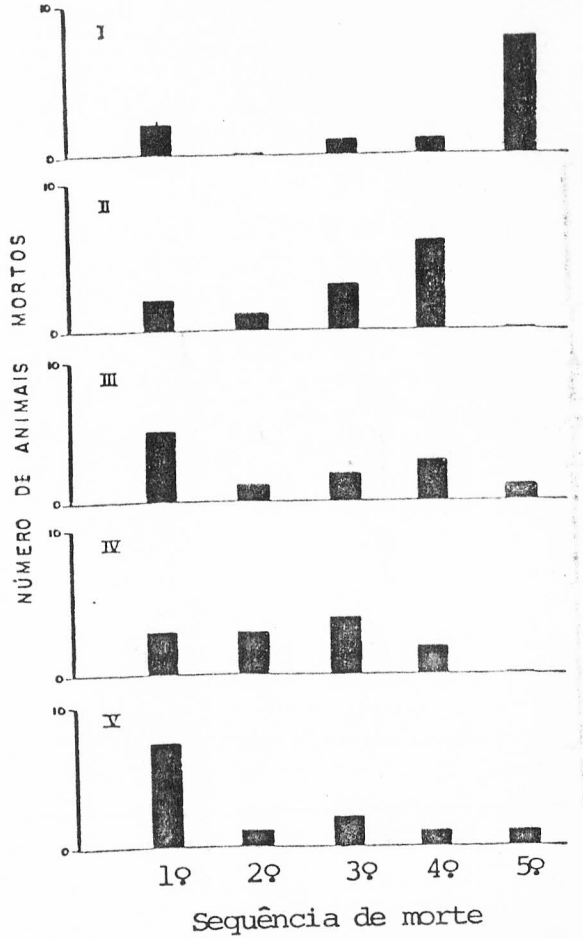


FIGURA 7 - Papel do grau hierárquico de dominância na resistência à hipóxia em alevinos de Tilápia do-Nilo. Dados obtidos de 12 grupos com cinco animais de mesmo tamanho em cada grupo. Os algarismos romanos indicam a ordem hierárquica de dominância (I o dominante e V o último submisso). Existe uma tendência dos animais submissos serem os primeiros a morrerem no grupo em relação aos dominantes.

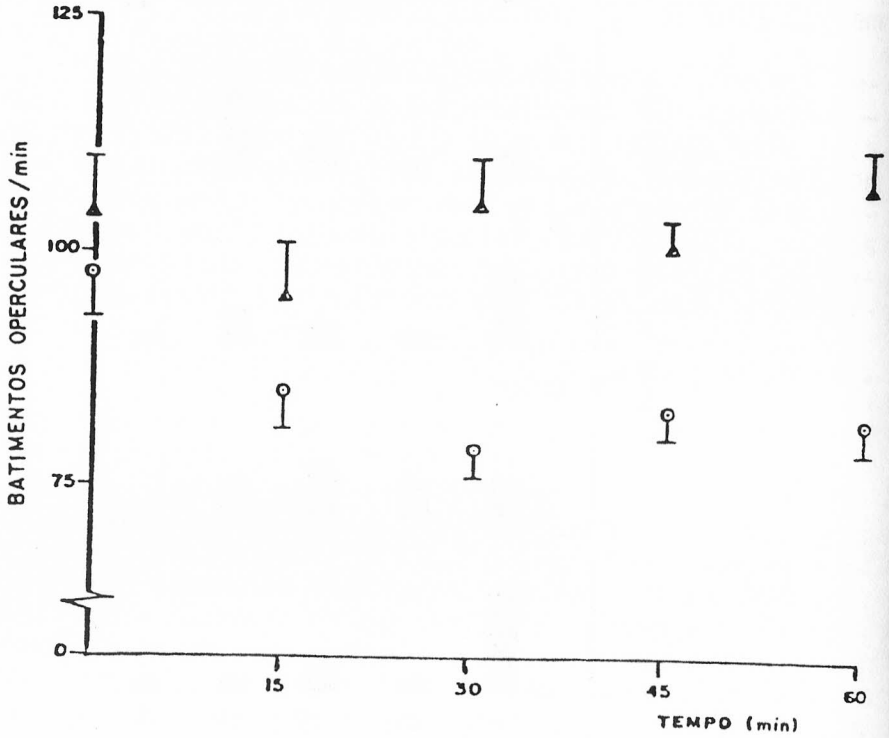


FIGURA 8 - Dominância hierárquica e ventilação branquial em alevinos de Tilápia-do-Nilo. Dados médios de nove duplas, com animais de mesmo tamanho em cada uma. As barras verticais indicam o erro padrão. Embora a frequência inicial seja bastante próxima entre os animais, com agrupamento esta atividade mantém-se maior nos submissos.

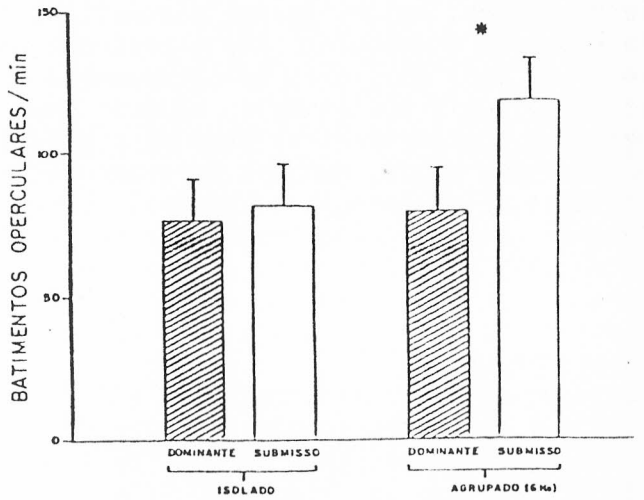


FIGURA 9 - Dominância hierárquica e ventilação branquial em alevinos de Tilápia-do-Nilo. Dados obtidos em 9 duplas de animais de mesmo tamanho em cada uma. Os registros dos movimentos operculares foram efetuados cinco minutos antes do agrupamento e 6 horas após. Verifica-se que o agrupamento induz uma elevação da frequência dos batimentos operculares apenas nos animais hierarquicamente submissos.

(Figura 10). Quando os confrontos ocorreram, verificamos que esse animal se tornou submisso. Este fato mostra que essa variação fisiológica associada à submissão pode ser desencadeada antes da ocorrência dos confrontos e que sua ocorrência não abole as disputas agonísticas posteriores.

Em complementação às análises comportamentais descritas acima, estamos desenvolvendo estudos sobre o efeito do grau hierárquico de dominância no metabolismo intermediário da Tilápia-do-Nilo, onde medimos os níveis de glicose no sangue, ácidos graxos plasmáticos livres, glicogênio hepático e muscular. Até o presente momento, verificamos que após dois dias de agrupamento ocorre uma elevação da glicemis nos animais, havendo uma tendência dos submissos possuirem os valores mais elevados (Figura 11). Observamos, ainda, que nos agrupamentos onde as características de dominância e submissão eram bastante evidentes, a elevação da glicemia era maior. Entre os submissos, aqueles mantidos em agrupamento onde a interação social era maior mostraram uma elevação glicêmica significativamente maior comparativamente aos submissos de outros agrupamentos.

Como dissemos anteriormente, a análise conjunta dos dados obtidos em nossos estudos corroboram fortemente a interpretação de que a condição de submissão promove elevação do metabolismo na Tilápia-do-Nilo. Embora alguns trabalhos surgiram uma redução do metabolismo dos peixes em função do agrupamento (veja UEMATSU, 1971), outros mostram claramente o inverso. Por exemplo, estudos desenvolvidos sobre o efeito do grau hierárquico de dominância dos peixes na resistência à intoxicação por inseticidas são concordantes com a interpretação de que os animais submissos apresentam maior metabolismo em decorrência da situação social estressante a que estão submetidos (HENRY & ATCHISON, 1979).

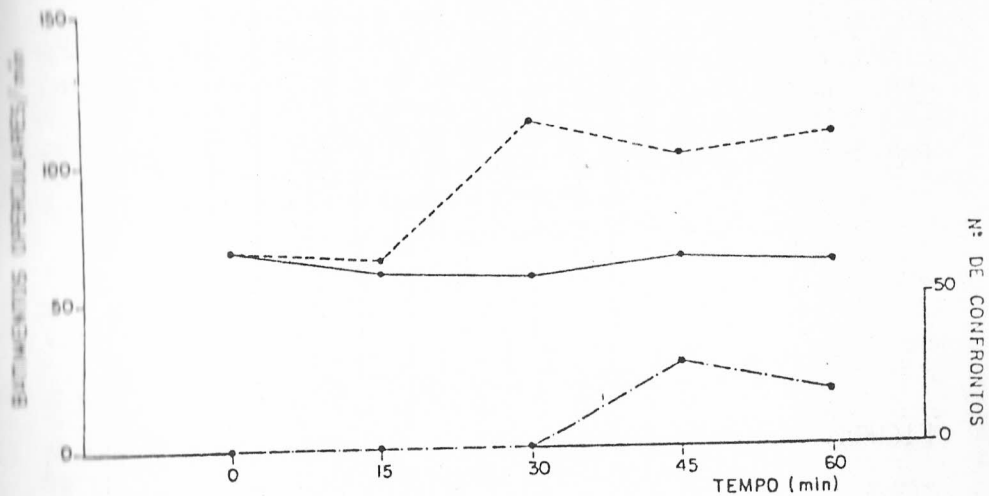


FIGURA 10 - Ventilação branquial durante a interação social em alevinos de Tilápia-do-Nilo. Dados obtidos em uma dupla de animais onde foram registrados concomitantemente as frequências de movimentos operculares e confrontos. ---- submisso; —— dominante. Observa-se que o agrupamento induz uma elevação na atividade ventilatória apenas nos animais submissos e que esta manifestação fisiológica é anterior aos confrontos e sua ocorrência não abole as confrontações posteriores.

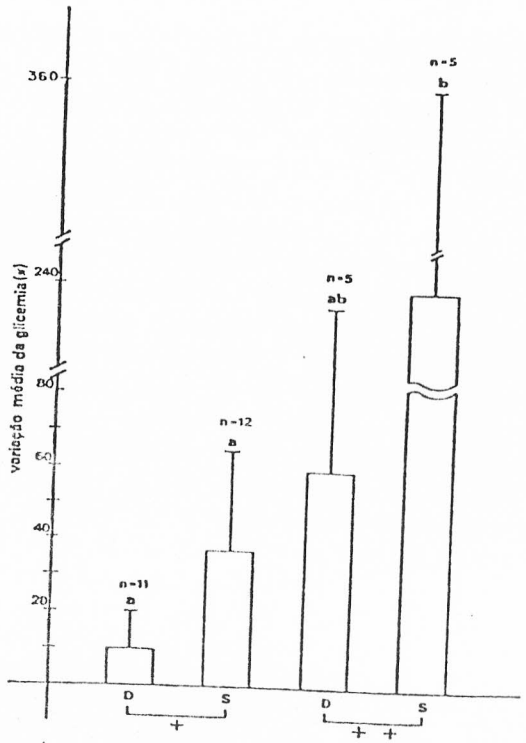


FIGURA 11 - Efeito do grau hierárquico na glicemia de Tilápia-do-Nilo. Dados obtidos em duplas de animais onde a glicemia era registrada imediatamente antes e dois dias após o agrupamento. A variação percentual média foi obtida em relação à glicemia dos animais durante o isolamento. D: dominantes; S: submissos. A relação hierárquica entre os animais de cada dupla foi pouco (+) ou muito (++) evidente. As barras verticais indicam o erro padrão e o número de animais é mostrado entre parênteses. As médias com pelo menos uma letra igual não diferem significativamente entre si. Verifica-se que o aumento na glicemia dos animais submissos é maior nas situações em que a relação hierárquica era muito evidente.

V - Conclusão

Fatores populacionais afetam o crescimento assimétrico em peixes. Os confrontos exibidos nas situações de agrupamento levam ao estabelecimento de uma hierarquia de dominância no grupo. Essa hierarquia promove diferentes alterações comportamentais e fisiológicas entre os dominantes e submissos do grupo, o que afeta diferentemente o crescimento desses animais, levando ao estabelecimento do crescimento assimétrico. O principal mecanismo proposto é que a hierarquia influencia o resultado da competição alimentar, afetando secundariamente o crescimento. Porém, na Tilápia-do-Nilo, é possível que a condição hierárquica promova alterações metabólicas diferentes entre dominantes e submissos acentuando a diferença no crescimento entre esses animais.

É instrutivo notar como pesquisas em diferentes áreas da biologia podem ser requeridas na tentativa de se entender os fenômenos biológicos. Isto mostra, mais uma vez, que o organismo e o meio ambiente formam um todo, cuja fragmentação se torna necessária apenas na medida em que não conseguimos captar esse todo.

Agradecimentos: Os autores agradecem K. Hoshino, M.L.M. V. Paulino e E.D. Carvalho pelas sugestões à redação do artigo e C.R. Padovan pela assessoria estatística.

Referências Bibliográficas

BAKKER, TH.C.M. & SEVENSTER, P. 1983. Determinants of dominance in male stickleblacs (*Gasterosteus aculeatus L.*). *Behaviour, 86* (1-2): 55-71.

BARLOW, G.W. & McKAYE, K.R. 1982. A comparison of feeding, spacing, and aggression in color morphs of the mides cichlid. II. After 24 hours without food. *Behaviour, 80* (3-4): 127-142.

COELHO, P.A. & PORTO, M.R. 1981 *Cultivo de camarões do gênero Macrobrachium Bate (Decapoda, Palaeminidae) no Brasil.* EPARN. Boletim técnico, 6, 66pp.

DAWKINS, R. 1976. Hierarchical organisation: a condida te principle for ethology. p. 7-54. *In:* Bateson P. P. G. & Hinde R.A. (ed). *Growing Points in Ethology.* Cam bridge University Press, London, 548pp.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1974. *Etología: introducción al estudio comparado del comportamiento.* Barcelona, Edicio nes Omega. 643 pp.

FIGLER, M.H. & EINHORN, D.M. 1983. The Territorial prior residence effect in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther): temporal aspects of establishement and retention, and proximate mechanisms. *Behaviour, 85* (1-2): 157-183.

FRANCIS, R.C. 1983. Experimental effects on agonistic behaviour in the paradise fish, *Macropodus opercularis. Behaviour, 85* (3-4): 292-313.

HENRY, M.G. & ATCHISON, G.J. 1979. Influence of social rank of the behaviour of bluegill, *Lepomis macrochirus* Rafinesque exposed to sublethal concentrations - of cadmium and zinc. *J. Fisch. Biol., 15:* 309-315.

HULATA, G.; MOAV, R. & WOHLFARTH, G. 1976. The effect of maternal age, relative hatching time and density of stocking on growth rate of fry in the European and Chinese races of the commom carp. *J. Fish Biol., 9* (6):499-514.

KORNEYEVA, L. 1969. Weight increase of carp in nurseri es in relation to rearing conditions. *Problems of Ichthyology, 9* (1): 101.

LEWIS, W. & HEIDINGER, R. 1971. Supplemental feeding of hybrid sunfish populations. *Trans. Am. Fish. Soc., 100* (4): 619-623.

MOAV, R. & WOHLFARTH, G. 1973 . Carp breeding in Israel. p. 295-318. *In:* Moav, R. (Ed). *Agricultural Genetics.* John wiley and Sons, N.Y., 352 pp.

MOTCHEK, A.D. & LEE, A.F.S. 1975. Conducta social del genero *Haemulon. Academia de Ciências de Cuba, Série Oceanológica, 27,* 10p.

NAKAMURA; N. & KASAHARA, S. 1955. A study on the phenomen of the tobi koi or shoot carp. I. On the earliest stage at which the shoot carp appears. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisch., 21*(2): 73-77. (summary).

NAKAMURA, N. & KASAHARA, S. 1961. A study on the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. IV. Effects of adding a small number of larger individual to the experimental batches of carp fry and culture density upon the occurence of shoot carp. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 27* (11):958-962. (summary).

ROTHBARDS, S. 1979. Observation on the reproductive behaviour of *Tilapia Zillii* and several *Sarotherodon' spp.* under aquarium conditions. *BAMIDGEH, 31*(2): 35-43.

UEMATSU, T. 1971. Social facilitation in feeding behavior of the guppy. III. Influences of the social facilitation upon the activity, respiration and growth. *Japanese Journal of Ecology, 21* (3-4): 96-103.

VOLPATO, G.L. 1986. *Variações da Frequência cardíaca segundo o grau de dominância no camarão de água doce Macrobrachium iheringi (Ortmann, 1987).* Rio Claro. 89pp. (Tese - Doutorado - Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho").

WOHLFARTH, G.W. 1977 *Shoot Carp. BAMIDGEH; 29* (2): 35-40.

Anais de Etologia - 5: 195-202, 1987

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE CAMARÕES DE ÁGUA DOCE

WAGNER COTRONI VALENTI*

Introdução

O termo camarão de água doce é empregado para designar um grande número de espécies de crustáceos decápodes que ocorrem em águas interiores e estuarinas. A maioria delas pertence à família Palaemonidae e ao gênero *Macrobrachium*. Este gênero contém mais de 120 espécies e apresenta ampla distribuição geográfica ocorrendo nas regiões tropicais e subtropicais de todo o mundo. Várias delas têm sido utilizadas para aquicultura ou exploradas através da pesca comercial. As informações que transmitiremos a seguir referem-se, principalmente, a observações realizadas com M. *acanthurus*, M. *amazonicum*, M. *carcinus* e, principalmente, M. *rosenbergii* que é a espécie mais bem estudada do gênero.

Caracterização morfológica:

Nos camarões de água doce os sexos são separados.

O aparelho reprodutor masculino é composto por um par de testículos (localizados na porção dorsal do cefalotórax), canais deferentes, sacos espermatofóricos e glândulas androgênicas. Abre-se para o exterior através de dois poros genitais localizados na base do quinto par de pereiópodos. As fêmeas apresentam dois ovários e dois ovidutos que se abrem na base do terceiro par de pereiópodos. Os ovários localizam-se sob a carapaça e quando maduros são bastante coloridos e visíveis por transparência. A cor varia conforme a espécie (CARVALHO, 1980; CARVALHO e PEREIRA, 1981).

* Depto. de Biologia Aplicada, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP, 14.870 - Jaboticabal - SP.

Os machos adultos são, geralmente, maiores que as fêmeas (exceto *M. ohione*) e apresentam o cefalotórax e os segundos quelípodos proporcionalmente mais desenvolvidos. No segundo par de pleópodos observa-se uma estrutura alongada, adjacente ao apêndice interno, denominada apêndice masculino. Este inicia seu desenvolvimento ainda na fase jovem do animal e, possivelmente, tem função auxiliar na cópula.

As fêmeas adultas apresentam o segundo par de quelípodos proporcionalmente menor e com poucos espinhos. As pleuras dos segmentos abdominais são mais compridas e arcadas para fora, formando a câmara incubadora abdominal. Na margem interna dos segmentos basais dos pereiópodos e pleópodos observam-se tufos de setas que desempenham importante função na postura e incubação dos ovos.

Os machos são continuamente férteis enquanto que as fêmeas passam por um ciclo de maturação gonadal, o qual pode ser dividido basicamente em quatro estágios: imaturo, em maturação, maduro e esgotado. A primeira maturação ocorre no primeiro ano de vida.

Comportamento reprodutivo

O comportamento reprodutivo foi detalhadamente descrito em *M. rosenbergii* por diversos autores, dentre os quais destacamos o trabalho pioneiro de LING (1969). Pode ser dividido, basicamente, em cinco etapas que são explicadas a seguir.

MUDA PRÉ-NUPCIAL. Ao completar o amadurecimento gonadal a fêmea sofre uma muda denominada pré-nupcial. A troca de esqueleto é um processo bastante rápido que se completa em poucos minutos. O animal flexiona o corpo e exerce uma pressão interna que fende a porção membranosa da cutícula situada entre o cefalotórax e o abdômen. Posteriormente o camarão dobra-se de modo a formar a letra "U" invertida e, através de flexões repetidas do corpo, retira-se do interior do exoesqueleto velho. Frequentemente ocorrem, nos espécimes maiores, fendas longitudinais nos segundos quelípodos que facilitam sua liberação. O processo se completa com a retirada dos apêndices através de rápida e forte agitação. A muda pré-nupcial ocorre geralmente à noite.

CÓPULA. A cópula é sempre precedida por um comportamento de corte associado ao reconhecimento da espécie. O ritual é iniciado pelo macho que levanta o cefalotórax ou o corpo todo, balança os quelípodos e antenas tocando a fêmea. Coloca-se sobre ela em movimento semelhante a abraço seguido de um balanço do corpo.

Terminando o reconhecimento, o macho segura a fêmea com os segundos quelípodos e a coloca com a região ventral para cima. Limpa cuidadosamente suas placas esternais torácicas e, a seguir, coloca-se sobre ela formando um ângulo agudo entre os corpos, de modo que os orifícios ejaculadores estejam em contato com a porção limpa do tórax da fêmea. Através de movimentos das pernas e do corpo e contrações da musculatura adjacente à porção terminal do aparelho reprodutor masculino são ejaculados dois hemiespermatóforos que se unem e se fixam à região limpa do exoesqueleto da fêmea. O processo de ejaculação dura apenas alguns segundos.

Após a cópula a fêma retorna à posição e o macho pode permanecer várias horas sobre ela protegendo-a sobre seus quelípodos. Esta inicia um comportamento de pré-postura que consiste basicamente na manipulação do espermatóforo e das setas ovipositoras (localizadas nos pereiópodos) e ovígeras (localizadas nos pleópodos).

POSTURA. Algumas horas após a cópula ocorrerá a postura. A fêmea flexiona o abdômen em direção à porção ventral do cefalotórax e estende os pleópodos para proteger a passagem dos ovos. Estes são, então, liberados através dos gonóporos e guiados pelas setas ovipositoras por sobre o espermatóforo (alinhado à saída dos gonóporos) e a seguir para a câmara incubadora addominal. Os ovos são mantidos unidos em cachos aderidos às setas ovígeras por uma

substância adesiva. O tempo de ovoposição varia de alguns minutos a uma hora.

O número de ovos postos é bastante variável. Dentro da mesma espécie aumenta em função do tamanho da fêmea. Equações lineares têm sido ajustadas para representar as relações fecundidade/comprimento e fecundidade/peso em várias espécies. Observou-se, também, que existe uma grande variabilidade na fecundidade apresentada por fêmeas da mesma classe de comprimento ou peso (KATRE, 1977; BOND & BUCKUP, 1982; VALENTI, 1984, LOBÃO et al., 1985; 1986).

Dentro do gênero *Macrobrachium* existe uma relação direta entre a fecundidade e o tamanho máximo atingido pela espécie (VALENTI, 1984).

Deve-se destacar que a cópula não é o estímulo necessário para a postura e sim a muda pré-nupcial, pois fêmeas não fecundadas também põem ovos em cerca de 24 horas após a muda. Estes, no entanto, são eliminados dentro de 2 a 3 dias.

INCUBAÇÃO. Após o endurecimento da carapaça da fêmea, o macho não mais participa do processo, podendo inclusive tornar-se agressivo e matá-la.

Durante a incubação a fêmea torna-se pouco ativa permanecendo, geralmente, junto ao fundo. Executa um batimento continuo dos pleópodos responsáveis pela oxigenação dos ovos. Frequentemente limpa a massa de ovos com os primeiros quelípodos retirando qualquer material estranho e ovos mortos.

No início os ovos são muito coloridos (verdes, alaranjados ou avermelhados, conforme a espécie). Ao longo do processo de desenvolvimento embrionário vão tornando-se claros e posteriormente cinza ou marron escuro, o que indica que a eclosão será iminente.

Quando as fêmeas ovadas são mantidas em condições inadequadas ou é fornecida alimentação deficiente, podem comer os ovos, retirando-os das setas ovígeras com os primeiros quelípodos e levando-os diretamente à boca.

ECLOSÃO. A ruptura do ovo é causada pelo aumento da pressão interna devido ao crescimento da larva e movimento dos apêndices. O processo de eclosão leva aproximadamente uma hora. Frequentemente a fêmea vibra os pleópodos para facilitar a dispersão das larvas. Estas nadam ativamente após o nascimento e são, geralmente, planctônicas.

Em algumas espécies de pequeno porte ocorre a eclosão de pós-larvas diretamente, não existindo, portanto, o estágio larval.

Alguns dias após a eclosão a fêmea sofre a muda pós reprodutiva.

Migração

Admite-se que os palemonídeos tenham se originado evolutivamente a partir de ancestrais marinhos que invadiram a água doce. Algumas espécies adaptaram-se totalmente a este ambiente, onde ocorre todo o seu ciclo de vida, enquanto que outros dependem de água salobra para a realização do desenvolvimento larval. Nestas últimas certamente ocorre migração.

A primeira hipótese levantada foi a ocorrência de migração dos adultos (ou apenas das fêmeas ovadas) em direção ao estuário, durante a estação reprodutiva, onde ocorreria a eclosão. Posteriormente, os jovens migrariam rio acima.

Em algumas espécies (como por exemplo *M. rosenbergii*) esse comportamento já foi evidenciado (RAO, 1967; RAMAN, 1967) enquanto que em outras verificou-se que os adultos não se deslocam. A eclosão ocorre em água doce e as larvas são posteriormente arrastadas ao estuário pela correnteza. Este comportamento é coerente com a ocorrência do pico reprodutivo na estação chuvosa, conforme discutiremos a seguir, quando, certamente, é acelerado o fluxo de água nos ambientes lóticos.

HUGHES & RICHARD (1973) trabalhando com *M. acanthurus*, demonstraram que as fêmeas ovadas apresentaram reo-

tactismo negativo, isto é, migram a favor da corrente. A pós a eclosão o sentido do movimento se inverte. Como as larvas suportam vários dias em água doce, não é necessário que a fêmea atinja o estuário para ocorrer a eclosão, servindo o movimento migratório apenas para aumentar as possibilidades das larvas atingirem a salinidade adequada em tempo hábil.

Deve-se salientar que a migração não está associada ao processo de maturação gonadal como ocorre em muitos outros animais. Espécies migradoras mantidas em laboratórios sob condições adequadas reproduzem-se normalmente.

Estação reprodutiva:

Os camarões de água doce podem apresentar reprodução contínua ou periódica. Em regiões temperadas a estação reprodutiva coincide com o verão enquanto que em regiões tropicais está mais relacionada ao aumento da pluviosidade. No Brasil, a maioria das espécies apresenta período reprodutivo longo, podendo se estender através do ano todo. No entanto, sempre existe um curto período de reprodução mais intensa (VALENTI, 1984).

Sabe-se que o amadurecimento das gônadas e a oviposição nestes camarões não são controladas unicamente por mecanismos endógenos, estando relacionados a condições ambientais favoráveis. Isto fica particularmente evidenciado quando espécies que apresentam reprodução sazonal são submetidas a condições controladas de laboratório e desovam o ano todo. Os elementos do meio que mais têm sido associados à reprodução são a temperatura e o fotoperíodo. Não existem, porém, na literatura científica, informações conclusivas referentes à identificação dos fatores exógenos mais importantes para a indução do amadurecimento gonadal e à ação destes sobre o processo de maturação dos camarões do gênero *Macrobrachium*.

Referências Bibliográficas

BOND, G. & BUCKUP, L. 1982 O Ciclo reprodutor de *Macrobrachium borelii* (Nóbili, 1986) e *Macrobrachium potiuna* (Müller, 1880) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) e suas relações com a temperatura. *Revta. bras. Biol.*, Rio de Janeiro, *42*(3): 473-83.

CARVALHO, H. 1980 Morfologia do aparelho reprodutor de *Macrobrachium acanthurus* (WIEGMANN, 1836) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae): Parte I - Masculino. *Ciênc. Cult.*, São Paulo, *32*(7): 941-5.

CARVALHO, H. & PEREIRA, M.C.G. 1981 Descrição dos estádios ovarianos de *Macrobrachium acanthurus* (WIEGMANN, 1836) (Crustacea, Palaemonidae) durante o ciclo reprodutivo. *Ciênc. Cult.*, São Paulo, *30*(10): 1353-9.

HUGHES, D.A. & RICHARD, J.D. 1973 Some current-directed moviments of *M. acanthurus* (WIEGMANN, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under laboratory conditions. *Ecology*, Brooklin, *54*(4): 927-29.

KATRE, S. 1977 The relation between body size and number of eggs in the freshwater prawn, *Macrobrachium lamarrei* (H. Milne Edwards) (Decapoda, Caridae). *Crustaceana*, Leiden, *33*(1): 17-22.

LING, S.W. 1969 The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *FAO fish. Rep.*, *3*(57): 589-606.

LOBÃO, V.L.; VALENTI, W.C.; MELLO, J.T.C. 1985 Fecundidade em *Macrobrachium carcinus* (L.) do Rio Ribeira de Iguape. *Bolm Inst. Pesca*, São Paulo, *12*(3): 1-8.

LOBÃO, V.L.; ROJAS, N.E.T.; VALENTI, W.C. 1986. Fecundidade e Fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda) em laboratório. *Bolm Inst. Pesca*, São Paulo, *13*(2): 15-20.

RAMAN, K. 1967 Observations on the fishery and biology of the giant freshwater prawn *Macrobracium rosenbergii* (de Man). *In:* SYMPOSIUM ON CRUSTACEA, Ernakulan , Jan. 12-15, 1965. Proc. Ernakulan, Marine Biological Association of India. Mandapan Camp. Part 2 p. 649-69.

RAO, R.M. 1967 Studies on the biology of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) of the Hooghly estuary with notes on its fishery. *Proc. Natn. Inst. Sci. India*, Calcutta, *33*(5 e 6): 252-79.

VALENTI, W.C. 1984. Estudo populacional dos camarões de água doce *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) e *Macrobrachium carcinus* (linnaeus, 1758) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Palaemonidae). S. Paulo, Instituto de Biociência. 149 p. (Tese de Mestrado. Deptº de Biologia do Instituto de Biociências da USP).

Anais de Etologia - 5: 203-234, 1987

COMPORTAMENTO ALIMENTAR DOS LAGARTOS: O CASO DOS *TROPIDURUS* DO GRUPO *TORQUATUS* DA SERRA DE CARAJÁS, PARÁ (SAURIA: IGUANIDAE)

ALEXANDRE F.B.ARAÚJO*

Nas matas tropicais e sub-tropicais da América Latina, as comunidades de lagartos (Sauria) são ricas em espécies, porém a densidade das populações é baixa (WILLIAMS, 1983). Isto ocorre porque a predação desses vertebrados deve ser intensa sob o dossel, ou devido aos limites termorregulatórios impostos pela menor quantidade de luz que chega ao sub-bosque e ao chão da floresta. Tanto em clareiras como nas formações abertas vizinhas às áreas de mata, as populações de lagartos são mais densas. Nas áreas abertas é possível que a competição por espaço e alimento limite o tamanho dessas populações e molde as estratégias de uso dos recursos ambientais disponíveis - (SCHOENER, 1977).

A sub-ordem Sauria é representada por animais cuja filogenia, comportamento alimentar e a distribuição especial estão firmemente relacionadas (STAMPS, 1983). Na família Teiidae, por exemplo, não existe o hábito arborícola, todos caçam procurando ativamente suas presas, geralmente, itens sésseis do folhiço ou abrigados em fendas. O alimento é encontrado principalmente através do olfato e os lagartos dessa família geralmente não são territorialistas. Já a família Iguanidae é composta de lagartos que caçam do modo "senta-e-espera": o lagarto permanece imóvel por um tempo em um sítio onde controla a temperatura corpórea e alimenta-se das presas (geralmente artrópodos) que passam por ali. O principal estímulo utilizado para encontrar o alimento é o visual e geralmente os lagartos desta família são territoriais.

* Departamento de Biologia Animal - I.C.B. Universidade de Brasília, 70.910 - Brasília - DF.

Teoricamente, os lagartos das famílias Teiidae e Scincidae, por caçarem procurando ativamente suas presas ("procuradores" - "wild foragers", SCHOENER, 1971), tenderiam a acumular, durante a procura de alimento, um "deficit" energético que teria que ser compensado com uma dieta mais generalista. Ao encontrar uma presa, o gasto de energia durante a procura forçaria o lagarto a ser menos seletivo, aumentando as chances desta presa ser inserida na dieta do predador (MacARTHUR, 1972).

Já os lagartos que caçam do modo "senta-e-espera" não acumulam gastos na procura de alimento, minimizando os gastos de energia permanecendo imóveis durante um longo tempo. Essa estratégia é ótima em ambientes com alta densidade de presas (ANDREWS, 1979), onde o "senta-e-espera" teria uma dieta mais especializada que outro "procurador" similar. (MacARTHUR, 1972). Os lagartos "senta-e-espera", por serem territoriais, tenderiam a se deslocar menos em busca de locais para alimentação que fossem mais produtivos, no caso de empobrecimento do alimento disponível nos seus territórios. Em uma área que apresenta um decréscimo global da oferta de alimento para os lagartos em um determinado período do ano, relacionado com uma seca periódica, por exemplo, as espécies que caçam do modo "senta-e-espera" tenderiam a ser mais sensíveis à baixa disponibilidade geral das presas neste período, quando comparadas às espécies de lagartos" procuradores" de tamanho similar. Para VITT (1983), estes últimos podem manejar melhor os sítios de alimentação, porque utilizam áreas de vida maiores, que englobam uma variedade maior de manchas ambientais de recursos alimentares, e provavelmente levam vantagem na colonização de áreas em que a disponibilidade de recursos alimentares é temporalmente imprevisível.

NAGY *et al.* (1984) estudaram dois lagartos simpátricos da família Lacertidae, no deserto do Kalahari, comparando seus modos de forrageio e custo energético, através do método de água pesada. *Eremias lugubris*, o lagarto "procurador", comia muitos cupins, provavelmente para compensar a perda de água durante o forrageio intensivo.

Já o "senta-e-espera" *Eremias lineoocellata* tinha como base da dieta as formigas. O lagarto "procurador" gastava mais energia durante o forrageio, mas compensava a perda com uma dieta mais rica em calorias, enquanto que o "senta-e-espera" minimizava os gastos de procura e ingeria presas energeticamente mais compensadoras, só que em quantidade menor.

A dieta dos lagartos "senta-e-espera" já foi estudada para espécies de desertos (PIANKA, 1973) e de matas tropicais (JACKSON, 1978; LISTER 1981, SCHEENER, 1968). Alguns estudos comparam as dietas desses lagartos em experimentos de competição (DUNHAM, 1980; PACALA & ROUGHGARDEN, 1985.

Dentre os "senta-e-espera", os iguanídeos são conhecidos como grandes predadores de artrópodos, particularmente formigas (SCHOENER, 1968, 1977; ARAUJO, 1985; ROCHA, 1985; RAND & RAND, 1966; PIANKA, 1975). No entanto, uma variação ontogenética da dieta, com aumento gradual da herbivoria até a idade adulta, foi encontrada em lagartos por SWANSON (1950); WILHOFT (1958), HIRT (1963), CARRY (1966), MINTON (1966) e PIANKA (1971). ROCHA (1985) encontrou alta taxa de herbivoria em *Liolaemus lutzae*, um iguanídeo endêmico do Rio de Janeiro. CRUZ *et al.* (1984) também observaram a ingestão de plantas nos *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Iguanídae) e *Ameiva ameiva* (Teiidae) simpátricos em áreas de restinga no nordeste brasileiro.

Ao ingerir frutos, os lagartos tornam-se dispersores potenciais de semente. Há casos bem investigados por IVERSON (1985). A ingestão de frutos de *Erythroxylum ovalifolium* foi observada para *Ameiva ameiva*, *Chemidophorus ocellifer* (Teiidae) e *Tropidurus torquatus* (Iguanidae), sintópicos na restinga de Barra de Maricá (Estado do Rio de Janeiro). Além das sementes encontradas nos estômagos dos lagartos coletados, várias outras foram observadas junto às trilhas desses lacertílios (ARAUJO, 1985).

A herbivoria, para os lagartos onívoros, é provavelmente um hábito limitado aos períodos de seca e/ou baixa densidade de artrópodos (FUENTIS & DI CASTRI, 1975; JACKSON, 1978), já que as plantas seriam um alimento e-

nergéticamente pouco aproveitável para os lacertílios. As plantas oferecem, porém, grandes quantidades de água e sais. SOKOL (1967) aponta algumas adaptações de espécies de iguanídeos para a herbivoria: 1) modificações anatômicas e das populações microbianas do trato digestivo e 2) capacidade de reconhecer vegetais como alimento. Outras adaptações à herbivoria têm sido recentemente relatadas: dentição (HOTTON, 1955), glândulas nasais secretoras de excesso de sais (SCHIMIDT-NIELSEN *et al*, 1963), e mutualismo com nematóides produtores de celulase (DUBUIS *et al*, 1971; NAGY, 1977; GREENE, 1982).

Os lagartos do gênero *Tropidurus* são iguanídeos comuns às formações abertas brasileiras, distribuindo-se amplamente no Brasil, da Amazônia próxima a Belem (PA), atravessando cerrados e caatingas até as restingas do sudeste brasileiro. O gênero é bastante complicado taxonomicamente e uma revisão das espécies de *Tropidurus* do grupo *torquatus* ocorrentes abaixo do Rio Amazonas foi organizada por RODRIGUES (1984). Seguindo a descrição desse autor o nome *Tropidurus cachimbo* se aplica as populações que vivem na Serra de Carajás, no sul do Pará. Esta espécie é bastante numerosa na "canga", tanto na Serra Norte, como na Serra Sul, dentro da área de Carajás. A "canga" é uma formação vegetal aberta, restrita ao topo das montanhas locais onde aflora o minério de ferro. São ilhas de vegetação semelhante a um cerrado, de solo formado quase que exclusivamente de minério de ferro, com lagoas perenes e temporárias.

Provavelmente, na época seca, a competição por espaço e alimento entre os *Tropidurus* de Carajás é maior. Muitos sítios onde ocorrem boas presas durante a época úmida tornam-se improdutivos na seca. A primeira vista, esses lagartos concentram-se ao redor das lagoas em julho, quando foram feitas as coletas e observações para este estudo. Entre junho e setembro geralmente, ocorre uma estiagem significativa na "canga". Nesta época, muitas lagoas são encontradas secas.

Para conhecer melhor a ecologia desta espécie tão importante para a comunidade da "canga" da Serra de Carajás (PA), num ambiente bastante visado pela mineração na região e portanto ameaçado; e também para buscar padrões que possam ser generalizados para outros grupos de organismos, foram feitas observações diretas sobre o comportamento alimentar, e estudada a abundância relativa das presas potenciais no ambiente e a frequência de predação dessas presas, através da análise de conteúdo estomacal de alguns animais sacrificados.

Para estudar o comportamento alimentar do *Tropidurus* do grupo *torquatus* da Serra de Carajás (PA), foi escolhida uma área junto a uma lagoa permanente próxima ao acampamento N1, da Vale do Rio Doce, na área de mineração da Serra Norte. No local era possível identificar, pelo menos quatro tipos de "canga": áreas com rochas nuas, rochas com gramíneas, rochas com gramíneas e arbustos e rochas cobertas predominantemente por arbustos. Os lagartos concentravam-se principalmente ao redor da lagoa, locomovendo-se sobre as pedras nuas ou sob os arbustos que cresciam nas margens desses lagos. Raramente eram observados nas regiões mais elevadas.

As observações foram realizadas na época seca, de 19 a 23 de julho de 1986. Durante um dia ensolarado, das 8:00 às 17:30 horas, vários lagartos, de diferentes tamanhos, foram seguidos ao redor da lagoa durante períodos de 10 minutos, evitando-se a interferência do pesquisador. Durante essas observações, qualquer deslocamento ou investida sobre uma presa, mesmo sem confirmação de sucesso na captura, era anotado, sendo que os deslocamentos tinham a distância estimada em quatro categorias: até 50 cm, de 51 a 100 cm, de 101 a 200 cm e distancias maiores que 200 cm. Presas comprovadas ingeridas, ou qualquer outra observação que denunciasse a estratégia de caça dos lagartos, territorialidade ou comportamento reprodutivo eram também assinaladas.

Evitou-se acompanhar o mesmo lagarto por períodos contínuos, mas como os lacertílios não foram marcados não há certeza de que isto não ocorreu, para períodos temporalmente mais afetados. Os objetivos das observações de comportamento eram: 1) saber a distância percorrida du-

rante o forrageio, 2) conhecer a estratégia de Captura das presas, 3) verificar se havia preferência por um período determinado do dia para o forrageio e 4) observar encontros agonísticos e verificar, no caso de defesa de território, que tipo de sítio era defendido.

Nos dias seguintes, foram coletados alguns especimes na área de trabalho para análise da dieta. Para a coleta, foi empregada uma cartucheira calibre 40 especialmente municiada com pequenas quantidades de chumbo e de pólvora. Coleta manual, revirando rochas, também foi empregada para os animais menores. Os horários de captura foram registrados, juntamente com observações de comportamento e habitat. Os especimes coletados foram fixados imediatamente com formol 4%, e etiquetados e posteriormente conservados em álcool. Foram medidos os comprimentos rostro-anais (CRA) e os comprimentos das mandíbulas (CPM), medidas largamente utilizadas em estudos herpetológicos.

Os estômagos dos lagartos coletados foram abertos e o conteúdo analisado com auxílio de um estereomicroscópio. Os itens alimentares foram medidos espalhando se em uma placa de Petri sobre uma folha de papel milimetrado. A proporção volumétrica do material vegetal encontrado nos estômagos foi estimada. O volume dos artrópodos encontrados foi obtido considerando cada presa um cilindro perfeito e tomando o comprimento (altura do cilindro) e a maior largura (diâmetro da base).

Amostras dos artrópodos existentes na área de estudo foram obtidas com raspagens da vegetação feitas com puçá de pano (raspagem herbácea). Durante o horário de alimentação dos lagartos foram tomadas 8 amostras de 40 movimentos de puçá cada uma. Para estimar a proporção das diferentes categorias de presas (artrópodos) na área, os artrópodos coletados com o puçá de pano foram contados, medidos (comprimento e largura) seguindo o método descrito no parágrafo anterior, e conservados em frascos com álcool 70% para futuras comparações com os itens da dieta dos lagartos, que também foram estocados desta maneira.

A proporção de cada tipo de item encontrado na dieta foi comparada com a encontrada para as amostras de artrópodos recolhidas do ambiente. Procurou-se verificar preferências por itens mais raros ou de maior tamanho. O índice de similaridade "PS", indicado por FEINSINGER *et al.* (1981), foi utilizado para comparar a disponibilidade de artrópodos no ambiente com a dieta de artrópodos dos lagartos estudados. Este índice varia de 0 a 1. Valores próximos de 1 significam utilização dos recursos alimentares segundo a abundância e valores próximos de 0 significam a especialização em alguns itens alimentares.

Índice de Similaridade "PS" (FEINSINGER *et al*, 1981).

$$PS = 1 - 0{,}5\ \Sigma_i/pi - qi/,$$

onde: pi = proporção de recursos do tipo i utilizados pela espécie.
qi = proporção de recursos do tipo i presentes no ambiente.

As informações foram organizadas e testadas com auxílio do programa pacote estatítico "MICROSTAT", para os computadores ITAUTEC, sendo que as provas estatisticas utilizadas foram as sugeridas por SOKAL & ROHLF (1981).

Os *Tropidurus* de Carajás são de porte médio, de coloração fortemente melânica e possuem uma ampla bolsa de ácaros em cada lado do pescoço. Sobre as rochas da "canga", são bastante crípticos e foram observados em sintonia, durante o mês de julho de 1986, com *Ameiva ameiva*, *Tupinambis teguixim* (Teiidae), e *Anolis chrysolepis* (Iguanidae), todos numericamente inferiores à população de *T. nigrogular*.

A Tabela 1 apresenta o comprimento rostro-anal, o comprimento da mandíbula e o sexo dos 42 lagartos do gênero *Tropidurus* coletados na Serra de Carajás. Onze desses lacertílios foram capturados no dia 8 de julho de 1986, quando foram experimentados os métodos aplicados

neste trabalho (grupo A). Os outros foram coletados no período de 20 a 23 de julho de 1986. (grupo B). O comprimento rostro-anal médio dos machos é 6,67 cm, com variância (S^2) de 0,86. O comprimento médio das mandíbulas dos machos é 1,89 cm (S^2 = 0,06). As fêmeas dos lagartos apresentaram um valor médio de comprimento rostro - anal menor (5,69 cm; S^2 = 0,57) e também um valor médio menor para o comprimento da mandíbula (1,60 cm; S^2 = 0,05).

O comportamento alimentar dos lacertílios estudados em períodos de 10 minutos está representado nos gráficos da Figura 1. Em média, os lagartos percorrem distâncias maiores entre 9:31 a 14:00 horas. A maior distância média percorrida por intervalo (11,5 m) foi calculada para os lagartos observados entre 11:01 e 12:30 horas. A frequência de investidas sobre presas também teve maior pico neste período, apresentando o número médio de 4,17 investidas/10 min de observação.

A Figura 2 apresenta outras informações sobre o comportamento alimentar dos lagartos. A média do número de deslocamentos, por intervalo, alcançou maior valor (29) no intervalo 11-12 (11:00 às 12:00 horas). Nos períodos 9-10 e 14-15, o número de deslocamentos foi bem menor. O período de menor gasto energético na coleta de alimento corresponde ao intervalo "3" (11:00 às 12:30), quando a razão "nº de investidas em presas/nº de deslocamentos" alcança o maior valor.

Os lagartos observados na margem da lagoa deslocavam-se mais frequentemente sobre as rochas de minério de ferro e as utilizavam como sítio de espera de presas e termorregulação. Capturavam o alimento tanto sobre as rochas como também nas manchas de gramíneas ao redor, retornando ao sítio de espera em 17 das 74 investidas sobre presas observadas dos 38 lagartos seguidos no campo. Os deslocamentos eram segmentares: rápidas corridas com períodos curtos (frações de segundo) de imobilidade.

Nas horas mais quentes do dia por várias vezes estavam com a cauda estendida para cima, apoiados apenas sobre os dedos esticados das patas, evitando o contato com o substrato quante (Figura 3). Permaneciam sobre as

TABELA 1: Comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da mandíbula (CPM) e Sexo dos lagartos *Tropidurus* do grupo *torquatus* coletados em Carajás (Pará). Os dados biométricos foram tomados em centímetros. Jovens (jv) e adultos (ad) estão assinalados na tabela, assim como a presença de helmintos (H) e plantas (V) nos respectivos estômagos analisados, e aqueles com estômagos destroçados (si).

A	sexo	CRA	CPM	
1 ad	♂	7.53	2.24	
2 jv	♀	5.87	1.65	
3 jv	♂	5.88	1.56	
4 jv	♀	5.28	1.54	
5 jv	♂	6.86	1.55	
6 jv	♀	5.55	1.63	
7 jv	♀	6.19	1,56	
8 ad	♂	6.56	1.83	
9 jv	♂	5.07	1.50	
10 ad	♂	8.12	2.22	
11 ad	♀	7.24	1.93	

B	sexo	CRA	CPM	
1 ad	♀	6.17	1.80	HV
2 ad	♂	8.13	2.20	HV
3 ad	♂	6.76	1.91	
4 ad	♂	6.68	1.93	H
5 ad	♀	6.64	1.75	
6 jv	♂	5.78	1.66	
7 jv	♀	5.28	1.12	HV
8 ad	♂	8.02	2.34	
9 ad	♂	8.72	2.50	si
10 jv	♀	5.92	1.63	si
11 jv	♀	5.95	1.63	HV
12 jv	♀	4.93	1.44	si
13 ad	♂	6.41	1.84	
14 ad	♂	6.46	1.78	V
15 ad	o	**	**	si
16 ad	♀	5.85	1.71	HV
17 ad	♂	6.31	1.76	HV
18 ad	♂	6.92	1.88	V
19 jv	♀	3.84	1.23	
20 ad	♂	7.34	2.01	HV
21 jv	♀	4.96	1.47	
22 ad	♂	5.43	1.79	V
23 ad	♂	6.14	1.87	HV
24 ad	♀	6.40	2.04	HV
25 ad	♂	6.97	1.88	
26 ad	♂	5.87	1.73	V
27 ad	♂	6.38	1.88	V
28 ad	♀	5.82	1.71	si
29 jv	♂	5.61	1.64	
30 jv	♀	5.49	1.58	HV
31 ad	♂	6.18	1.88	HV
32 jv	♀	5.15	1.46	

n= 43 lagartos; 24 ♂♂, 18 ♀♀, 1 especime destruido na coleta (**).

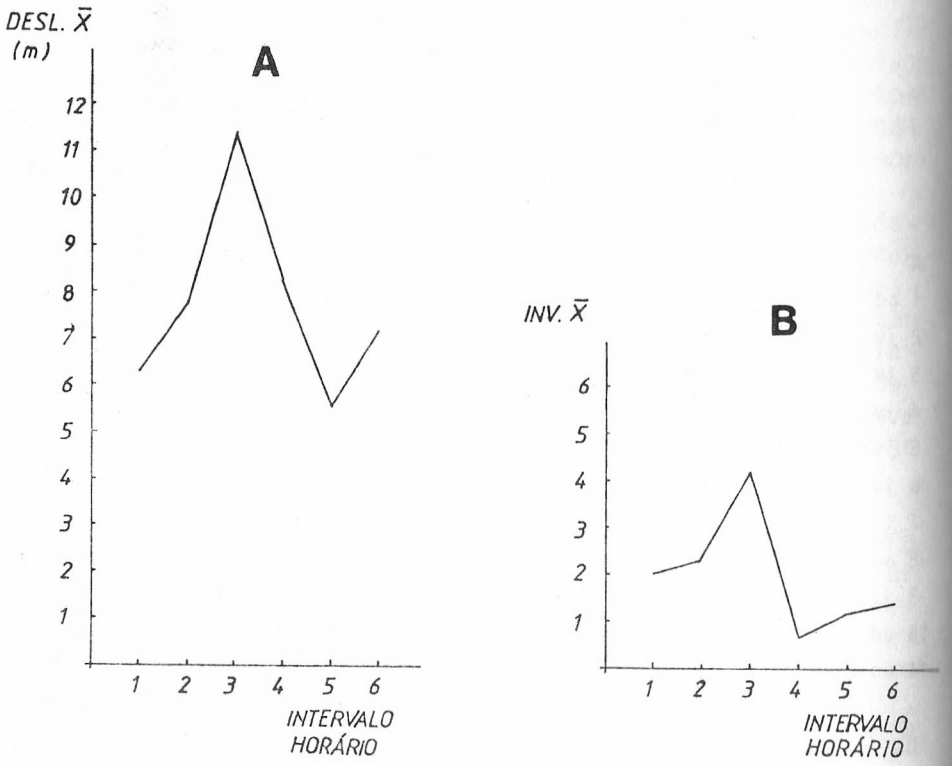


FIGURA 1. Observações do comportamento alimentar do *Tropidurus* do grupo *torquatus* da Serra de Carajás, Pará. O gráfico "A" mostra a distância média dos deslocamentos, em períodos de 10 min, medida em metros, para cada intervalo horário. O gráfico "B" apresenta o número médio de investidas em presas, para cada intervalo horário.
Abreviações:

1 - 8:00 às 9:30 hs	4 - 12:31 às 14:00 hs
2 - 9:31 às 11:00 hs	5 - 14:01 às 15:30 hs
3 - 11:01 às 12:30 hs	6 - 15:31 às 17:05 hs

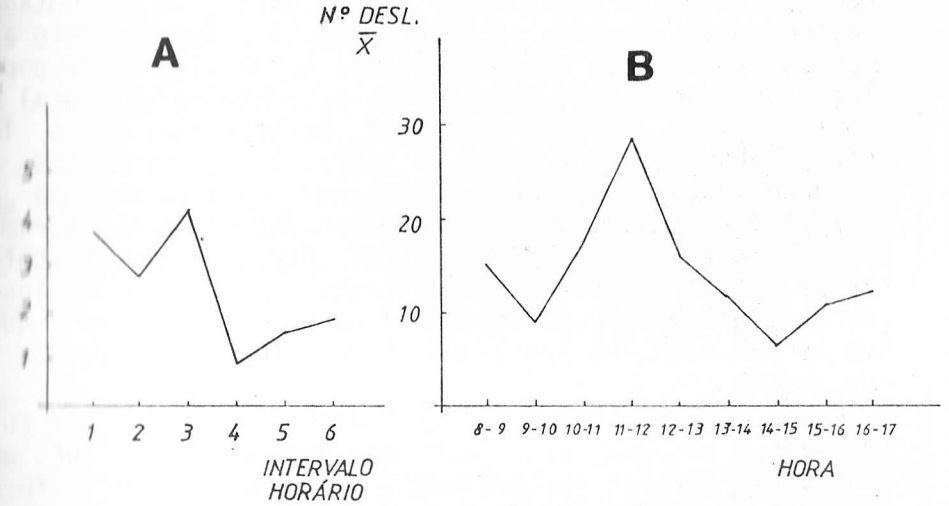


FIGURA 2 - Observações do comportamento alimentar do *Tropidurus* do grupo *torquatus* de Serra de Carajás, Pará. O gráfico "A" apresenta a razão "nº de investidas em presas / nº de deslocamentos", em valores médios para cada intervalo horário.
Abreviações:

1 - 8:00 às 9:30 hs	4 - 12:31 às 14:00 hs
2 - 9:31 às 11:00 hs	5 - 14:01 às 15:30 hs
3 - 11:01 às 12:30 hs	6 - 15:31 às 17:05 hs

rochas a maior parte do tempo, mesmo com áreas termicamente mais amenas ao redor (manchas de gramíneas). A coloração escura das rochas aumenta a capacidade do substrato de absorver calor, selecionando nos *Tropidurus* uma camuflagem bastante eficiente.

Encontros agonísticos de defesa de territórios entre os lagartos do sexo masculino, reconhecidos pela coloração fortemente melânica da região gular, foram anotados quatro vezes, durante as observações de comportamento alimentar. Pedaços do corpo e escamas de um lagarto da população estudada foram encontrados no conteúdo estomacal de um *Tropidurus* do sexo masculino. Os territórios dos lagartos observados na beira da lagoa estavam restritos ao alcance visual do defensor. Invasões da área de vida de três lagartos do sexo masculino por outros machos foram anotados durante as observações de comportamento alimentar. Estes sítios defendidos modificavam-se em função do local de empoleiramente. As agressões verificadas ocorreram quando os lagartos estavam a uma distância de 2 a 4 metros um do outro.

Dos 43 lagartos coletados, 38 puderam ser submetidos a uma análise do conteúdo estomacal. Das 1063 presas identificadas nos estômagos dos lagartos, 911 foram medidas em comprimento e volume. Do total, 14% eram itens alimentares muito digeridos. A Tabela 2 mostra as categorias taxonômicas de presas encontradas nos estômagos e nas amostras de raspagem herbácea. Os artrópodos numericamente mais utilizados como itens alimentares pelos lagartos são também os numericamente mais frequentes no ambiente - formigas. Estas foram também os itens mais importantes em volume, tanto nos estômagos analisados como nas amostras de raspagem herbácea, o que mostra que o *Tropidurus* de Carajás escolhe as presas de maior densidade.

A Figura 4 apresenta os artrópodos amostrados pelo método de raspagem herbácea e os contidos nos estômagos analisados (n = 38 lagartos), classificados em categorias de tamanho (comprimento) e tipos de presas. Formigas foram separadas de outros insetos energeticamente mais importantes (de maios volume) baratas, gafanhotos, grilos , vespas, percevejos, cigarrinhas, besouros e bichos-pau. A

FIGURA 3 - *Tropidurus* do grupo *torquatus* evitando tocar com o corpo (ventre e cauda) a rocha quente da "canga", às 13:00 hs., Serra dos Carajás, Pará.

TABELA 2 - Tipos de presas, suas frequências nos estômagos dos *Tropidurus* de Carajás e em raspagens herbáceas realizadas na área de coleta desses lagartos.

	RH(Fr)	RH(vol.)	ES(Fr)	ES(vol.)
hemípteros	.01	.01	.04	.03
homópteros	.07	.08	*	.01
himenópteros alados	.01	.01	.02	.23
formigas	.69	.40	.72	.24
aranhas	.10	.14	.03	.10
besouros adultos	.02	.02	,02	.12
baratas	.01	.02	*	.02
larvas de lepidópteros	.01	*	.04	.07
cupins	.02	.01	.03	.02
larvas de coleopteros	.01	*	.01	.02
ortópteros	.01	.07	.02	.10
bicho-pau	.01	.21	*	.01
dipteros	.01	*	*	.01
lepidópteros adultos	.01	.01	*	*
artrópodos raros	.01	.01	.03	.02

Raspagens Herbáceas (RH): nº de itens coletados = 885
volume total dos itens (mm^3) =5826.91

Conteúdo Estomacal (ES): nº de itens amostrados = 1063 (911 medidos)
volume total dos itens medidos (mm^3) = 11817.21

* = valores menores que 0.1, considerados desprezáveis.

ranhas e centopéias ganharam uma categoria particular, assim como as larvas de insetos. A coluna 1 apresenta gráficos que mostram que os itens mais utilizados pelos lagartos são aqueles mais comuns, medindo de 3 a 4 mm. Formigas são os itens mais numerosos nas amostras do ambiente e dos estômagos analisados, como mostram os gráficos da coluna 2. Na coluna 3, as larvas dos insetos foram itens importantes em volume na dieta dos lagartos estudados, sendo porém pouco importantes em volume, no ambiente. Apesar das formigas serem numerosas nas amostras, são

volumetricamente menos importantes que outros insetos mais raros.

Plantas representaram 18% do volume total do conteúdo estomacal analisado. Dos 27 estômagos que foram submetidos à análise da matéria vegetal contida, 11 não apresentaram plantas no interior. Dos lagartos que comeram plantas, 26% apresentaram mais da metade do conteúdo estomacal tomado por matéria vegetal. A planta mais ingerida foi *Ipomoea carajasensis* (*Convolvulaceae*).

Foi utilizado o teste de Fisher (SOKAL & ROHLE , 1981) para testar a independência de dois fatores: presença de plantas no estômago e tamanho dos lagartos. Para aplicar o teste, os lagartos do grupo B foram divididos em duas categorias de tamanho bem distintas; imaturos, com CPM até 1,7 cm e adultos, com CPM maior que 1,7 cm. Essas categorias foram estabelecidas baseadas na coloração e entumescimento das gônadas e na distribuição de tamanhos das mandíbulas (CPM) na amostra de lagartos coletada. A hipótese de independência foi aceita ao nível de 5% (P =.1165) para os dados analisados, não existe uma associação entre o tamanho maior (idade adulta) dos lagartos e a ingestão de plantas.

O mesmo teste estatístico (X^2) também foi utilizado para verificar se existe associação entre a presença de helmintos no estômago dos lagartos e a idade dos mesmos. A hipótese de independência foi aceita ao nível de 5% (P = 2976). Testando a independência de dois fatores - presença de plantas no estômago e presença de helmintos, foi rejeitada esta hipótese ao nível de 5% (P = ,0028); existe uma forte associação entre a ocorrência de helmintos nos estômagos e a ingestão de plantas pelos lagartos.

A Figura 5 mostra a distribuição dos pontos que relacionam o volume médio das 5 maiores presas (excluindo plantas) com o comprimento da mandíbula, calculados para cada lagarto coletado. Nota-se uma tendência para o aumento suave do volume médio das presas em função do aumento do tamanho dos lacertílios. A figura apresenta uma maior variância na distribuição de pontos na faixa de

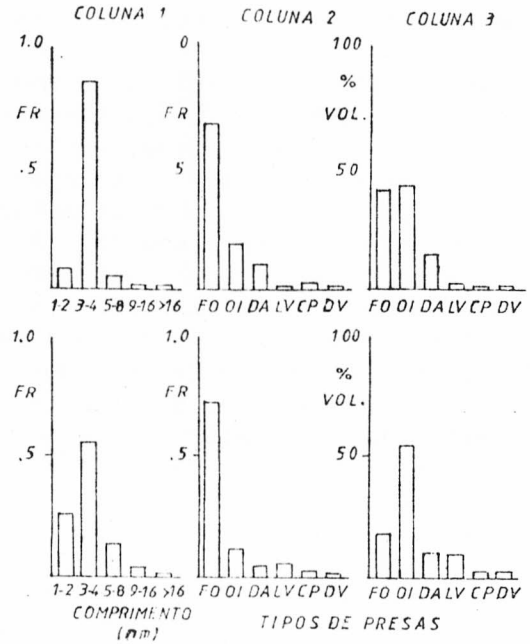


FIGURA 4 - Frequência relativa (Fr) dos artrópodos da dieta de *Tropidurus* do grupo *Torquatus* de Carajás (Pará), encontrados nas raspagens herbáceas e conteúdo dos estômagos analisados. Na coluna 1, os dois gráficos representam as porções de presas classificadas em categorias de tamanho (comprimento). Na coluna 2, as presas foram classificadas em categorias taxonômicas, segundo o quadro abaixo. Na coluna e, os volumes dos itens foram medidos e a proporção do volume total de cada categoria taxonômica foi registrado nos gráficos.

FO - formigas; OI - outros insetos (adultos); DA - artrópodos, não insetos; LV - larvas de insetos (coleópteros e lepidópteros) ; CP - Isoptera (cupins); DV - itens raros (pedaços de ovos, colembolas, etc)

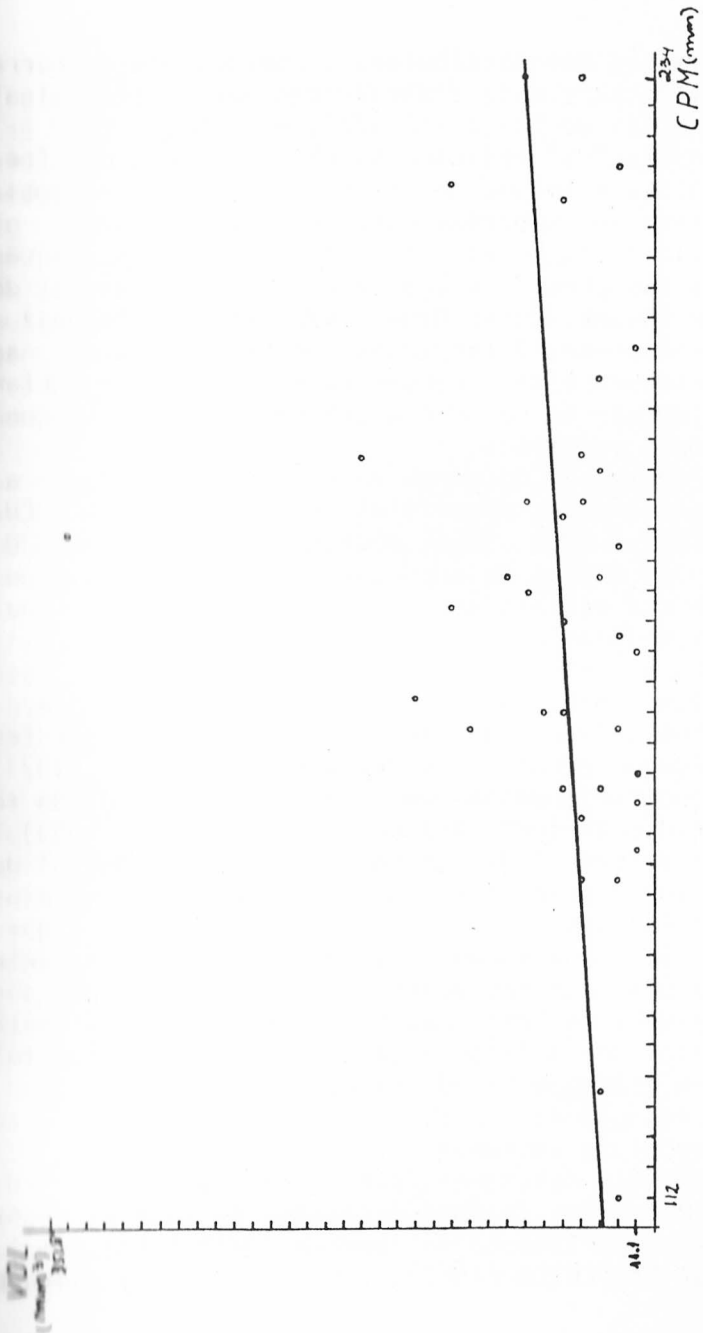


FIGURA 5 - Comprimentos das mandíbulas (cm) dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* coletados em Carajás (Pará), no mês de Julho de 1986, e a relação com o volume médio (mm^3) das 5 maiores presas encontradas nos estômagos analisados desses lagartos.

maior comprimento das mandíbulas. O coeficiente de correlação calculado para esta distribuição não mostrou significância ao nível de 5% (r = 0,1721; n = 38).

O índice "PS" aplicado às distribuições de frequência relativa e volume dos itens alimentares no ambiente e na dieta dos lagartos estudados apresentaram os seguintes valores: 0,84 para as distribuições de frequência relativa das presas, e 0,51 para as distribuições de proporção de volume. Esses dados reforçam as interposições já apresentadas. O *Tropidurus* de Carajás toma as presas numericamente mais comuns no ambiente, com uma tendência a alimentar-se de outros artrópodos menos frequentes, porém mais volumosos.

Os *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Iguanidae) apresentam, geralmente, dimorfismo sexual acentuado (CUNHA, 1961; RAND & RAND, 1966, RODRIGUES, 1984; ARAUJO, 1985), sendo os machos maiores que as fêmeas. Para a população da Serra de Carajás, apesar da maturidade sexual dos lagartos medidos não ter sido confirmada, o dimorfismo de tamanho encontrado entre as amostras dos dois sexos pode estar refletindo uma forte seleção sexual favorecendo machos maiores, que sejam capazes de defender territórios ricos em recursos alimentadres (STAMPS, 1977) ou que sobreponham o maior número de áreas de vida de fêmeas ("superterritórios", VERNER, 1977 e STAMPS, 1983).

Esta diferença de tamanho favorece a redução da competição intra-específica por alimento entre os sexos (SCHOENER, 1967). Os encontros agonísticos entre lagartos do sexo masculino foram registrados 4 vezes durante as observações de comportamento alimentar, o que não significa que fêmeas não defendam territórios na área estudada. Vestígios de um lagarto da população estudada foi encontrado no estômago de um dos machos coletados, apontando a importância do canibalismo como mais um fator redutor da competição intraespecífica.

Movimentos da cabeça, com orientação perpendicular à linha do corpo, foram registrados durante as observações. Esse comportamento foi também identificado em iguanídeos por CARPENTER (1977), como um "display" ligado

à sinalização do território. Certamente as relações sociais, particularmente as teritoriais, dentro da população de *Tropidurus* da Serra de Carajás, são bem mais complexas, envolvendo todas as faixas etárias de ambos os sexos.

RAND & RAND (1966) estudaram, entre outras características da ecologia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* de Belém (Pará), a área utilizada por um macho durante quatro semanas. A área de vida tinha a forma de um polígono de 195m², mas o animal concentrava-se apenas numa fração desta, na maior parte do tempo. Movia-se frequentemente de um sítio de empoleiramento para o outro, em 63% do seu período de atividade. Encontros agonísticos , entre o indivíduo estudado e outros lagartos do mesmo sexo foram verificados pelos autores, sendo que no último dia de observação, outro macho ocupou o território do primeiro. A área de vida do macho estudado compreendia a área de vida de três fêmeas. A área defensável entendida como "território" acompanhava o lagarto, durante suas atividades.

Em Carajás, a maior distância percorrida pelos *Tropidurus* do grupo *torquatus* foi 11,5m em 10 minutos de observação. Considerando esta distância como o raio de uma área de vida circular, pode-se estimar em 72 m² a área de vida do lagarto estudado, um valor que não deve estar muito distante da área de vida média dos machos da população. As estimativas de deslocamento dos lagartos observados na beira do lago mostram que estes movimentam - se bastante ao longo do dia. Baseado nas observações feitas por RAND & RAND (1966), é possível que as áreas de vida dos lagartos estudados em Carajás variem em tamanho e posição ao longo da vida do animal.

A estratégia de caça dos lagartos estudados na Serra de Carajás é a "senta-e-espera" ("sit - and - wait strategy", SCHOENER, 1971). O *Tropidurus* de Carajás no entanto, não é um "senta-e-espera" típico, como o iguanídeo *Coryotophanes cristatus* estudado por ANDREWS (1979). Este último alimenta-se de artrópodos grandes e permanece por um maior tempo imóvel em um sítio de empoleiramen

to (usado para termorregulação e alimentação), mesmo quando na presença do observador - que simula um predador. A pressão de predação dentro da floresta tropical da América Central, onde vive este iguanídeo, deve ser o fator principal a moldar o comportamento de espera. Esta estratégia de caça, evoluida em um ambiente com uma densidade de presas grandes, aumenta a capacidade de minimizar os gastos de energia durante a atividade diária, reduzindo bastante a possibilidade de encontro com predadores. Entretanto, requer uma avaliação constante da disponibilidade de presas no sítio de empoleiramento, dependendo da capacidade do lagarto de ficar períodos longos sem comer.

Para facilitar a compreensão do comportamento alimentar do *Tropidurus* de Carajás, o espaço para o forrageio pode ser dividido da seguinte forma: o animal forrageia a partir de um ponto central, ou seja, partindo de um abrigo noturno. Saindo do abrigo, o lagarto desloca-se para os sítios de espera - também chamados de sítios de empoleiramento. Os sítios de espera são locais mais elevados da área de vida do animal, geralmente expostos ao sol. Destes sítios de espera, os lagartos, imóveis, patrulham a área ao redor em busca das presas - os sítios de alimentação. Atraídos pela movimentação nestes sítios, o lagarto desloca-se rápidamente e captura as presas, tudo isso em questão de segundos. Nos sítios de empoleiramento muitas vezes são tomadas as presas que passam junto ao animal, porém foram observadas formigas comuns na dieta dos largatos estudados deslocando-se sobre eles sem serem molestadas.

O horário de alimentação dos *Tropidurus* da Serra de Carajás restringiu-se às horas mais quentes da manhã, diminuindo à tarde. Não houve uma redução total da atividade de forrageamento dos lagartos, de um modo geral, durante o período de estudo. Provavelmente este não deve ser o padrão observado em dias demasiado quentes ou quando os artrópodos concentram suas atividades apenas em um período curto do dia.

A preferência por formigas sugere que este lagarto é um predador dependente de densidade. Tomaria suas presas em função da abundância destas, oportunisticamente. Este comportamento pode ser um mecanismo eficiente na regulação dos números populacionais dos artrópodos, permitindo a ocorrência de um número maior de espécies de presas no ambiente ao reduzir o efeito da competição entre elas (MacARTHUR, 1972).

Para MacARTHUR (1972), animais que caçam do modo "senta-e-espera" tenderiam a ter a dieta mais especializada que aqueles que procuram ativamente suas presas. A dieta do *T.* do grupo *torquatus* de Carajás (*T. cachimbo*) não aponta nenhuma preferência por uma especie de presa ou grupo de presas, a não ser formigas, o tipo de item alimentar mais abundante na região. Outros itens maiores são ingeridos também, não havendo preferência por nenhuma espécie ou grupo de espécies correlatas.

Não parece possível interpretar a escolha de formigas baseado apenas na Teoria da Dieta Otima (MacARTHUR & PIANKA, 1966; SCHOENER, 1971), sem conhecer o real custo da inclusão dos itens observados na dieta e julgar a escolha feita pelo predador norteada apenas no volume de cada item ingerido (maior volume-maior conteúdo calórico).

No entanto, a ingestão de formigas, o principal item de origem animal da dieta, pode estar apenas refletindo uma estratégia mais flexível na escolha das presas, escolha esta feita em função da densidade dos itens alimentares (KREBS, 1978) e mobilidade desses itens (não teor energético simplesmente). Os lagartos estudados em Carajás e em outras localidades (restingas, áreas urbanas), localizam suas presas baseados principalmente em estímulos visuais (STAMPS, 1977), sendo portanto o colorido, a mobilidade da presa, agressividade e gosto, fatores importantes na escolha. Um item bastante rico em calorias pode deixar de ser predado devido ao gosto (substâncias de defesa, como alcalóides e outras), à extrema rapidez e agressividade (tempo de perseguição e manipulação muito grande) ou dificuldade na visualização pelo predador. Formigas são itens com um bom teor hídrico, neces-

sário em um ambiente seco, e muito numerosas, com endereço fixo. São muitos os fatores que podem portanto, fazer das formigas a presa preferencial para esses lagartos.

Phrynosoma cornutum é um iguanídeo, muito semelhante em tamanho ao lagarto estudado e se alimenta de formigas. É um caçador "senta-e-espera" das formações de moitas esparsas e areais do Novo México (EUA). WHITFORD & BRYANT (1979) mostraram que este lagarto não "otimiza " sua dieta em apenas um dia. Desenvolveu uma estratégia de economia de forrageamento que é otimizada em uma semana, ou talvez um mês ou mais. As reservas de energia, nos corpos de gordura, aliadas ao comportamento típico de um minimizador de tempo (SCHOENER, 1971), poderiam facilitar esta estratégia. Provavelmente evoluiu com suas principais presas, que também desenvolveram estratégias eficientes para reduzir a predação até a extinção do formigueiro. As formigas, sob predação, permanecem imóveis por um tempo na coluna, tomando uma postura que dificulta a visualização dessas pelo lagarto. Bloqueio do recrutamento também ocorre quando diminui o número de operárias que retornam ao formigueiro. O lagarto, frente a essas estratégias de escape do predador evoluidas nas formigas, muda constantemente de sítio de alimentação durante o forrageio, mas comporta-se como um "senta-e-espera" no sítio de alimentação.

MUNGER (1984) mostrou que *Phrynosoma cornutum* altera seu sítio de forrageamento quando a taxa de ingestão de alimento desce abaixo da previsibilidade de encontrar boas presas noutro lugar. O comportamento da captura de presas é muito similar ao do *Tropidurus* do grupo *torquatus*. As posturas, movimentos e a escolha de presas móveis são características semelhantes entre essas espécies. É possível que a mudança constante de sítios de espera, aliada ao oportunismo na escolha de presas, sejam uma resposta à diminuição da oferta de artrópodos nesses sítios. A oferta de presas, provavelmente menor no inverno, deve moldar áreas de vida menores entre junho e agosto (hipótese de comprensão de habitat - MacARTHUR

& WILSON, 1967; MacARTHUR, 1972), provavelmente porque esses predadores concentram-se nas manchas de recursos mais produtivas do ambiente.

ORTIS & RIVEROS (1976) estudaram a dieta de 129 lagartos da espécie *Liolaemus nigromaculatus kuhlmanii* (Iguanidae) coletados nas dunas de Con-Con, localizadas, na desembocadura do Rio Aconcágua (Chile), Verificaram que os lagartos estudados alimentaram-se preferencialmente de Homoptera, Hymenoptera e adultos e larvas de Coleoptera. Na época seca ampliaram a dieta ingerindo frutos e folhas de plantas carnosas. Os autores atribuiram, esse comportamento a menor densidade de artrópodos no ambiente nesta época. Encontraram também uma forte relação entre o tamanho dos lagartos e o comprimento de suas presas.

ROCHA (1985), estudando a dieta do *Liolaemus lutzae*, endêmico das restingas do Rio de Janeiro e que ocorre em maior densidade na vegetação de praia, próxima à arrebentação, conclui que este iguanídeo consome muitas formigas. Na época seca porem, ingere muitos itens de origem vegetal, principalmente folhas carnosas. Entre outros vegetais comsumidos, alimenta-se de folhas e flores de *Ipomoea litorallis*. O consumo de plantas, maior na época seca, aumento com a idade do lagarto, havendo portanto variação ontogenética da dieta, como nos *Liolaemus nigromaculatus* das dunas de Con-Con (Chile). A ingestão de *I, litorallis* sugere um padrão, observado *Tropidurus* da Serra de Carajás, cujos estômagos continham pedaços de folhas de *Ipomoea carajasensis*, planta comum na borda da lagoa onde foram coletados os especimes para a análise.

A presença de helmintos associada à presença de plantas nos estômagos dos lagartos sugerem que estes helmintos podem ter um papel importante na digestão da celulose. A interação mutualistica helmintos-lagartos provavelmente aumenta com o crescimento do lacertílio, apesar de não ter sido provada esta hipótese com os dados obtidos. Outros casos de variação ontogenética da dieta, com maior ingestão de alimento de origem vegetal entre os la

gartos adultos foram anteriormente citados. Uma coleta mais numerosa, visando também indivíduos jovens, poderia modificar a interpretação dada.

Os *Tropidurus* do grupo *torquatus* são lagartos típicos de formações abertas, com uma época seca bem definida. Ocorrem nos cerrados, caatingas (VANZOLINI, 1972), em formações rupestres, restingas e áreas peri-urbanas. Muitas espécies deste grupo são simpátricas e algumas são sintópicas, com a ecologia aparentemente semelhante - (RODRIGUES, 1984). Também ocorrem em sintopia com outros iguanídeos, segregando habitat com essas espécies (ARAUJO, 1985) e com teiídeos *Ameiva ameiva, Cnemidophorus ocellifer* e *Tupinambis teguirim* (CRUZ *et al*, 1984; ARAUJO, 1985), por vezes formando guildas diversificadas e populosas.

A coexistência dos *Tropidurus* do grupo *torquatus*, com os teiídeos com grande sobreposição de habitat deve-se provavelmente às diferenças de dietas determinadas pelas estratégias de forrageio empregadas pelos lagartos ("senta-e-espera" X "procurador"). CRUZ *et al.* (1984) verificaram que o *Tropidurus* do grupo *torquatus* comum no litoral nordestino - *T. hispidus* - ingere maior quantidade de matéria vegetal que o *Ameiva ameiva*, simpátrico ao primeiro nas restingas por eles estudadas. Provavelmente, *A. ameiva* pode procurar manchas de artrópodos - mais produtivas, enquanto que os *Tropidurus* do grupo *Torquatus* restringem-se mais aos seus territórios, utilizando os recursos que ali estão, inclusive as plantas.

Já o *Tropidurus* do grupo *torquatus* do litoral do Rio de Janeiro - *T. torquatus* - é um lagarto simpátrico ao iguanídeo *Liolaemus lutzae* na restinga de Barra de Maricá (RJ) e nesta restinga ingere plantas, porém as formigas são os itens mais importantes da sua dieta (ARAUJO, 1985). O tamanho dos artrópodos ingeridos, em média, é o mesmo que foi encontrado para a população estudada em Carajás. Sendo o teor energético e a digestibilidade de plantas pelos lacertílios ainda objetos de discussão, existem evidências da ingestão de plantas na época seca, o que sugere ser este tipo de alimento um importante suprimento de água e calorias, na falta de artrópodos.

As observações de campo e análise do conteúdo estomacal dos lagartos de Carajás, embora restritas a um período de tempo pequeno (cerca de uma semana), mostraram que a dieta dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* desta área é onívora. A ingestão de plantas no período seco pode ter resultado de uma menor abundância de artrópodos. SCHOENER & JANZEN (1968), analisando amostras de artrópodos obtidas por raspagem herbácea na Costa Rica e em Massachusetts, notaram que em áreas mais secas em geral, os artrópodos são maiores que em áreas uniformemente mais úmidas. JANZEN (1973) amostrou artrópodos com raspagens herbáceas em florestas primárias e secundárias da Costa Rica e em vegetação secundária de ilhas do Caribe. Quando diminuia a umidade do ar, os artrópodos concentravam-se nas áreas mais úmidas dessas regiões secas, desaparecendo das áreas muito secas.

JANZEN (1973) verificou que nas ilhas do Caribe, tanto na época seca como na úmida, o número de insetos e a diversidade eram menores que no continente. Parte dos grandes lagartos dessas ilhas eram vegetarianos, enquanto que, no continente, eram insetívoros. Atribuiu a esta diferença na dieta a pobreza de artrópodos das ilhas. Nestas, os lagartos necessitavam de maior tempo de exposição ao sol, devido a dieta vegetariana, expondo-se também aos predadores, mas estes eram em número reduzido nas ilhas.

Fazendo uma comparação entre a "Canga" de Carajás - ilhas de vegetação seca rodeada por mata tropical úmida - e aquelas estudadas por SCHOENER & JANSEN (1968) e JANZEN (1973), provavelmente a maior concentração dos lagartos na beira dos lagos deve-se a maior abundância de artrópodos nas áreas úmidas da "canga". Apesar de ocorrerem insetos de tamanho muitas vezes até maior que os lagartos (bicho-pau - Phasmidae), estes são raros nas amostras de raspagem herbácea. A redução dos sítios de forrageamento em épocas de menor abundância de alimento está prevista na Teoria da Dieta Ótima (MacARTHUR & PIANKA, 1966). A baixa frequência de artrópodos no ambiente é compensada pela expansão da dieta, com a inclusão de plan-

tas, levando a uma maior concentração dos lagartos na beira das lagoas da "canga". É possível que na época úmida, os *Tropidurus* da Serra de Carajás ocupem outras manchas ambientais improdutivas na época seca, reduzindo na estação das chuvas (estação mais úmida) a ingestão de plantas.

RAND & RAND (1966) observaram a ingestão de formigas e libélulas por indivíduos de *Tropidurus* do grupo *torquatus* de Belém, no Pará. Também acompanharam a ingestão acidental de um fruto alado em movimento. Fezes coletadas na área de estudo apresentaram vestígios de formigas, cupins e outros artrópodos, além de material de origem vegetal. Os autores admitiram que a ingestão de plantas seria um fenômeno acidental, por não terem observado a ingestão de plantas em maior frequência. Os *Tropidurus* do grupo *torquatus* de Carajás não foram observados ingerindo vegetais na "canga", mas o volume de plantas em alguns estômagos analisados, por ser bem grande em relação ao volume de artrópodos ingeridos, sugere que a utilização de plantas como alimento não é acidental, mesmo porque uma espécie de planta, *Ipomoea carajasensis*, foi bastante frequente na dieta.

A dieta onívora de *T.* do grupo *torquatus* não é novidade (CRUZ *et al.* 1984; RAND & RAND, 1966; ARAUJO, 1985) mas é um fato ainda pouco esclarecido. Presume-se que hajam dificuldades metabólicas para a digestão deste tipo de alimento por animais que não trituram suas presas, nem parecem possuir um sistema digestivo fisionomicamente adaptado para esta dieta. A flora microbiana intestinal e helmintos simbióticos podem ter sido a resposta adaptativa encontrada para o problema, mas as informações sobre essas relações mutualísticas ainda não são satisfatórias.

Referências Bibliográficas

ANDREWS, R.M. 1979. The lizard *Coryotophanes cristatus*: an extreme "sit-and-wait" predator. *Biotropica 11*(2): 136-139.

ARAUJO, A.F.B. 1985. *Partilha de recursos em uma guilda de lagartos de restinga (Sauria)* Campinas. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP. Campinas - SP. 114 pp.

CARRY, W.M. 1966. Observations on The Ground Iguana *Cyclura macleayi cayamensis* on Cayman Brac. Britshs West Indies. *Herpetologica 22*:265-268.

CARPENTER, C.C. 1977. The agressive displays of three species of South American Iguanid lizards of the Genus *Tropidurus Herpetologica 33*: 285-289.

CRUZ, M.E.M.; MAIA, M.M. & GILLETT, M.P., 1984. Plasma lipid levels and natural diets of the brazilian teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Ciência e Cultura 37*(2): 288-291.

CUNHA, O.R. 1961. Lacertílios da Amazônia. *Bol. Mus. Pa. E. Goeldi* nº 39. 187 pp.

DUBUIS, A.L.; FAUREL, C.G. & VERNET, R., 1971. Sur le Regime Alimentaire du Lezard Saharien *Uromastix acanthinurus*. *Bell. C.R. Acad. Sci. (Paris)* Ser. D. *273*:500-503.

DUNHAM, A.E. 1980 An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloponis Merriami* and *Vrosaurus Brnatus*. *Ecol. Monogr. 50*(3) 309-330.

FUENTES, E.R. & DI CASTRI, F. 1975. Ensayo de Herbivoria Experimental en espécies de *Liolaemus* (Iguanidae) Chilenos. *An. Mus. Hist. Nat.*, Valparaíso *8*:66-75.

FEINSINGER, P.; SPEARS, E.E. POOLE, R.W., 1981. A simple measure of niche breath. *Ecology 62* (1): 27-32.

GREENE, H.W. 1982. Dietary and Phehnotypic diversity in Lizards: Why are some Organisms Specialized? *In:* MOSSAKOWSKI, D. & ROTH, G. (Eds.) *Environmental Adaptations and Evolution.* G. Fisher, Stutgart, N.Y. 107-128.

HIRTH, H.F. 1963. Food of *Basiliscus plumifrons* on a Tropical Strand. *Herpetologica 18:* 276-277.

HOTTON, N. 1955. A Survey of Adaptative Relationship of Dentition to Diet in the North American Iguanidae. *The Am. Mid. Natur. 53* (1): 88-114.

IVERSON, J.B. 1985 Lizards as seed dispersers. *J. Herpet. 19*(2): 292-293.

JACKSON, J.F. 1978 Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (iguanidae): implications for the Pleistocene climatic changes in Eastern Brasil . *Arq. Zool. S. Paulo, 30* (1): 1 - 79.

JAKSIC, F. 1978. A que tamaño se hace herbivoria uma lagartija? *Ann. deo Museo Hist. Nat. Chile 11:* 113-116.

JANZEN, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology 54:* 687-701.

KREBS, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. *In:* KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (eds.) *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific Publ. London. 23-63 p.

LISTER, B.C. 1981. Seasonal niche relationships of rain forest anoles. *Ecology 39:* 599-619.

MacARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species.* Harper & Row Publ., New York, San Francisco, London. 269 pp.

MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur. 100:* 603-609.

MacARTHUR, R. & WILSON. E.O. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

MINTON, S.A. Jr. 1966. A contribution to the Herpetology of West Pakistan. Boll. *Am. Mus. Nat. Hist. 134* (2): 27-184.

MUNGER, J.C. 1984. Optimal foraging? Patch use by horned lizards (Iguanidae: *Phrynosoma*). *Am. Nat. 123:* 654-680.

NAGY, K.A. 1977. Cellulose Digestion and Nutrient Assimilation in *Sauromalus obesus*, a plant eating lizard . *Copeia 2:* 355-362.

ORTIZ, J.C. & RIVEROS, G.M. 1976. Hábitos Alimentícios de *Liolaemus Nigromaculatus Khulmani*, MULLER & HELLMICH, *An. Mus. Hist. Nat.* Valparaíso. *9:* 131-140.

PACALA, S.W. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Populations Experiments with the *Anolis* Lizards of st. Marten and st. Eustatius. *Ecology 66* (1):129-141.

PIANKA, E.R. 1971. Comparative Ecology of Two Lizards . *Copeia 1:* 129-138.

PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities . *Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:* 53-74.

PIANKA, E.R. 1975. Niche relations of desert lizards, *In:* CODY, M.L. & DIAMOND, J.D. (Eds). *Ecology and Evolution of Communities.* Belknap, Cambridge. 292-314p.

POLIS, C.A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *Am. Nat.* 123:541-564.

RAND, A.S. & RAND, P.J. 1966. Aspects of the ecology of the iguanid lizard *Tropidurus torquatus* at Belém, Pará. *Smithson. Mis. Coll. 15*(2): 1-16.

ROCHA, C.F.D. 1985. Ecologia de *Liolaemus lutzae* (Sauria, Iguanidae) na restinga de Barra de Maricá - RJ. Rio de Janeiro, 104 pp. Monografia para obtenção do Grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, UERJ.

RODRIGUES, M.T. 1984. Sistemática e ecologia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). São Paulo (Tese de Doutoramento. Instituto de Biociências, USP).

SCHIMIDT-NIELSEN, K.; BORUT, A.; LEE, P. and CRAWFORD Jr. 1963. Nasal Salt Function of the Cloaca in Water Conservation. *Science 142*: 1300-1301.

SCHOENER, T. W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size the lizard *Anolis conspersus*. *Science 155*: 474-477.

SCHOENER, T.W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology 49*: 704-726.

SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst. 2*: 369-404.

SCHOENER, T.W. 1977. Competition and the niche, In: GANS, C. (ed.) *Biology of Reptilia, vol. 7*. Acad. Press, London, New York, San Francisco. 35-136p.

SCHOENER, T.W. & JANZEN, D.H. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat. 102*: 207-224.

SOKAL, R.B. & ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco. 776pp.

SOKOL, O.M. 1965, Herbivory in Lizards. *Evolution 21*: 192-194.

STAMPS, J.A. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards, In: GANS, C. (Ed.). *Biology of Reptilia , vol. 7*. Academic. Press, London, New York, San Francisco. 265-334p.

STAMPS, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. *In*: HUEY, R.B.; PIANKA, E.R. & SCHOENER, T. W. (Eds.). *Lizards Ecology* Harvard Univ. Press, Cambridge, 501 pp.

SWANSON, P.L. 1950. The Iguana *Iguana iguana iguana*(L.). *Herpetologica 6*: 187-193.

VANZOLINI, P.E. 1972. Miscellaneous notes on the ecology of some brasilian lizards (sauria). *Pap. Avul. Zool.* São Paulo *26*:(8): 83-115.

VERNER, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. *Am. Nat. 111*: 769-775.

VITT, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia 2*: 359-366.

WHITFORD. W.G. & BRYANT, M. 1979. Behavior of a predator and its prey: The horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) and harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.). *Ecology 60*: 686-694.

WILHOFT, D.C. 1958. Observations on Preffered body temperatures and feedings habitats of some Selected Tropical Iguanas. *Herpetologica 14*: 161-164.

WILLIAMS, E.E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size and diverse end points in island radiations of *Anolis*, *In:* HUEY, R.B.; PIANKA, E.R. & SCHOENER, T.W. (Eds.). *Lizard ecology*. Harvard Univ. Press, Cambridge. 501 pp.

Anais de Etologia - 5: 235-247, 1987

ORGANIZAÇÃO E REGULAÇÃO SOCIAL DE FORMIGAS

HAROLD GORDON FOWLER*

Introdução

Dos insetos sociais, somente as formigas e cupins são completamente sociais. Nas abelhas e vespas, ainda existem em números superiores, espécies solitárias e subsociais. Então, para o estudo da evolução social, as formigas e cupins não são ideais, porque os dois só tem elementos eusociais e não ficam vestígios de formas com organização social mais primitiva. Nestes insetos, a organização eusocial e sua regulação ao nível da colônia sempre teve estudantes muito bons, como Weeler e Wilson. Ainda assim, existe muita coisa que até agora não foi elucidada. Neste resumo, vou tratar de alguns dos elementos que eu acho mais interessantes. Uma boa introdução ao tema é dado nos trabalhos de WILSON (26, 27) e SCHMIDT (23). Aqui, vou apresentar as idéias básicas, com mais referência aos meus trabalhos, porque são os trabalhos que melhor conheço e estes trabalhos possuem paralelo com trabalhos de outros pesquisadores que atuam no mundo da mirmecologia.

As formigas são organismos eusociais, caracterizados pelo cuidado das crias, pela sobreposição de gerações, e pela divisão do trabalho - formando castas reprodutivas e não reprodutivas. Destas 3 características, é a presença de uma casta estéril, a qual pode ser canalizada para ser máquinas especializadas, e assim formando uma divisão de trabalho dentro das operárias que tornam as formigas muito interessantes. Ainda que cada operária

* Departamentos de Ecologia, Instituto de Biociências, UNESP, 13.500 - Rio Claro, SP.

tenha um repertório de comportamento relativamente baixo, o efeito conjunto das ações das operárias na colônia torna o repertório da colônia maior.

Para entender a organização e regulação das colônias de formigas, é necessário considerar o desenho da colônia. Em termos de seleção natural, o tamanho da colônia não tem qualquer valor, mas sim o número de colônias novas que a colônia gera. O fundamental da organização da colônia esta sob o sistema de castas e papéis. Em geral, os papéis consistem de várias tarefas que se repetem regularmente. No que se refere a papéis, podemos pensar no cuidado da cria, a limpeza do ninho, forrageamento, etc. A casta se limita a um grupo de indivíduos que tem os mesmos padrões de comportamento.

Polietismo

O fenômeno de polietismo, ou a diferenciação do comportamento entre as categorias de indivíduos, ou castas, tem um papel fundamental. As castas, e seus papéis acompanhantes, podem ser de forma temporal (castas temporais) de forma corporal (castas morfológicas), ou uma combinação das duas. Como mais de 90% das espécies de formigas são monomórficas, sem diferença no tamanho das operárias (22), então castas temporais devem ser mais comuns.

Nas formigas, como em abelhas, o metabolismo e fisiologia individual mudam com o tempo de vida da operária adulta. Se as operárias mudam nas respostas aos estímulos gradualmente com a idade, então a distribuição de frequências das castas temporais correspondem as tarefas diferentes. Como a distribuição de frequências de idade muda devagar de uma tarefa a outra, o sistema de castas temporais pode ser considerado contínuo (Figura 1). Se o processo de envelhecimento produz respostas marcadas aos estímulos, então todas as tarefas podem ser cumpridas por poucas distribuições de frequências de operárias de idades diferentes. Podemos considerar um sistema de castas temporais como sendo discreto (Figura 1). Como a regulação e organização da colônia dependem de uma mistura "ótima" de castas para cumprir com as necessidades da colônia, o uso de um sistema ou outro pode depender de vários fatores do ambiente. O estudo dos sistemas de castas ainda está na fase juvenil (28) e ainda é impossível predizer qual sistema será usado por qual espécie e em determinado ambiente.

Polimorfismo

Como a evolução de castas é uma otimização genética, as espécies polimórficas também podem ser consideradas outra forma de otimizar os gastos e perdas para várias contingências a fim de maximizar a produção de reprodutivas novas (25). Em geral, a produção de operárias

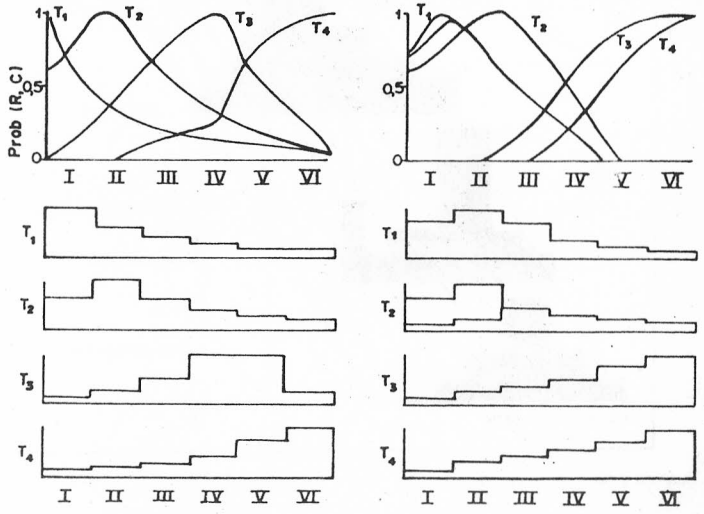


FIGURA 1 - Os sistemas de castas temporais: contínuo (esquerda) e discreto (direita). Os t se referem as tarefas a serem cumpridas e o Prob (r,c) se refere a probabilidade de resposta do comportamento. Os números I a VI são índices da idade da operária adulta.

de tamanho variável, como em saúvas (*Atta*), quem-quem (*Acromyemex*), sara-sara (*Camponotus*), lava-pés (*Solenopsis*) e formigas de correição (*Eciton*, *Labidus*), estão sob regras alométricas simples (Figura 2).

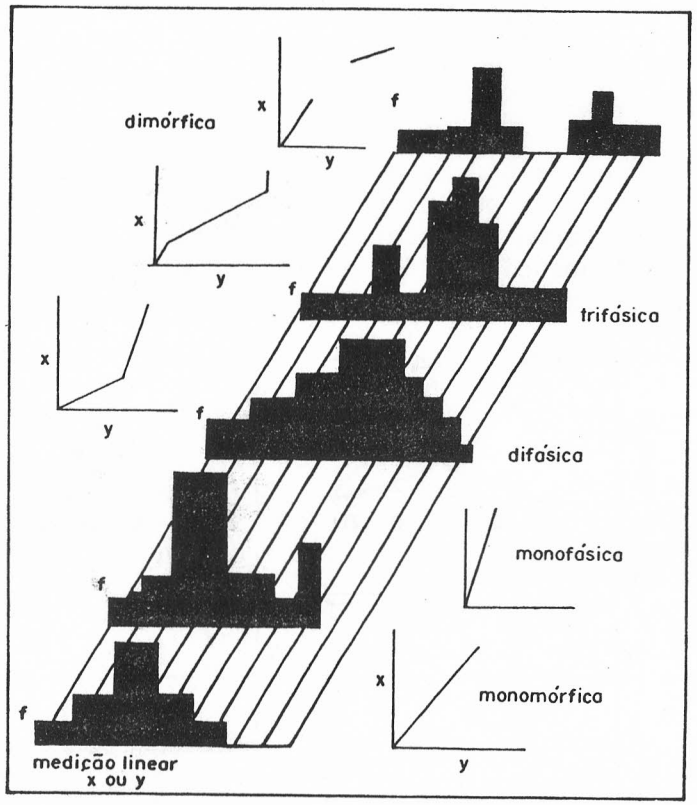


FIGURA 2 - Os sistemas de castas morfológicas nas formigas. Os histogramas mostram as frequências de tamanho de uma dimensão corporal linear, e os gráficos mostram a relação entre duas medições corporais.

Começando com monomorfismo, a forma mais comum em formigas, podemos chegar a alometria monofásica, com uma tendência alométrica não igual a 1.0, como em *Camponotus* (12). Na alometria difásica, a equação quebra em 2 segmentos, e em trifásica em 3 segmentos, como em *Atta* (7). Na forma extrema de alometria dimórfica, a casta intermediária desapareceu durante a evolução, deixando duas castas distintas, sem intermediárias, característica do gênero *Pheidole*, um dos gêneros mais ricos em espécies (Figura 2). Até agora, a única explicação da origem de castas morfológicas é para tornar a colônia mais eficiente (24, 25), porque operárias de tamanhos diferentes podem fazer tarefas diferentes com maior eficiência.

Porque uma espécie é polimórfica, como "soldados" e operárias menores, isto não implica que não tenha também castas temporais, formando assim castas morfológicas-temporais. Na prática, os tamanhos das glândulas variam como função do tamanho da operária (8), e como as glândulas são produtoras de vários feromônios, os comportamentos individuais e dos membros das outras castas a estes são importantes (10). Já foi amplamente documentado que o fenômeno de aloetismo, ou comportamento baseado no tamanho individual, tem um papel importante na organização social da colônia (7, 11, 16, 17, 29, 30).

Regulação das Castas

É mais fácil contemplar a evolução de castas temporais e sua regulação controlada por meio de uma tabela de vida. Pelas castas morfológicas, fica mais difícil, porque a produção de formigas de tamanhos diferentes nas proporções certas é uma necessidade fulminante. Embora, reconhecemos o pouco conhecimento existente a respeito da fisiologia de determinação de casta (1), nós sabemos que existe e é funcional ao nível da colônia (9, 15). Evidentemente, o desenvolvimento de um inseto está controlado pelo hormônio juvenil (JH) (Figura 3). Não conhecemos qualquer caso onde a casta tenha programação genética, en

tão é a aplicação ou estimulação de produção de hormônio juvenil que determina o tamanho final do adulto, e isto só funciona durante intervalos críticos do desenvolvimento larval. Pelo comportamento de trofalaxis, ou troca de alimento entre formigas, o hormônio juvenil ou feromônios podem ser transferidos das operárias para as larvas. Alguns destes feromônios inibem a produção de rainhas novas, e outros determinam o tamanho final da operária nas espécies polimórficas. Como as proporções de operárias de tamanhos diferentes mudam pouco numa colônia (9, 12), alguma forma de retroalimentação negativa tem que ocorrer. Em algumas espécies, colônias tem mais de uma rainha funcional (2). Como nas abelhas, as rainhas produzem feromônios que inibem a produção de rainhas novas, e como a proporção das castas é constante, provavelmente cada casta também produz feromônios (21). É muito provável que a concentração dos feromônios sirva na retroalimentação de operárias e rainhas novas.

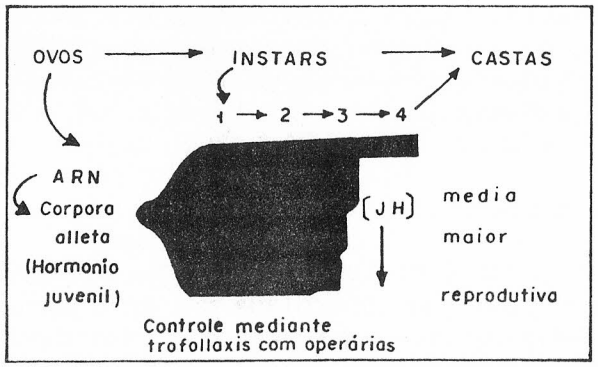


FIGURA 3 - A relação entre a concentração de hormônio juvenil (JH) nos estágios larvais e o tamanho da operária produzida. Ainda que é controlado ultimamente pelo ARN, as operárias podem regular as proporções das castas repartindo o JH pelo comportamento de trofalaxis.

Para espécies polimórficas, a constância das proporções das castas pode ser usado para fazer interferências fortes sobre a colônia (9, 15), e pode ser manipulado experimentalmente para formar colônias de pseudo- mutantes (30), que servem para testar hipóteses de organização social. Este procecimento é simples, só é preciso remover operárias de um tamanho de uma colônia para determinar como respondem os outros tamanhos de operárias, para cumprir certas tarefas.

Recentemente, LUMSDEN (21) desenvolveu um modelo robusto de otimização para explicar a regulação das castas. Baseado nos resultados e simulações, é muito provável que a colônia tenha uma memória relativamente curta das perturbações das proporções das castas, e pode durar um tempo relativamente grande para a colônia recompor as frequências normais das castas (9).

Comunicação

Como as formigas vivem em colônias escuras, é necessário que exista uma comunicação rápida para coordenar as atividades da colônia. Portanto, os canais mais usados de comunicação são tácteis e químicos. A percepção de vibrações e a palpação pelas antenas podem transmitir informações (26), mas geralmente os feromônios é que são empregados na comunicação. Os feromônios são utilizados como alarme (5), na atração e cuidado da rainha (17), e no recrutamento às fontes de alimentação (10,13, 18,20,22). Existe uma graduação evolutiva nos sistemas de recrutamento, desde solitário até o massal, como ocorre em formigas de correição (20). Também existem evidências de que estes feromônios podem transmitir informações sobre a qualidade e quantidade do alimento (14).

Portanto, relacionado com o polietismo, é esperado que os feromônios não tenham os mesmos efeitos em operárias de castas diferentes, sejam temporais ou morfológicas. Existem diferenças na atividade secretória das glândulas que varia com a idade e o tamanho da operária. As

operárias mais velhas geralmente são as que tomam tarefas de maior perigo, como a procura de alimento e a defesa da colônia. Também, operárias de tamanhos diferentes, têm diferentes tipos e densidades de sensórios nas antenas. No entanto, as respostas das operárias podem ser diferentes aos mesmos estímulos, ainda dentro da mesma casta morfológica (11). Obviamente, as diferenças nas respostas de operárias de tamanhos diferentes vão ser muito diferentes (13). Devido a estas diferenças, que ainda não são compreendidas, ainda não existem paradigmas para a construção de modelos de valor predictivo. Mas, podemos predizer em forma probabilística, as respostas de certas castas aos fenômenos bem controlados (11, 13) (Figura 1).

Existem, então, feromônios que podem modificar o comportamento dos indivíduos na colônia. O mesmo feromônio pode produzir o comportamento de fuga em algumas operárias, recrutamento em outras, e alarme em outras. Frequentemente, a concentração do feromônio determina as respostas das operárias, ainda assim a estrutura de castas pode ser estratificada na sua resposta. Em outras situações, o contexto do uso do feromônio é o fator principal que determina as respostas das operárias.

Portanto, ainda existem outras complicações no estudo da comunicação nas formigas. O número de tipos de glândulas que produzem produtos que são usados fora do corpo são poucos: 1) glândula tibial; 2) glândula anal ; 3) glândula de Pavan; 4) glândula metaplural; 5) glândula pidigial; 6) glândula pós-faringeal; 7) glândula do veneno; 8) glândula labial; 9) glândula mandibular; e, 10) o saco rectal. Em espécies diferentes, os produtos dessas glândulas exócrinas têm funções distintas. Por exemplo, a glândula metaplural produz antibióticos e é a glândula responsável para manter as formigas e colônias livres de infecções. Também, essa glândula é usada por algumas espécies na marcação territorial. As glândulas também produzem vários produtos químicos. É muito provável que o sinal transmitido depende de misturas bem reguladas desses produtos. Então, a partir de poucas glândulas

exócrinas, cada uma com vários produtos, as permutações de sinais que podem ser elaborados é quase infinito. Isso permite que as formigas possam desenvolver uma comunicação muito precisa e controlada. Además, certos feromônios de recrutamento também são polarizados, dando informação às operárias sobre onde fica o ninho e onde fica o alimento. A detecção de um sinal químico com tanta informação é ainda impossível explicar com os conhecimentos de neurobiologia que temos. No entanto, em certas espécies, a concentração do feromônio informa sobre quantas operárias são necessárias para explorar uma fonte de alimentos, e em outras espécies também transmite informação sobre a qualidade do alimento (14). Até existem evidências experimentais que as formigas usam essa informação para reabastecer com carbohidratos e para cumprir com a sua tarefa (14). Certas formigas "primitivas" possuem feromônios individuais, que as operárias usam fora do ninho na procura do alimento.

O reconhecimento de operárias de colônias e espécies diferentes também é na forma de sinais químicos. Em certas situações, as formigas aproveitam de feromônio de outra espécie, sobretudo de formigas predadoras, para fugir, o qual implica uma larga coevolução. Os feromônios territoriais também evoluiram em certas formigas que usam uma base de recursos de duração prolongada, como em saúvas e sara-saras. Estes feromônios servem para evitar a agressão física, e as formigas os soltam mais ou menos como fazem os cachorros ao marcar os seus territórios.Em outras formigas, o combate ritual tem sido encontrado,como em *Acromyrmex landolti fracticornis*(dados não publicados). Nestes casos, não existe agressão física, mas as formigas assumem posturas características e existe alguma forma pela qual as formigas determinam qual colônia é maior. Com maiores estudos, sobretudo com as formigas tropicais, que têm numerosas espécies com biologia ainda não conhecida, só depende da imaginação dos padrões e comportamentos que serão descobertos.

Neste resumo tão breve, fica claro que a retroalimentação é a base da regulação da informação nas colô-

nias de formigas, seja sobre a proporção das castas presentes ou necessitadas, sobre as tarefas a serem cumpridas, ou sobre as condições ambientais. Embora, isso não implica que as formigas são máquinas. Cada operária tem sua "personalidade", e é muito provável que cada operária tenha seus hábitos e comportamentos individuais.

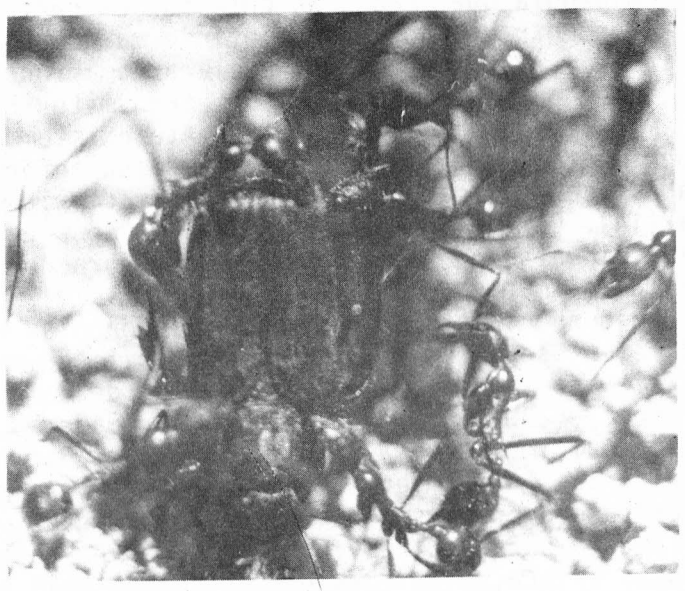


FIGURA 4 - Operárias de *Pheidole oxyops* carregando uma presa de forma cooperativa. Este comportamento não é frequente e ainda desconhecemos como esta atividade cooperativa está organizada e regulada. Operárias individuais aparentemente têm orientação para chegar ao ninho, mas como pode ser coordenado um conjunto de trabalhos individuais requer uma comunicação entre as operárias, e uma regulação do número de formigas que participem na tarefa.

Ainda que certas formigas possam ser caracterizadas pelo seu comportamento individual (6), os feromônios do comportamento social e sua organização são complexos. Por exemplo, nas espécies que têm recrutamento massal, geralmente não existe coordenação ao recolher o alimento. Mas, em situações onde a competição com outras colônias e espécies de formigas é forte, pode existir uma cooperação organizada entre as operárias para retirar o alimento (Figura 4) (14, 19). Ainda não sabemos como esta cooperação funciona, e não sabemos porque este tipo de cooperação não é utilizado com uma frequência maior. Portanto, a retroalimentação na sua organização e regulação fica muito evidente.

A compilação muito resumida da organização e regulação social nas formigas depende de examinar a colônia como uma unidade de organização biológica, ou como um super-organismo. Qualquer outra maneira de estudar o comportamento não tem muito sentido biológico.

Referências Bibliográficas

1 - BRIAN, M.V., *Symp. Zool. Soc.* London, 14(1965), 13.

2 - BUSCHINGER, A., *in* Schmidt (ob vit), (1975), 862.

5 - FOWLER, H. G., *Intl. J. Invert. Reprod., 4* (1982), 333.

6 - FOWLER, H.G., *Sociobiology, 8*(1983), 99.

7 - FOWLER, H.G., *Zool. Jahrbuch., 87*(1983), 529.

8 - FOWLER, H.G., *Sociobiology, 8* (1983), 199.

9 - FOWLER, H.G. *Ins. Soc., 31* (1984), 462.

10- FOWLER, H.G. *Rev. Bras. Biol., 44* (1984), 21.

11- FOWLER, H.G., *Entomol. General.*, *11*(1985), 65.

12- FOWLER, H.G., *Zool. Jahrbuch.*, *90*(1986), 297.

13- FOWLER, H.G., *Re. Bras. Entol.*, *31*(1987), 55.

14- FOWLER, H.G., *Cienc. Cult.*, *39*(1987), 301.

15- FOWLER, H.G., *Ins. Soc.* (no prelo).

16- FOWLER, H.G., *Zool. Hahrbuch.*, (no prelo).

17- FOWLER, H.G., and ROBERTS, R.B., *J. Kansas Entomol. Soc.* *114*(1982), 649.

18- FOWLER, H.G., and ROBINSON, S.W., *Ecol. Entomol.* *4* (1979), 239.

19- FOWLER, H.G., and WHITFORD, W.G., *J.N.Y. Entomol. Soc.* *91*(1983), 328.

20- JAFFEE, K., *J. Theor. Biol.*, *106*(1984), 587.

21- LUMSDEN, C.J., *J. Theor. Biol.*, *95*(1982), 749.

22- OSTER, G.F., and WILSON, E.O. *Caste and Ecology in Social Insects*. Princeton Univ. Press, 19878.

23- SCHMIDT, G.H. (ed.) *Sozialpolymorphismus bei Insekten. Wissenschaftlisc Verlagsgesellschaft* MBH , tuttgart, 1975.

24- WILSON, E.O., *Quart. Rev. Biol.*, *28*(1953), 136.

25- WILSON, E.O., *Amer. Nat.*, *1021968)*, 41.

26- WILSON, E.O., *The Insect Societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1971.

27- WILSON, E.O., *Sociobiology: the New Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1975.

28- WILSON, E.O., *Behav. Ecol. Sociobiol.*, *1*(1976), 141.

29- WILSON, E.O., *J. Kansas Entomol. Soc.*, *51* (1978) , 615.

30- WILSON, E.O., *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7(1980), 157.

Anais de Etologia - 5: 249-264, 1987

ORGANIZAÇÃO SOCIAL EM VESPAS (HYMENOPTERA: ACULEATA).

NIVAR GOBBI*

O termo vespa pode ser entendido de várias maneiras e, por esta razão tem ocasionado muita confusão. No presente ensaio, o termo será usado no sentido preconizado por RICHARDS (1971), incluindo todos os Hymenoptera Aculeata, excluindo os Formicoidea e Apoidea.

Há duas maneiras de interpretar a filogenia e a divisão dos aculeata. A posição tradicional (EVANS & EBERHARD, 1970), onde o grupo é dividido em sete superfamílias (Bethyloidea, Scolioidea, Pompiloidea, Formicoidea, Vespoidea, Sphecoidea, Apoidea). Já a visualização de BROTHERS (1975), reduz para três o número de superfamílias que compõem os Aculeata (Bethyloidea, Sphecoidea, Vespoidea).

As vespas apresentam diversos tipos de organização social e, a nomenclatura ou classificação desses padrões sociais é ainda falha. A tentativa mais aceita é a MICHENER (1969), que se aplica principalmente a abelhas.

Sentindo essa dificuldade e tentanto aplicar às vespas a classificação de Michener, WILSON (1971), propôs modificações, para evidenciar a presença de estágios sub-sociais, tão comuns entre as vespas. Assim sendo, e com base nas idéias desses dois autores, a Tabela 1 apresenta um sumário da classificação das sociedades de abelhas e vespas.

Mesmo assim, a Tabela 1 apresenta dificuldades. Alguns termos (por exemplo, primitivamente sub-social) não apresentam paralelo em abelhas e vespas, por outro lado, outros não tem o mesmo significado para ambos os grupos. Aqui se coloca o padrão eu-social que, em vespas, po-

* Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, UNESP, 13.500 - Rio Claro, SP.

TABELA 1 - Nomenclatura atualmente em uso e relacionada à organização social de vespas e abelhas (MICHENER 1969; WILSON 1971).

Padrões de sociabilidade	Cooperação nos cuidados com as crias	Casta	Sobreposição de gerações
solitário	-	-	-
comunal	-	-	-
primitivamente sub-social	-	-	-
sub-social intermediário I	-	-	+
sub-social intermediário II	+	-	+
quase-social	+	-	-
semi-social	+	+	-
eu-social	+	+	+

de significar tanto sociedades potencialmente monogíni - cas ou poliginicas (Vespidae) como poliginicas (Polybiini).

GOBBI (1975), entretanto, considera a classificação como perfeitamente utilizável e ainda hoje, qualquer modificação é prematura, face às enormes lacunas bionômicas que, deverão ser preenchidas, antes que se tenha um panorama límpido do complexo problema da organização social.

Certos padrões sociais, que nas abelhas atingiram bastante uniformidade (por exemplo o padrão solitário) ,

podem nas vespas, apresentar-se sob vários aspectos, fazendo com que este grupo seja importantíssimo para estudos referentes a organização social.

Com base nesses fatos, EVANS (1958) organizou as vespas em uma escala de complexidade social crescente.levando em consideração semelhanças morfológicas, a direção seguida pelas alterações morfológicas e organização social.

O primeiro resultado interessante desse procedimento foi que, diversos grupos tiveram que ser reunidos, para que todas as etapas pudessem ser cobertas,pois, não ocorre nenhum que englobe todos os possíveis passos por ele selecionados.

A chamada escala de Evans, adicionada das idéias de EVANS & EBERHARD (1970), compõem-se de treze passos, que serão comentados a seguir:

1- (P-O). Este padrão de comportamento encontrado em muitos icneumonideos, é o mais encontrado nas vespas. A fêmea descobrindo uma presa, realiza postura sobre a mesma, após paralisá-la. Em alguns casos, esse comportamento é mais elaborado pois, a presa sendo escondida pela fêmea, evidencia os primórdios de cuidados para com a prole (família Tiphiidae e Bethylidae).

2- (P-Ni-O). Nessa etapa, o termo ninho implica na não ocorrência de preparação de uma estrutura para abrigar os descendentes.
Em alguns casos, a presa é simplesmente arrastada para qualquer cavidade disponível; esse é o caso dos Tiphiidae, gênero *Methocha*. Outras vespas, utilizam como ninho, o próprio buraco onde o hospedeiro vive (Pompilidae, gênero *Aporus*).
Algumas vespas, podem selar o ninho onde está o hospedeiro. Membros desse grupo, muitas vezes paralizam a presa permanentemente e operculando o ninho, aumentam a eficiência da proteção da cria contra predadores e parasitas.

3- (P-N-O). O termo ninho, implica na preparação do local onde permanecerão as crias e, pode consistir de uma cavidade pré-existente, a qual é melhorada e ampliada. Em alguns dos tipos mais avançados, o ninho é uma simples célula escavada nas paredes de uma cavidade previamente encontrada e, em outros, pode ser um canal cavado no solo e que termina em uma célula (Pompilidae e algumas vespas cavadoras).
Convém notar que, durante a preparação do ninho, a presa paralisada permanece abandonada temporariamente e, consequentemente sujeita à ação de vários predadores.

4- (N-P-O). Neste estágio, o ninho é elaborado antes que a presa seja capturada. Em várias espécies, o ninho é escavado em uma área do solo que pode servir de local de agregação de ninhos, ano após ano. A vespa fundadora, geralmente realiza suas atividades de caça em uma área extensa do ambiente, o que implica em uma capacidade aprimorada de localizar o ninho, quando retorna com a presa. Exemplo: *Pompilus plumbeus* e *Ammophila procera*.
Ocorrem também nesta etapa, principalmente em certos Pompilidae. Em *Paragenia argentifrons*, várias fêmeas convivem no mesmo ninho, sem a ocorrência notável de agressão entre elas, notando-se frequentemente, reocupação de células velhas.

5- (N-P-O-P^n). Nesta fase, a grande aquisição evolutiva, é a utilização de múltiplas presas (p^n), que aparece nos Sphecidae (etapa 5) e nos Eumenidae (etapa 6).
Com relação aos p^n, existem dois tipos fundamentais: p^n_f, onde o ovo é botado em uma das primeiras presas (Bicyrtes) e, após isso, a coleta prossegue até completar o estoque necessário; p^n_f, em que o ovo é botado apenas no final do aprovisionamento (*Crabo, Philanthus, Cerceris*). Enquanto que o primeiro tipo, provavelmente, abriu caminho para p^x (aprovisionamento progressivo), onde o alimento, trazido de acordo com o desenvolvimento da larva, marca a transição entre solitarismo e sub-socialismo primitivo, o segundo excluiu essa possibilidade.

6- (N-P-O-P^x). Esta etapa da escala, marca o aparecimento do aprovisionamento progressivo. O número de presas adicionais, trazidas durante vários dias, vai depender das necessidades das larvas, o que implica na inspeção periodica da célula. Este comportamento, está presente em *Ammophila pubescens* e na família dos Eumenidae, e ele caracteriza o comportamento sub - social primitivo de WILSON (1971).
A importância do aprovisionamento progressivo é que ele promove contato entre adulto e larva, com a vantagem inerente da proteção contra parasitas e predadores.

7- (N-O-P^x). Em alguns Sphecidae e espécies de *Bembix*, a postura do ovo ocorre na célula vazia. É interessante notar que, nenhum Sphecidae foi além desse sétimo passo, na escala ascendente da sociabilidade.
O porquê deste fato, permanece como um enigma, sendo talvez, decorrência da vida curta das fêmeas, o que elimina a possibilidade de contato entre as gerações.
Há entretanto, em Sphecidae, vários casos próximos de sociabilidade, e um talvez, de sociabilidade verdadeira. *Cerceris rubida* produz na Itália duas gerações anuais e, no final da estação de desenvolvimento, os ninhos, contêm além da fêmea original, 4 a 5 filhas. Ocorre certa divisão de trabalho e, entre duas gerações existem características morfológicas diferenciais (GRANDI 1961:175-176). Em *Eucerceris tricilíata*, KROMBEIN (1960) fez semelhantes observações. Nestes casos, porém, o fator promotor da evolução social, foi certamente através da associação de adultos (via para-social) e não pela sub-social, que é normalmente o caminho trilhado pelas vespas, em direção à sociabilização.

8- Maceração da presa. O início deste comportamento pode ser encontrado em vários Eumenidae e em alguns Sphecidae, os quais maceram parcialmente as presas. *Synagris cornuta* e várias espécies de Stenogastrinae, alimentam suas larvas com uma pasta gelatinosa.

9- Maceração da presa combinada com características comunais. Cada fêmea, realiza postura de ovos e cuida de sua própria larva. Estudos realizados no gênero oriental *Stenogaster*, parecem em princípio demonstrar a presença desse comportamento.

10- Divisão de trabalho. Representantes do gênero *Belonogaster* enquadram-se nesse passo (Roubaud 1916 *in* WILSON 1971). Segundo esse autor, apesar de ocorrer certa divisão de trabalho, não aparecem operárias verdadeiras. Os recentes estudos de PARDI & PISSIOLLI 1981, não sustentam esta afirmativa, pelo menos, para o caso de *Belonogaster grisens*, conforme já fora também sugerido por RICHARDS & RICHARDS (1951:158-159). Mais recentemente, resultados semelhantes foram encontrados também em *B. junceus* (RICHARDS 1969).

11. Presença de fêmea dominante ou "rainha". As três características básicas eu-sociais estão presentes, ou seja: cooperação nos cuidados com as crias, sobreposição entre gerações e divisão de trabalho. Não existe diferença morfológica evidente, entre rainhas e operárias.
Essa etapa marca o aparecimento do comportamento eu-social. Exemplo: *Polistes*, *Mischocyttarus*.

12. Casta incipiente. Ocorre aqui a casta operária e também intermediários. Outra importante aquisição é a multiplicação por enxameios. Exemplo: *Polybia*, *Protopolybia*, etc.

13. Rainha(s) morfologicamente bem distinta(s). Enquadram se aqui, os Vespidae caracterizados pela monoginia típica e, algumas vespas neotropicais do gênero *Stelopolybia*, onde ocorrem múltiplas rainhas, que são morfológicamente distintas das operárias (EVANS & EBERHARD, 1970; JEANNE, 1973; JEANNE & FAGEN, 1973; LIMA, 1974). Convém lembrar também que, existem 2 espécies, de *Vespa* onde rainhas e operárias não podem ser separadas com base apenas em caracteres morfológicos. (Van der Vecht 1957 *in* SPRADBERY 1973:303).

A sequência anteriormente apresentada sugere para as vespas, uma escala ascendente em direção à eusociabilidade. Algumas inferências podem ser feitas, a respeito dos diversos grupos utilizados, para compor a chamada "escala de Evans". Um dos fenômenos de difícil esclarecimento e também, dos mais interessantes, é o fato de certos grupos não apresentarem padrões mais diferenciados. Os Pompilidae por exemplo, são solitários, apesar de alguns componentes do grupo construirem ninhos multicelulares (*Aupoplus*) e outros, exibirem colônias com várias fêmeas que vivem juntas, entretanto, sem qualquer colaboração entre elas. Este é o caso de *Paragenia* e *Macromeris*. EVANS & EBERHARD (1970), sugerem que os fatores limitantes da escala social seriam: o uso de uma única presa, ninhos poucos elaborados e vida curta das fêmeas.

Esses fatores demonstraram que, o comportamento sub-social não é fator imprescindível para promover evolução social, ainda que em vespas seja a via preferencial pela qual se deu a evolução social. Atualmente algumas evidências de para-sociabilidade entre vespas, além do caso de Cerceris são citadas: *Microstigmus comes* (MATTHEUS, 1968, 1968a), *Trachypus*, cujas fêmeas ocupam juntas o mesmo ninho (EVANS & MATTHEUS, 1973, *Trisonopsis cameronii* onde as fêmeas nidificam juntamente (EBERHARD, 1972).

O comportamento eu-social em vespas é limitado quase que inteiramente à família Vespidae, e estes caracterizam-se por apresentarem grande variação quando à organização social. Possuem representantes que podem ser arranjados num crescendo, indo desde sociedades incipien

tes até estágios muito desenvolvidos ou eu-sociais. Com relação aos Vespidae a classificação mais aceita é a de RICHARDS (1971), que a dividiu em três subfamílias: Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae. Os Vespinae até então exlusivamente de clima temperado, hoje com a confirmação de introduções colonizadoras na Austrália e América do Sul, exibem comportamento atípico e sugestivo, com profundas implicações nas teorias vigentes, a respeito da evolução da eusociabilidade (THOMAS 1960; VIULLAUME *et al.*, 1969, SPRADBERY 1973, ROSS & MATTHEWS 1982, ROSS & VISSCHER 1983, DONOVAN 1984).

Evidentemente que, o que se segue, deve ser entendido apenas como uma seleção de tendências que, estudos detalhados futuros, poderão ou não confirmar.

De qualquer modo a intenção é válida. Ela suscita problemas fundamentais que deverão ser explorados e hipóteses que serão testadas em uma programação definida e que caminha a passos largos.

Pela Figura 1 (GOBBI 1975, modificado) pode-se notar que a evolução social das vespas se desenvolveu atingindo: múltiplas rainhas (poliginia, pleometrose) e monoginia (haplometrose). Enquanto que o primeiro passo foi amplamente usado por muitos Polybini de zonas tropicais (*Polybia*, *Stelopolybia*, *Brachygastra*, *Protopolybia*, etc.), o segundo ocorre principalmente nos *Vespinae* (*Vespa*, *Provespa* e *Vespula*), enquanto em regiões de clima temperado, assumindo em regiões de clima tropical o padrão poliginico, o que levou ROSS & VISSECHER (1983) a considerar os Vespinae como um grupo que exibe uma grande plasticidade quanto ao comportamento ecológico.

Nos Polybini, de modo geral, as sociedades pleometróticas acarretaram a presença de fêmeas múltiplas e de baixa fecundidade, quando se compara com as rainhas fortemente diferenciadas, que regem a sociedade dos Vespinae.

Este último grupo, em muitos aspectos bionômicos, apresenta interessantes paralelos com o gênero *Apis* e, como exemplo, podemos citar: - a rainha de *Vespa orientalis* possui uma "substância de rainha", ou seja, um feromônio (d-n-hexadecalactona) produzida por glândulas da cabeça da rainha, que é, constantemente lambida pelas operárias (ISHAY *et al.* 1965; IKAN *et al.* 1969; ISHAY 1964), estão entre os Vespinae, o único grupo de vespas que constrói células reais (*in litt*), presença de corte real. Essas semelhanças com *Apis* implicam seguramente para os Vespinae em um sistema de regulação social regida por meios feromonais.

Para os Polybiini superiores, não está até agora determinado, qual seria o mecanismo de regulação social. SIMÕES (1977) observou que operárias de *Stelopolybia pallipes* não fazem corte às rainhas e, raramente existe qualquer comportamento de destaque entre elas e mesmo entre as rainhas. A oofagia é inexistente e a função das rainhas do ninho é somente a de realizar postura. Aparentemente elas possuem pouca influência sobre as operárias, parecendo não existir nenhum domínio físico sobre elas.

Para sociedades formadas por baixo nível populacional (*Polistes*, *Mischocyttarus*) o mecanismo de regulação social é do tipo "peck-order", conforme demonstrado, por HELDMANN (1936) e estudado por PARDI (1946) em Polistes. Esse tipo de regulação envolve uma hierarquização na qual a vespa que se encontra numa determinada posição na escala de dominância social, precisa "conhecer" individualmente cada um dos seus subordinados e superiores. Isso implica no fato de que o mecanismo seria inoperantes nas enormes sociedades dos Polybiini superiores, compostas de milhares de indivíduos. Aliás a própria pleometrose, favorece argumentos contrários à presença de hierarquização nesses grupos.

Outro fato interessante é que muitas espécies de Polybiini tidas como poliginicas, podem passar durante fases de seu ciclo pela monoginia. WEST-EBERHARD (1973) estudou este aspecto em *Metapolybia*, tendo, a partir de então, dividido os Polybiini em: permanentemente poliginicos (*Protopolybia pumila*, *Stelopolybia*, etc.) e temporariamente poliginicos (*Metapolybia*).

A presença dessa alternância monoginia-poliginia, provavelmente representa um passo intermediário entre o

estabelecimento da poliginia permanente e a poliginia facultativa presente nos Vespinae. É evidente, que em ambos os casos, a fixação, mesmo que alternativa da poliginia, levou à diferenciação das rainhas, dando-lhes maior fecundidade, conseguida através da eficiência ovariana através do enrolamento dos ovaríolos, do aumento do número de espermatozóides armazenados na espermateca e possivelmente, a presença de mecanismos de amputação de ferrão entre as operárias (GOBBI 1975, OVERAL *et al.* 1981).

A mais notável especialização de castas morfológica, fisiológica e comportamental nos hymenoptera sociais ocorre nas colônias monoginicas e matrifiliais.

Colônias matrifiliais têm recebido muita atenção porque elas são as bases das teorias que explicam a evolução da vida social nos Hymenoptera ("Kin Selection" HAMILTON, 1963, 1964 a,b; e o modelo de manipulação maternal, ALEXANDER, 1974).

Essas teorias não são aplicáveis aos grupos poliginicos, onde operárias cuidam de uma cria produzida por mais de uma rainha e sobretudo, para o padrão etoecológico facultativo encontrado entre os Vespinae. WEST-EBERHARD (1978), propôs a "hipótese da família poliginica", no intuito de superar o impasse. Segundo a autora, operárias funcionais, fêmeas não acasaladas com ovários não desenvolvidos e que realizam atividades forrageiras e cuidam da cria de várias fêmeas poedeiras, podem ocorrer entre outras em: *Parishonogaster* sp (YOSHIKAWA *et al.* 1969); *Belonogaster griseus* (MARINOPICCIOLI & PARDI, 1970); *Ropalidea marginata* (GARDGIL & MAHABAL, 1974). Estes dados, indicam a possível existência de casta operária sem monoginia matrifilial, sugerindo dessa forma, um desenvolvimento gradual da divisão reprodutiva de trabalho nos grupos poliginicos (WEST-EBERHARD, 1978).

Evidentemente, os princípios configurados nesse simples ensaio, demonstram que estamos ainda no limiar do entendimento dos fatores determinantes da organização social em vespas. A inesperada plasticidade encontrada nos Vespinae, significa a existência de processos alter-

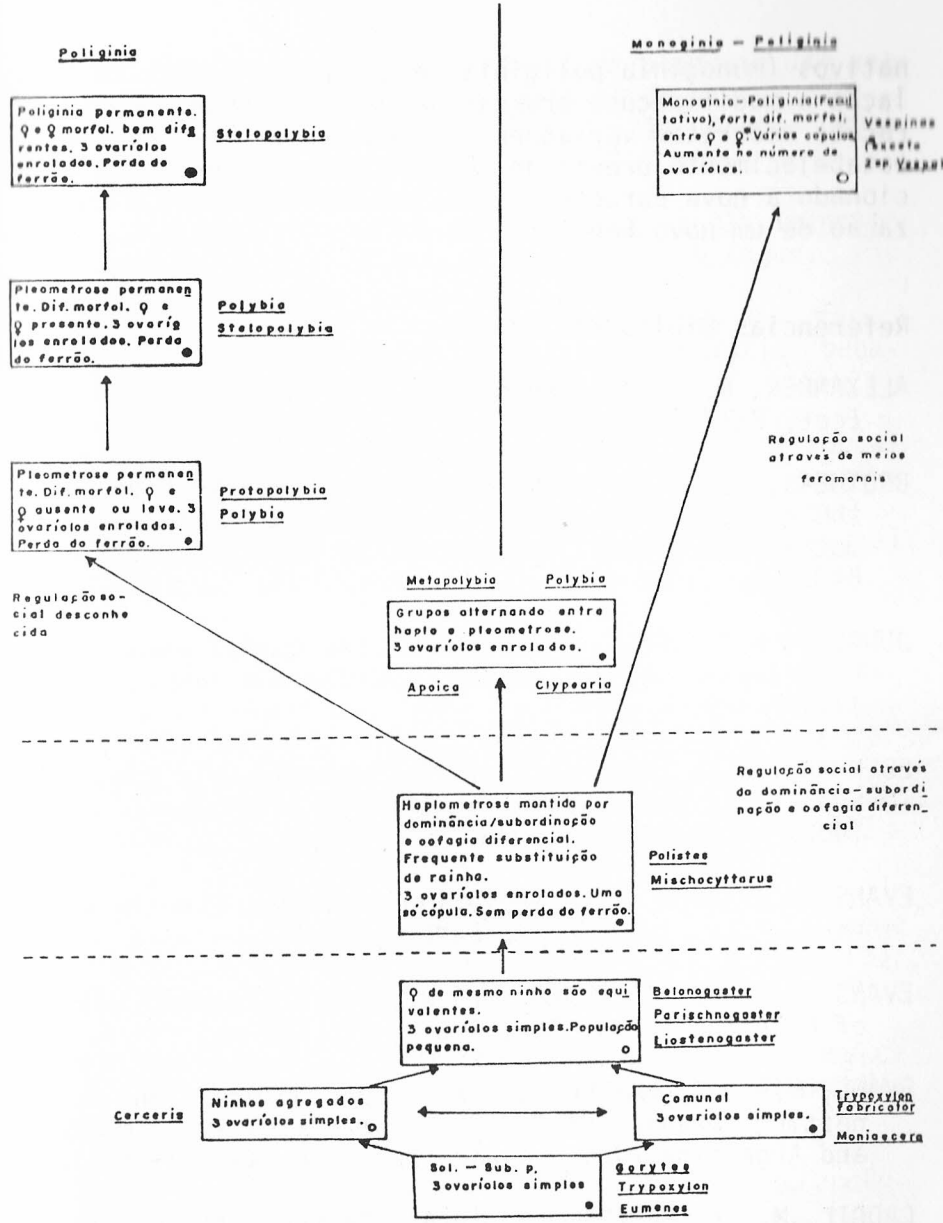


FIGURA 1. Esquema representativo da organização social em vespas (Hymenoptera, Aculeata).

nativos (monoginia-poliginia) e que podem variar em relação a modificações bruscas do meio ambiente. Estas alterações acarretam variações no grau de parentesco, sem o estabelecimento prévio de um novo padrão genético e relacionado a nova caracterização social ideal para a colonização de um novo habitat.

Referências Bibliográficas

ALEXANDER, R. 1974 - The evolution of behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:325-381.

BROTHERS, D.J. 1975 - Phylogenu and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to mutillidae. *Scien. Bull. Univ. of Kansas.* 50(11):483-648.

DONOVAN, B.J. 1984 - Occurence of the common wasp, *Vespula vulgaris* in New Zealand. *New Zealand Jorn. of Zool.* 11:417-429.

EBERHARD, W.G. 1972 - Altruistic behavior in a sphecid . Suport for kin - selection theory - *Science.* 175 (4028):1390-1391.

EVANS, H.E. 1958 - The evolution of social life in wasps. *Proc. 10th. Int. Congr. Ent.* 2:449-457.

EVANS, H.E. & EBERHARD, M.J.W. 1970 - *The wasps*. Univ. of Michigan Press. Ann. Arbor. VI. 265 pp.

EVANS, H.E. & MATTHEWS, R.W. 1973 - Observations on the nesting behavior of *Tachypus petiolatus* in Colombia and Argentina. *Jour. Kansas Ent. Soc.* 46(2):165-172.

CADGIL, M. & MAHADAL, A. 1974 - Caste differentiation in the paper wasp *Ropalidia marginata*. *Curr. Sci.* 43 (15): 482.

GOBBI, N. 1975 - *Aspectos evolutivos da bionomia das vespas, visualizados através de estudos de reprodução* . (Dissertação de mestrado. Fac. Med. Rib. Preto - USP.) 88 pp.

GRANDI, G. 1961 - Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Boll. Inst. Ent. Univ. di Bologna.* 25: 1-659.

HAMILTON, W.D. 1963 - The evolution of altruistic behaviour. *Am. Nat.* 97:345-356.

HAMILTON, W.D. 1964a - The genetical evolution of social behavior I. *J. Theoret. Biol.* 7:1-16.

HAMILTON, W.D. 1964b - The genetical evolution of social behavior II. *J. Theoret. Biol.* 7:17-52.

HELDMAN, C. 1936 - Über das leben auf waben mit mehreren überwinterten weibachen von *Polistes gallica*. L. *Biol. Zbl.* 56:389-401.

IKAN, R.; GOTTLIEB, R.; BERGAMAN, E.D. & ISHAY, J. - 1969 - The pheromone of the queen of the oriental hornet, *Vespa orientalis*. *J. Insect Physiol.* 15: 1709 - 1712.

ISHAY, J. 1964 - Observations sur la biologie de le guêpe orientale *Vespa vulgaris* F. *Insects Sociaux.* 11 (3): 193-206.

ISHAY, J.; IKAN, R. & BERGMAN, E.D. 1965 - The presence of Pheromones in the oriental hornet *Vespa Orientalis* F. *J. Insect Physiol.* 11(9):1307-1309.

JEANNE, R.L. 1973 - Aspects of the biology of *Stelopolybia areata*. *Biotropica.* 5(3):183-198.

JEANNE, R.L. & FAGEN, R. 1974 - Polymorphism in *Stelopolybia areata*. *Psyche*. *81*(1):155-666.

KROMBEIN, K.V. 1960 - Biological notes on several southwestern ground nesting wasps. *Bull. Brooklyn. Ent. Soc.* 55:75-79.

LIMA, D.M.P. 1974 - Diferenciação de castas em *Stelopolybia pallipes*. *Ciência e Cultura*. *26*(7):348-349.

MARINO PICCIOLI, M.T. & PARDI, L. 1970 - Studi sulla biologia di Belonogaster. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus Monit. Zool. Ital. Supl.* 3:197-225.

MATTHEWS, R.W. 1968 - Microstigmus comes: sociabity in a sphecid wasp. *Science*. *160*:787-788.

MATTHEWS, R.W. 1968a - Nesting biology of the social wasp *Microstigmus comes*. *Psyche*. *75*(1):23-45.

MICHENER, C.D. 1969 - Comparative social behavior of bees. *Ann. Rev. Ent. 14*:299-342.

OVERAL, W.L., SIMÕES, D. & GOBBI, N. 1981 - Colony defense and sting autotomy in Polybia rejecta. *Rev. Bras. Ent.* *25*(1):41-47.

PARDI, L. 1946 - Ricerche sui Polistini. 7. La dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Ent. Univ. di Bologna*. *15*:25-84.

PARDI, L. & PICCIOLI, M.T.M. 1981 - Studies on the Biology of Belonogaster. 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* and the position of this genus among social wasps. *Mon. Zool. Ital. Supl. XIV* 9:131-146.

RICHARDS, O.W. & RICHARDS, M.J. - 1951 - Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera;Vespidae). *Trans. R. Ent. Soc. Lond. 102*:1-170.

RICHARDS, O.W. 1969 - The biology of some W. African social wasps (Hymnoptera: Vespidae, Polistinae) *Mem. Soc. Ent. Ital. 48*:79-93.

RICHARDS, O.W. 1971 - The biology of the social wasps (Hymnoptera, Vespidae) *Biol. Rev. 46*:483-528.

ROSS, K.G. & MATTHEWS, R.X.W. - 1982 - Two Polygynous overwintered *Vespula squamosa* colonies from the southeastern U.S. *The Florida Ent.* *65*(1):177-184.

ROSS, K.G. & VISSCHER, P.K. 1983 - Reproductive plasticity in yellowjacket wasps a polygynous perennial colony of *Vespula maculifrons*. *Psyche*. *90*(1-2): 179-191.

SIMÕES, D. 1977 - *Etologia e diferenciação de Casta em algumas vespas sociais*. (Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto-USP. 182pp.

SPRADBERY, J.P. 1973 - *Wasps* - Sed. Gwick & Jackson.Lond. 408 pp.

VILLAUME, M.; SCHWANDER, J. & ROLAND, C. 1969 - Note preliminare sur l'existence de colonies perennes et polygynes de P. germanica. *Comptes Rendus des hetodomadares des seances*. Paris. 269:2371-2372.

WEST-EBERHARD, M.J. 1973 - Monogyny in "polygynous" social wasps. *Proc. VII. Congr. IUSSI* London. 396-403.

WEST-EBERHARD, M.J. 1978 - Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *Journal of the Kansas Ent. Society*. *51*:832-856.

WILSON, E. 1971 - *The insects societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Cambridge, Mass. 548 pp.

THOMAS, C.M. 1960 - The european wasp in New Zealand. *New Zealand. Dep. of Scien. and Ind. Res. Inf. series.* (27): 74 pp.

YOSHIKAWA, K.; OHGUSHI, R. & SAKAGAMI, S.F. 1969 - Preliminary report on entomology of the Osaka City Univ. 5th. Expedition to Southeast Asia 1966. *Nature and Life in SE Asia.* 6:153-182.

Anais de Etologia - 5: 265-293, 1987

FUNDAMENTOS ECOETOLÓGICOS DA EPIDEMIOLOGIA DA INFESTAÇÃO POR CARRAPATOS EM BOVINOS, NOS VALES DOS RIOS GRANDE E PARANAÍBA (SÃO PAULO, TRIÂNGULO MINEIRO E GOIÁS).

URIEL FRANCO ROCHA*

O carrapato *Boophilus microplus* (Canestrini) teve origem provavelmente no Sul da Ásia e sua atual distribuição geográfica está representada na Figura 1, copiada de SHAW *et al.* (1970). Em que pese a opinião de NUÑES *et al.* (1982) de que ele tenha sido introduzida na América do Sul pelos colonizadores ibéricos entre os séculos XVI e XVIII, parece que, pelo menos as menções de carrapatos nas regiões tropicais do Brasil, quando datadas de há um século ou mais, diziam respeito às espécies autóctones do gênero *Amblyomma*. É bem verdade que a taxionomia dos ixodídeos só se desenvolveu bem na segunda metade do século passado, o que dificulta, deste ponto de vista, a revisão do tema.

O fato é que, no Brasil, a primeira menção de doença grave de bovinos transmitida por ixodídeo parece ter sido a de FAJARDO (1901), que assinalou a babesione neste país. É bem certo que espécies autóctones de carrapatos, sempre incomodaram bastante os colonizadores, sendo bem conhecida a aversão de Drª Carlota Joaquina a esta... "terra de mosquitos e de carrapatos" (SETUBAL, 1950). A iracunda rainha lusa parece que se defrontara com alguma das espécies de *Amblyomma*, que ainda hoje atacam avidamente o homem, o cavalo e o cão, mas que só esporadicamente afixam-se a bovinos, em pequenos números.

De fato não há no Brasil, entre as dezenas de espécies de *Amblyomma* descritas, uma só conhecida como mui infestante para bovinos ou a eles transmissoras de doen-

*CNPq/EPAMIG/ABCZ (EPAMIG - Estação Experimental Getulio Vargas - Caixa Postal 351, 38.100 - UBERABA - MG.)

ças. Em contraposição, cabe a tal gênero, na África, o principal papel na infestação e na transmissão de gravíssimas infestações riquetsiais e protozoarianas desses ruminantes (ROCHA, 1978).

Os gêneros *Amblyoma* e *Boophilus* diferem muito quanto aos modelos de ciclo evolutivo, visto que nas espécies do primeiro, cada instar impúbere sobe da pastagem ao hospedeiro, em que ingurgita e a seguir se desprende, para fazer a muda no solo, sendo que os adultos de cada sexo também sobem do solo ao hospedeiro, sobre cuja pele se fixam e donde as fêmeas se destacam depois de ingurgitadas, para fazerem a postura no chão. Já no gênero *Boophilus* as larvas sobem do pasto ao hospedeiro, ingurgitam, mudam ao instar ninfal através de uma ecdise e a ninfa, após ingurgitar-se, faz também uma ecdise e passa ao estágio adulto, de macho ou de fêmea; esta ingurgita-se depois de fecundada e só então se desprende para ovipor na pastagem. A Figura 2 (A e B) adaptada de COTTON (1915), ilustra essas mui significativas diferenças entre os ciclos evolutivos das espécies de cada um desses gêneros, das quais dependem características epidemiológicas muito importantes quanto à evolução das respectivas espécies nos hospedeiros e quanto às doenças que a eles transmitem.

Antigos pecuaristas paulistas, mineiros e goianos, habitantes dos vales dos Rios Grande e Paranaíba, entrevistados nestes 45 anos pelo signatário, afirmaram que o atualmente denominado *B. microplus* pelos cientistas, é carrapato que não existia por aqui antes da vinda das primeiras levas de Zebu indiano. O que havia no gado, às vezes, era o chamado "estrêlo", ou "redoleiro", muito mais comum, porém, nos cavalos, nos burros e mais ainda nas antas, nas capivaras e nos porcos selvagens. Nos redutos onde viviam esses mamíferos silvestres abundavam também os "micuins pólvora" e os "micuins chumbinho", mormente nas matas de várzeas, onde atacavam vorazmente os caçadores. Esses depoimentos parecem deixar claro que aqueles experimentados homens do campo estivessem falando dos adultos, larvas e ninfas de várias espécies do gênero *Am-*

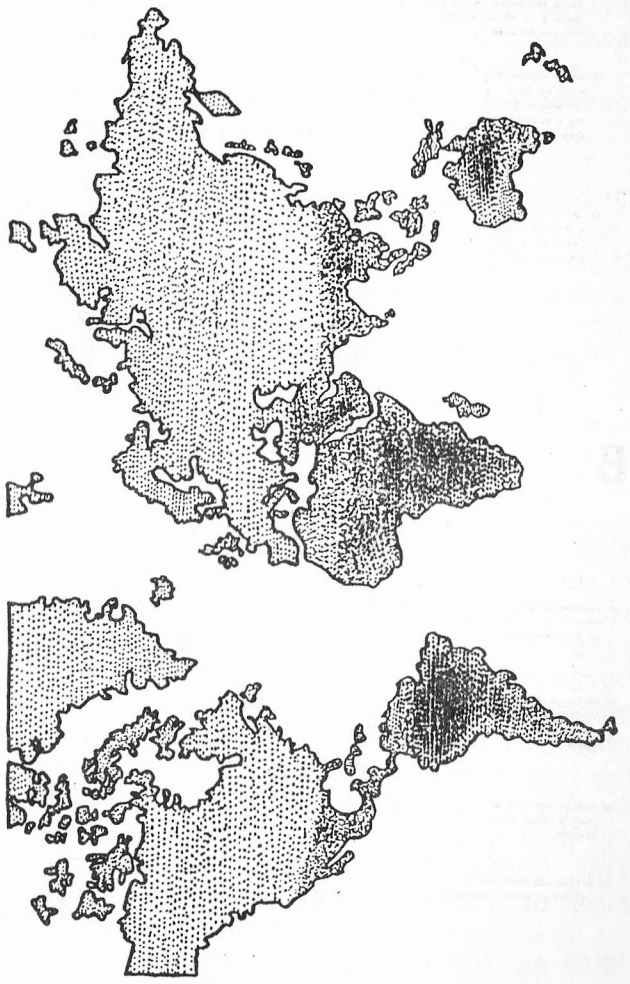


FIGURA 1 - Distribuição geográfica de Carrapatos do gênero *Boophilus*.

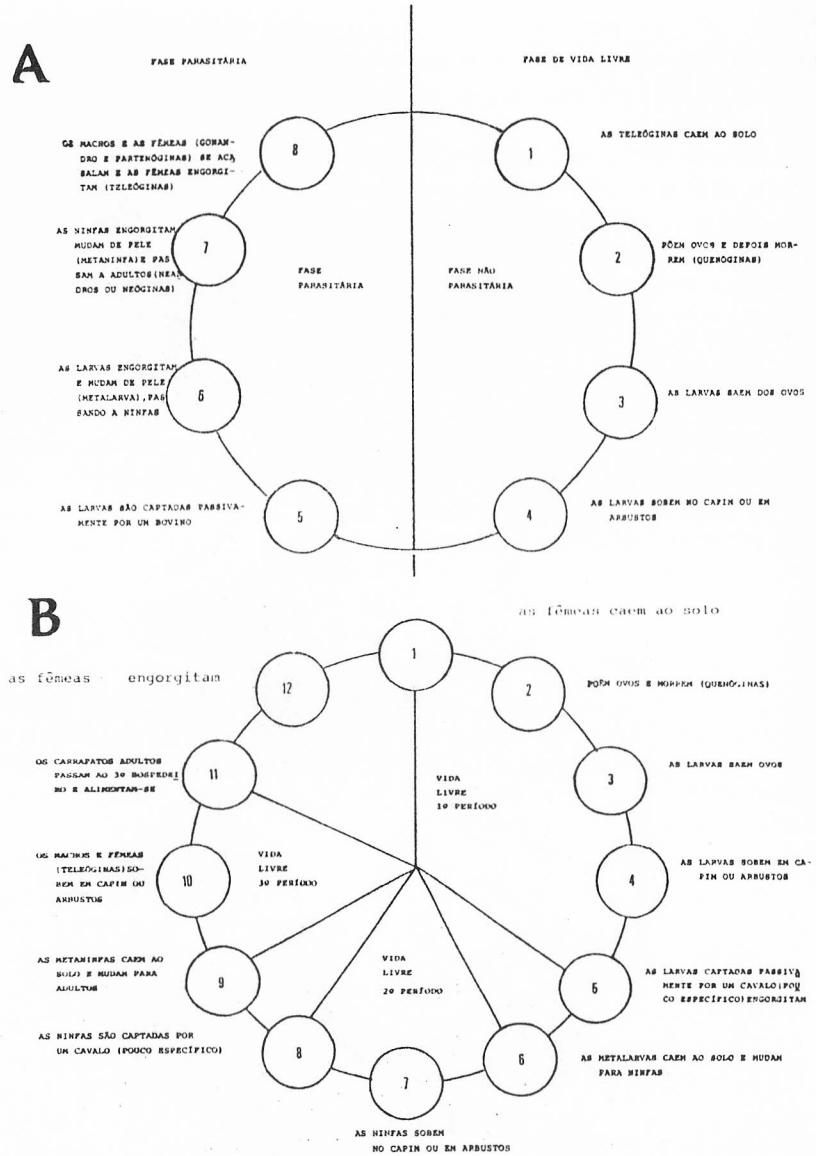


FIGURA 2 - Diagramas comparativos entre os ciclos evolutivos de *Boophilus Microplus* (A) e *Amblyomma cajennense* (B).

blyomma.

Com o progressivo desmatamento e com a conseqüente rarefação ou mesmo a extinção de parte da fauna autóctone de mamíferos, escassearam também ou desapareceram, algumas das espécies regionais desse gênero, relativamente eurixeno, de ixodídeos; as que sobreviveram passaram gradualmente a adaptar-se aos mamíferos domésticos, todos alóctones. SANTOS *et al.* (1985) fizeram observações com a espécie que mais se adaptou nesse sentido, A. *cajennense*, hoje um dos flagelos da equinocultura.

Por outro lado, o gênero *Boophilus*, embora introduzido na região com a vinda do zebu e ainda que seja bastante oligoxeno, com acentuada preferência pelos bovinos, a expansão destes, acompanhando o desmatamento e à formação de pastagens, vem propiciando ao ixodídeo o encontro e a oportunidade de adaptar-se a hospedeiros autóctnes, entre os quais veados e capivaras, segundo observações de alguns autores (MACHADO *et al.*, 1985), observações essas de inegável conseqüência na epidemiologia da boofilose nesta zona do país e nas campanhas que vierem a ser formuladas para sua controle.

Feitas estas considerações preliminares destinadas a, sem pretender esgotar a bibliografia do tema, situá-lo em bases teóricas suficientes e ainda assim compatíveis com as limitações de tempo adequadas a uma dissertação em congresso, deixo à iniciativa dos interessados a consulta da ampla bibliografia ixodológica disponível, que é das mais ricas, tanto a nível internacional como até mesmo ao nacional. Os iniciantes têm, por exemplo, à sua disposição a bibliografia internacional que vem sendo coligida pela "US Naval Medical Research Unit nº 3" (Cairo, Egito), cujos volumes I a VII (HOGSTRAAL, vols. 1-7, 1970-1982) alinham citações desde a época de Homero (800 anos AC) até à década atual. Ao nível nacional há várias revisões, sendo bem recentes as de PEREIRA (1982) e de PISANELLI & OLIVEIRA (1983). No que tange à importância atual do tema no Brasil, um inquérito conduzido por HORN & ARTECHE (1984) revelou que a espécie *B. microplus*, a única do gênero assinalada neste país, está pre-

sente em 95,6% de seus municípios. Quanto à metodologia para estudos ixodológicos o signatário recomenda o manual australiano de SUTHERST *et al.*(1978), uma contribuição de sua própria autoria (ROCHA, 1984) e, de modo especial, o minucioso trabalho do VERÍSSIMO (1985).

Com isto o objetivo desta dissertação fica restrito ao relato sumário e atualizado das contribuições da equipe a que tenho satisfação de pertencer como Pesquisador Visitante do CNPq, equipe este que inclui pesquisadores da UNESP (Jaboticabal, sp), do IZ (Colina, SP.), da EPAMIG (Uberaba,MG.) e da ABCZ (Uberaba,MG.), integrando estudos concluídos, ou em andamento, nos vales dos rios Grande e Paranaíba, com observações nos estados de São Paulo, Minas Gerais e Goiás, tendo como tema o carrapato *B. microplus*.

Cabe relembrar de início que a espécie em foco enquadra-se no grupo dos "carrapatos de um hospedeiro", em cujo ciclo evolutivo alterna-se uma fase de vida livre com uma de vida parasitária.

Fase de vida livre

Esta fase começa pelo desprendimento das fêmeas ingurgitadas, que LAHILLE (1917) denominou "teleóginas" (Figura 2B). Logo que cai ao solo cada uma delas busca ativamente esconder-se sob quaisquer tipos de detritos,em redutos úmidos, mas não encharcados. Evidência recolhida pela equipe (ROCHA *et al*, 1984a) sugere que a fotofobia comprovada das teleóginas pouco tenha a ver com alguma necessidade hipotética de penumbra, visto que em vários experimentos bem controlados não houve diferença significante quer na postura, quer no desenvolvimento embrionário dos ovos de teleóginas desprotegidas da luz do dia, quer nos das mantidas permanentemente nas trevas.

Como explicar então que elas consistentemente procurem locais pouco iluminados imediatamente após desprenderem-se do hospedeiro e antes de iniciarem a postura? Obviamente qualquer resposta que se fizesse traria a mar-

ca, inevitável para cada pergunta científica, do antropocentrismo próprio das limitações humanas dos cientistas!... Com tal restrição, uma das motivações plausíveis para o comportamento dessas fêmeas poderia ser quiçá o fato de as zonas umbrosas, livres dos raios diretos do sol, conservarem melhor a umidade, por estarem menos sujeitas à evaporação e situarem-se no ponto mesmo da edafotranspiração. A necessidade de ambiente úmido, reconhecida pelos ixodologistas em geral, ficou mui bem documentada nos trabalhos da equipe, mais para a embriogênese e para sobrevivência de larvas e de ovos do que para a ovipostura (CÂNDIDO *et al.*,1983; ROCHA WOELS & ROCHA, 1983a; ROCHA *et al.*, 1984b; ROCHA & COSTA, 1985; ROCHA *et al.*, 1985a; MARTHO *et al.*, 1986).

Conseqüência interessante desses achados foi a averiguação de que o microclima das pastagens desta região é ecologicamente mais adequado para a vida de *B. microplus* do que as mesas de laboratório em Jaboticabal, SP. e em Uberaba, MG., possivelmente pelo fato da atmosfera de laboratório, à altura de 90 cm acima do solo, confundir-se praticamente em características com as do macroclima da região, com débito de umidade relativa durante quase o ano inteiro, no que tange ao limiar de 80%, requerido para a embriogênese do ácaro.

Cabe acrescentar que o microclima das pastagens têm fontes de umidade, como o orvalho e a chuva, inexistentes no interior daqueles laboratórios.

Outra razão plausível para o fototropismo negativo das teleópaginas recém-desprendidas dos hospedeiros , ao buscarem locais pouco iluminados, poderia ser uma tendência porventura impressa em seu patrimônio genético pela seleção natural, como meio de ocultarem-se elas à visão de inimigos naturais predadores, mormente os de hábitos diurnos.

A propósito, muitos foram os predadores de *B. microplus* identificados nesta região, alguns invertebrados, outros vertebrados.

Entre os primeiros destacaram-se quatro gêneros de formigas: *Solenopsis*, ou "lava-pés"; *Camponotus*, ou "sa-

rá-sarás", ou "formigas-sapé"; *Ectatomma*, ou "formigas-tesoura"; e *Irydomirmex*, ou formiguinha-doceira", ou "caseira". O comportamento dessas formigas, em seu predatismo sobre carrapatos, tem particularidades genéricas:

A "lava-pés" é fortemente atraída pelas teleógi-nas, não só de *B. microplus*, mas também de *Amblyomma*, de *Rhipicephalus* e de *Anocentor*. Grandes concentrações delas atacam teleóginas que venham a situar-se num raio de 10 metros de distância dos formigueiros, sendo sua cutícula cortada e provocado o derramamento do conteúdo viscoso, em que ficam capturadas várias das agressoras. Outras vêm então carregando partículas de terra, com que enxugam os fluídos derramados. A terra impregnada com esses fluídos é moldada em pequenas bolas, que as formigas transportam entre as pinças para o formigueiro. Há pastos na região em que é praticamente impossível fazer estudos ao ar livre com teleóginas, tal a destruição a que são sujeitas pelas *Solenopsis*, que perfuram as tampas de lâminas de papel, de plástico ou de pano adotadas pela equipe (ROCHA WOELZ e ROCHA, 1983b; ROCHA, 1984; VERÍSSIMO, 1985). É tal, porém, a vitalidade das teleóginas de *B. microplus*, que muitas delas, depois de devoradas pela metade, continuam a ovipor. Parece que as "lava-pés" não se interessam tanto pelas teleóginas mortas como pelas vivas, tanto assim que quando há abundância de presas elas abandonam as semi-consumidas que venham a morrer, as quais só devoram integralmente quando escasseiam as presas vivas. O ataque das *Solenopsis* às teleógi-nas dá-se em qualquer hora do dia ou da noite.

As "formigas-sapé" ou "sará-sara", do gênero *Camponotus*, têm penetrado nos recipientes em que se hajam colocado teleóginas de *B. microplus* para estudo, para a li vindo às vezes em várias centenas e chegando a colonizar tais recepientes, para onde podem transportar suas ninfas e onde podem ser encontrados até alguns zangões. Em dias claros as formigas "sapé" permanecem durante horas imóveis na proximidade das teleóginas, aparentemente à espera dos ovos, visto que os vão carregando entre as pinças, à medida que eles são produzidos. Se o dia, entretanto, estiver nublado e úmido, essas formigas podem pinçar o corpo de alguma teleógina que não esteja muito túrgida, ou de alguma das menores, cujo diâmetro facilite esse fato, e carregar a presa para fora do recipiente. A atividade da *Camponotus* intensifica-se nas horas crepusculares.

Formigas do gênero *Ectatomma*, conhecidas do vulgo como "formigas tesoura", são predadoras solitárias, invadindo os frascos em números de uma ou duas e podendo capturar as teleóginas menores ou mais flácidas e carregá-las, uma a uma, para suas tocas rasas, que talvez não possam ser consideradas verdadeiros formigueiros, visto que ali se reunem poucas dezenas de formigas. Podem atacar as teleóginas a qualquer hora do dia ou da noite e sua picada é bem dolorosa, devendo o pesquisador acautelar-se ao observar tais formigas.

As *Irydomirmex*, ou formiguinhas "caseiras" ou "doceiras", são as mesmas que se tornam incomodas às donas de casa da região, pois colonizam espaços entre os azulejos, donde fazem incursões e escavam galerias em bolos e outros alimentos. São também conhecidas predadoras de insetários, onde produzem consideráveis estragos. Assim, em um de nossos experimentos com a mosca do berne, *Dermatobia hominis* LonJr, em uma só noite mataram e esfacelaram 100 imagos! Elas às vezes atacam teleóginas de *B. microplus*, quando estas são postas a ovipor no laboratório. Começam por roer aos poucos a cutícula de suas presas, abrindo buraquinhos, por onde ganham acesso aos órgãos e fluídos dessas presas, que são removidos aos bocadinhos, até deixar-lhes somente a cutícula, límpida e translúcida. Aqui novamente fica manifesta a incrível vitalidade da teleógina, que continua a por ovos mesmo depois de devorada pela metade! Fato interessante é que as formiguinhas "doceiras" preferem as teleóginas mortas, nas quais se concentram em número maior e de onde se afastam quando nada mais houver de comestível.

Uma espécie, ainda por determinar taxionomicamente, de inseto dermáptero do gênero *Forficula*, conhecida na região pelos nomes vulgares de "tesourinha", ou de

"lacrainha", vinha sendo uma invasora assídua dos recipientes em que se deixavam teleóginas para estudos ao ar livre, sem que se lhes tivesse podido atribuir dano ao ácaro (ROCHA, 1984). Mais recentemente GOULART *et al.* (1986), em trabalho minucioso, comprovaram que tal espécie de forficula é ávida predadora de ovos de *B. microplus*, dos quais cada indivíduo do inseto consome em média cerca de 1800, sendo 150 a 180 por dia.

A "aranha armadeira", *Phoneutria nigriventer*, comprovou-se predadora de teleóginas de *B. microplus*, tanto em condições de campo, como nas de laboratório; a tarântula *Lycosa erythrognatha* demonstrou-se como tal em condições experimentais de cativeiro, segundo observações originais de ROCHA WOELZ & ROCHA (1983c).

Muitas outras espécies de invertebrados, incluindo dípteros *Phoridae* (ROCHA *et al.* 1984b), ácaros de vida livre, crustáceos Armadillidae, anelídeos, moluscos e Blattariae têm sistematicamente invadido os recipientes em que se estudam formas adultas, ovos e larvas de *B. microplus*, sem que até hoje tenha sido possível conhecer o grau de intimidade que cada categoria dessa multidão de invertebrados assume com as fêmeas do carrapato (ROCHA, 1984), motivo pelo qual estudos neste sentido estão sendo continuados e ampliados.

Mais de uma espécie de vertebrados foram surpreendidas em predatismo sobre *B. microplus*, entre elas ratos e camundongos (FALEIROS *et al.*, 1983), *Rattus rattus*, *R. norwegicus* e *Mus musculus*. IHERING (1940, 1953) já registrara que ratos e camundongos comem carrapatos, e que algumas espécies de aves também o fazem, entre as quais duas de Cuculidae, o "anú" (*Crotophaga ani*) e a "alma de gato" (*Piaya cayana*), uma de tiranídeo, o "bem te vi" (*Pitangus sulphuratus*) e três de falconídeos, o "carã-carã" (*Milvago chimachima*), o "carancho" (*Polyborus trarus*) e o "gavião pomba" (*Ictinea plumbea*). ALVES BRANCO *et al.* (1983) haviam registrado que a "garça vaqueira" *Aigretta ibis* é a ativa predadora de carrapatos *B. microplus* no Rio Grande do Sul.

Tendo em mente essas contribuições, o signatário vem pesquisando e fazendo o levantamento de predadores vertebrados do ixodídeo na região, com os seguintes resultados: 100 "anús" abatidos pelo signatário no meio do gado e 100 do "anú branco" (*Guira Guira*), há mais de três décadas, só tinham no englúvio e na moela gafanhotos, O "carã-carã" tinha no conduto digestivo muitos carrapatos e fezes frescas de bovinos; o "gavião pomba" tinha exclusivamente carrapatos, sendo que desses falconídeos foram abatidos dois exemplares da primeira e um da segunda espécie (ROCHA, 1984). Quanto à "garça vaqueira" foram feitas duas observações na margem goiana da Represa de São Simão; na primeira, VILELA *et al.* (1985) encontraram o total de sete carrapatos *B. microplus*, ou a média de 3,5, em duas garças abatidas, em cujos englúvios havia em média 194,5 gafanhotos, duas aranhas, um termita e um gongolo. Na segunda amostragem foram conseguidas quatro "garças vaqueiras", todas abatidas no meio do gado, na pastagem, tal como na primeira visita; as contagens de artrópodos no inglúvio, em média, foram: 117 gafanhotos, 13 grilos, 3 aranhas e **nenhum carrapato** (ROCHA & VILELA, 1987, inédito). Em ambas as ocasiões foi feita uma estimativa perfunctória da infestação do gado, em amostragens, pelo método de VILLARES (1941), de 30 cabeças de gado, tomadas ao acaso no rebanho em cujo concício estavam as garças abatidas: na primeira observação, em Julho de 1985, houve a contagem média de 7,32 partenóginas com mais de 4mm de comprimento e, na segunda visita, em Setembro de 1987, a contagem média de partenóginas foi 4,82. Estes achados, contrastados com os de ALVES BRANCO *et al.* (1983), no Rio Grande do Sul, indicam que esta ave Ardeidae têm como componente principal de sua dieta os acrídeos, conforme postula FUENTE (1985), mas que não despreza os carrapatos, consumindo-os em maior ou em menor abundância em função do grau de infestação do rebanho. Assim nos super-suscetíveis taurinos gauchos as garças encontraram infestação suficiente para que ALVES BRANCO *et al.* (1983) delas recuperassem, de quatro garças abatidas, 55 a 225 exemplares de *B. microplus*, enquanto a equipe do

signatário, trabalhando em Goiás junto a rebanho zebuíno escassamente parasitado por carrapatos, encontrou, em seis aves abatidas, quatro sem nem um carrapato dno inglúvio, uma com cinco partenóginas e uma com duas partenóginas.

Além dessas espécies autóctones de aves silvestres, o signatário e sua equipe confirmam que duas espécies alienígenas, uma doméstica, a galinha (*Gallus gallus*) e a outra semi-doméstica, a "galinha d'Angola" (*Galopavo meleagris*), são ativas catadoras de carrapatos diretamente da pele dos bovinos (ROCHA, 1984) e mesmo de equínos e de bubalinos, sem desprezarem as teleóginas que caem desses hospedeiros, tanto do gênero *Boophilus* quanto de *Amblyomma* e *Anocentor*.

As observações mais originais, entretanto, do signatário e sua equipe, no que tange a predadores vertebrados de *B. microplus* e de outras espécies de ixodídeos, dizem respeito ao sapo Bufonidae *Bufo paracnemis*. Ficou bem demonstrado para esta espécie de sapo que larvas, ninfas e adultos de *B. microplus* são por ela prontamente devorados, quer quando as presas estão soltas no ambiente natural, quer quando lhe são oferecidas livres ou imobilizadas em fita adesiva. Em "ratoeiras-alçapão" armadas em celeiro pululante de ratos e camundongos só caíram sapos, durante semanas consecutivas, fazendo supor que os sapos, atraídos quiçá pelo olfato, afugentam os murídeos, que FALEIROS *et al.* (1983) comprovaram também, na mesma região, serem ávidos desses carrapatos como alimento. Esses achados contrariaram afirmações de autores nacionais e estrangeiros de que sapos não atacam seres imóveis e menos ainda presas mortas e que não aceitam, nem digerem, larvas de muscóideos: ficou comprovado que *B. paracnemis* engole com avidez carrapatos dos gêneros *Boophilus*, *Amblyomma*, *Rhipicephalus* e *Anocentor*, larvas de moscas domésticas (*Musca domestica*), de mosca dos estábulos (*Stomoxys calcitrans*), de mosca varejeira (*Cochlyomyia hominivorax*), as desta última tanto vivas como mortas e mormente se impregnadas de exsudato da "bicheira". O sapo devora ainda ávidamente camundongos vivos e ratos jovens de tamanho para isto compatível com o do próprio sapo, mas rejeita como alimento cadáveres desses roedores, e lesmas vivas. Todas estas observações com o sapo foram publicadas (VERÍSSIMO *et al.*, 1985; GARCIA *et al.*, 1985). O exame de fezes de sapos mantidos em cativeiro e alimentados com carrapatos e com larvas de muscóideos mostra que eles digerem mui bem tais presas, delas restando nos excrementos somente restos cuticulares de partes em que o exo-esqueleto tem a quitina mais espessa.

O tópico dos predadores naturais vertebrados sobre carrapatos continua a interessar, e muito, o signatário e sua equipe, sendo o tema explorado de várias formas. Assim, iscando anzois com fêmeas ingurgitadas de *B. microplus*, foram capturadas no lado goiano do vale do Rio Paranaíba e no lado paulista do Rio Grande, reiteradas vezes, lambaris do gênero *Astyanax*, tanto nos próprios rios como em córregos deles tributários, sendo que na margem paulista foram também pescados com a mesma isca, vários exemplares do peixe alienígena, *Tylapia nilotica* (ROCHA *et al.*, 1987).

Nos estudos de campo em que se usam armadilhas iscadas com fêmeas ingurgitadas de carrapato, é frequentemente que elas sejam encontradas desarmadas, sem a isca; em uma das vezes que a isca desapareceu de uma "ratoeira de mola", ficaram ali presas várias penas da asa e do peito de uma ave, as quais, comparadas com as de espécimens conservados em nosso incipiente museu de predadores, com elas não se identificaram.

Será que algum ornitólogo poderia classificar a ave em questão, mesmo que fosse até gênero, orientando assim a busca da identidade do sub-reptício predador alado e valendo-se para isto de penas apenas?

Esta e outras questões exsurgem a cada instante no trabalho de campo do epidemiologista, cujo trabalho foi desde priscas eras pioneiras inovador na abordagem ecológica da patologia, antes mesmo que a ecologia se erigisse em ciência autônoma.

Ao fechar este sumário sobre as forças naturais, animadas e inanimadas, que marcam o diapasão da dinâmica

de vida livre de *B. microplus* e de outros ixoxídeos, contra ou a favor da sua adaptação e à sua sobrevivência na região, um pequeno e simples experimento buscou simular o efeito de um abaixamento súbito de temperatura sobre a embriogênese de *B. microplus*, resfriamento este súbito e prolongado por cinco dias, para imitar os dias de geada, comuns no inverno da região; isto foi feito colocando várias alíquotas de 200mg d'ovos do ácaro em geladeira com temperatura acompanhada por meio de termômetro "de máxima e mínima", parâmetros que oscilou entre 4ºC e 8ºC: a vasta maioria dos ovos pereceu, mas uma percentagem deles sobreviveu e, quando reposta à temperatura ambiente, produziu larvas dotadas de muita vitalidade (FREITAS *et al.*, 1987, no prelo). Este simples ensaio demonstra a grande riqueza de possibilidades de pesquisa no que tange a qualquer das características do ambiente em sua atuação sobre as formas de vida livre dos carrapatos.

Isto posto, sumariemos o que vem sendo feito no que se atem ao trabalho da equipe no estudo da fase parasitária de carrapatos de bovinos.

Fase de vida parasitária

De 1942, ano de formatura do signatário em Medicina Veterinária, e em que iniciou suas atividades propriamente profissionais na região, até meados da década de 70, havia por aqui tal predomínio de zebuínos sobre os taurinos que o problema da infestação de bovinos por *B. microplus* passava desapercebido da quase totalidade dos pecuaristas, a ponto das drogas carrapaticidas não merecerem interesse dos comerciantes de produtos veterinários. Naquele ano e em 1943 o signatário não encontrou carrapaticidas para comprar nem em Barretos (SP) e nem em Uberaba (MG), tendo de mandá-los vir de São Paulo, com a finalidade de aplicá-los em equídeos, visto que não havia necessidade de fazê-lo nos bovinos.

Hoje, por motivos cuja análise minuciosa ocuparia mais tempo do que o concedido ao signatário para esta

dissertação, mas que ele está cuidando de publicar alhures (ROCHA, 1987a, 1987b), o rebanho da região, que era totalmente taurino até meados do século XVIII, e que azebuou-se gradativamente até tornar fenotípicamente "zebu puro por cruza", como ficou dito acima, nas décadas centrais do século XX, o rebanho da região está de novo mui "bostaurado". As invernadas dos vales dos rios Grande e Paranaíba, de São Paulo, Triângulo Mineiro e Goiás, que há vinte anos branquejavam de boiadas aneloradas, pretejam agora de mestiços zebuino/taurinos, em que o componente taurino provem mormente da raça Holandesa.

Em conseqüência disto, a infestação por *B. microplus* nos rebanhos bovinos cresceu enormemente em importância e os pecuaristas tornaram-se bem conscientes do que chamam o "problema do carrapato"; também os comerciantes de drogas de uso em pecuária têm agora nas carrapaticidas tópicos de primacial importância em suas vendas, para o que mantêm em estoque várias marcas de produtos de tal natureza, contendo vários princípios ativos. A resistência genética do carrapato e muitos desses princípios conscientizou os usuários e muitos bovinocultores, e já demandam dos cientistas métodos biológicos de profilaxia do carrapato, que não se fundamentem somente na terapêutica anti-ixodídica.

Tudo mostra que as dimensões do problema alteraram-se drásticamente nas duas últimas décadas e quem convive com os bovinocultores percebe que a tendência do mesmo é de agravamento a curto prazo, visto que o carrapato, em rápida ascensão populacional, está sendo acompanhado de um cortejo imenso de conseqüências sanitárias e econômicas, que abrem um vasto leque de necessidade e de oportunidade de pesquisas.

Com o intuito de integrar-se nesse contexto, o signatário e seus colaboradores da UNESP (SP), da EPAMIG (MG), do IZ (SP) e da ABCZ(âmbito federal) intensificaram pesquisas também sobre diversos aspectos da fase parasitária do ciclo de *B. microplus*, abrangendo não apenas a ecologia da relação parasita-hospedeiro e as implicações desse relacionamento para o parasita e para o hospedeiro,

mas também buscando formas adequadas de interromper, nas condições próprias da região, a atual carga excessiva de carrapatos no gado, com destaque nas medidas puramente biológicas, mas sem descurar as abordagens mais modernas de terapêutica contra carrapatos.

Entre os fatos apurados sobressaem imediatamente os referentes à maior suscetibilidade dos hospedeiros taurinos em comparação com a dos zebuínos, isto é, à maior resistência de indivíduos puros da subespécie *Bos indicus* quando comparada à dos pertencentes à subespécie *B. taurus*. Ficou comprovado:

a) Que taurinos conviventes com zebuínos num mesmo pasto com alta tensão ambiental de infestação por larvas de *B. microplus*, contribuem muito mais que esses zebuínos para a manutenção e para a elevação da tensão infestante do ambiente, podendo a contribuição maior do taurino potencializar-se ao quadrado da do zebuíno e alcançar valor da ordem de 100 ou mais vezes superior ao da participação deste para tal índice (ROCHA WOELZ *et al.*, 1983; ROCHA, 1984; ROCHA *et al.*, 1985b; VASCONCELOS *et al.*, 1986). Nesse sentido os taurinos tornam-se "má companhia" para os zebuínos, conforme ilustram as figuras 3 e 4, copiadas de ROCHA (1984);

b) Que a letalidade direta da infestação não tratada pode ser total para um lote de taurinos, enquanto os zebuínos com eles conviventes no pasto podem sobreviver, mostrando apenas, como sinais da infestação por *B. microplus*, dermatite generalizada e emagrecimento (MORAES *et al.*, 1983; MORAES *et al.*, 1986);

c) Que em pastos com moderada tensão de infestação por *B. microplus*, animais cruzados 3/4 Holando/Gir foram três vezes mais suscetíveis que os puros Gir e seis vezes mais que os puros Nelore às larvas do carrapato, quando a suscetibilidade foi avaliada pelos critérios de OBA & ROCHA (1971), permanecendo a mesma proporção para sua resistência a ninfas e a formas ainda não ingurgitadas de machos e de fêmeas do parasita; mas que quando o critério de comparação foi o número de fêmeas ingurgitadas com mais de 4mm de comprimento, contado em um dos flan

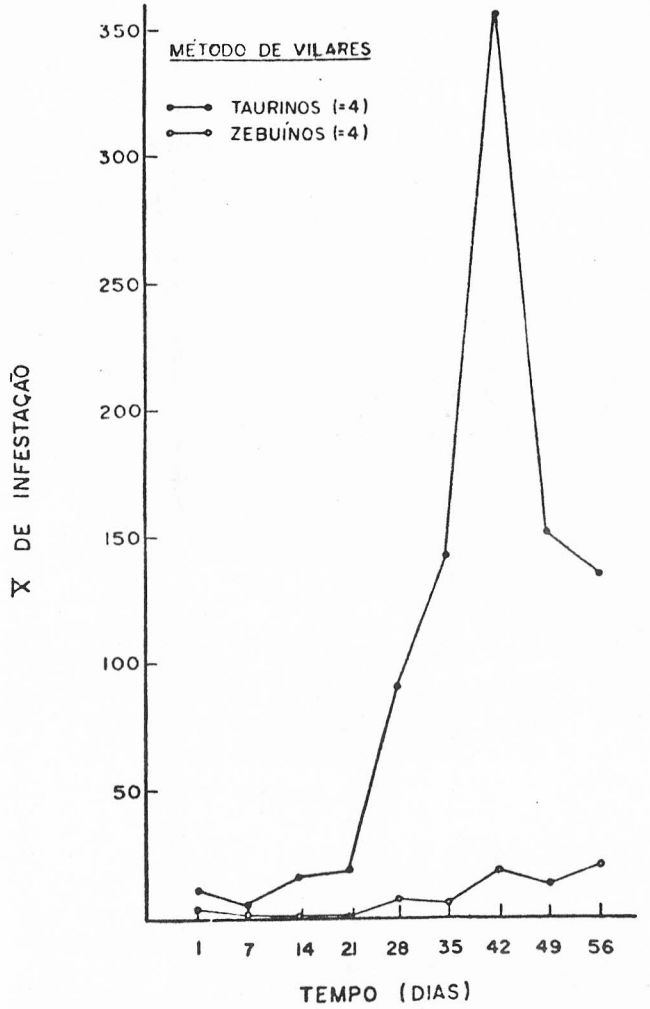


FIGURA 3 - Contagens semanais de partenóginas de mais de 4 mm no lado esquerdo de taurinos e de zebuinos (ROCHA, 1984).

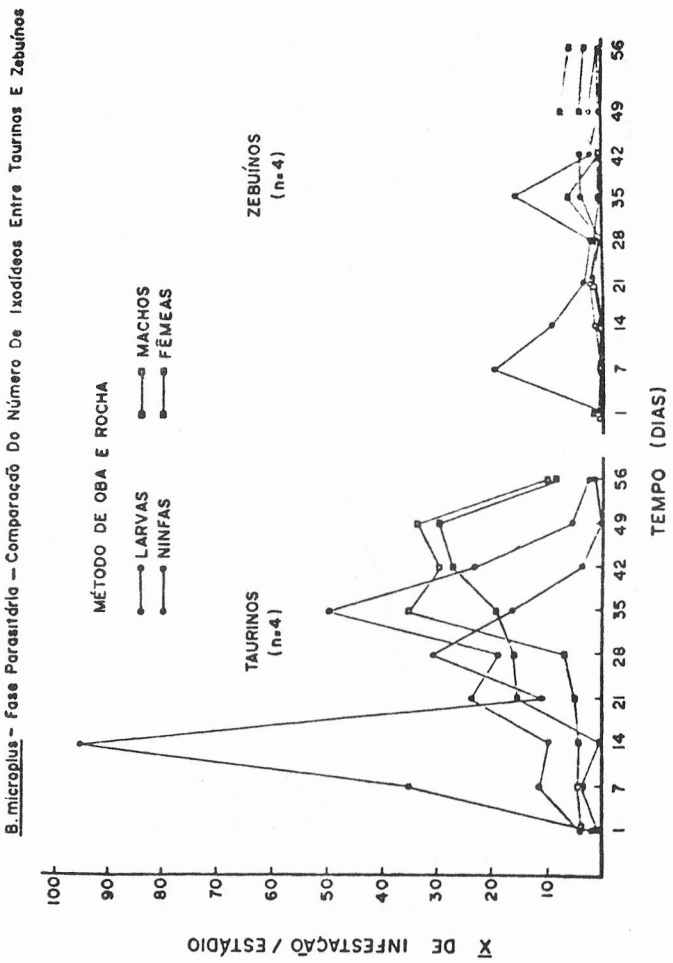


Figura 4 - Contagens semanais de larvas, ninfas e adultos em dois círculos de 10 cm de diâmetro, sovaco e na virilha de taurinos e de zebuínos.

cos do hospedeiro, pela técnica de VILLARES (1941), os mesmos mestiços Holando/Gir revelaram-se 15 vezes mais suscetíveis que os Nelore e da ordem de 7 vezes mais que os Gir. Quando se aplicaram a tais novilhos os novos critérios de ROCHA (1984), de comparação dos pesos e dos volumes das partenóginas recolhidas de um lado dos referidos animais e ainda do número e viabilidade de seus ovos, a proporção entre os Holando/Gir e os Nelore, do grau de suscetibilidade passou a 1:20. (Figuras 5, 6 e 7).

Tais resultados animaram esta equipe a iniciar observações no sentido de encontrar critérios novos e de compará-los com os disponíveis para estimar a herdabilidade da resistência e da suscetibilidade dos bovinos a *B. microplus*. Resultados preliminares, ainda inéditos, de observações lideradas por Veríssimo, na Estação Experimental de IZ em Colina (SP), e por Gomes, na Fazenda Experimental da EPAMIG, em Uberaba (MG), mostram já que esta nova abordagem poderá trazer resultados auspiciosos no melhoramento genético dos rebanhos leiteiros de cruza dos taurino/zebuínos (Colina, SP) e também plantéis zebuínos puros (Uberaba, MG).

De tudo o que foi dito quanto aos estudos da equipe sobre a epidemiologia e sobre a dinâmica etoecologia da infestação por *B. microplus* nos rebanhos bovinos dos vales dos rios Grande e Paranaíba, podem ser extraídas as seguintes conclusões fundamentais:

1ª - São muitos os predadores naturais de carrapatos na região e há razão para crer que o número deles ainda não descoberto seja grande, mas que o seu conjunto, somado às forças naturais inanimadas do ambiente seja amplamente sobrepujado pelo enorme potencial biótico de *B. microplus*;

2ª - Em face da longa sobrevivência das larvas desta espécie nas pastagens, a simples rotação de pastagens requereria a remoção dos bovinos delas por tempo superior à economicidade de tal medida na região;

3ª Corolário da 2ª conclusão é a de que a rotação de rebanhos resistentes com rebanhos suscetíveis na

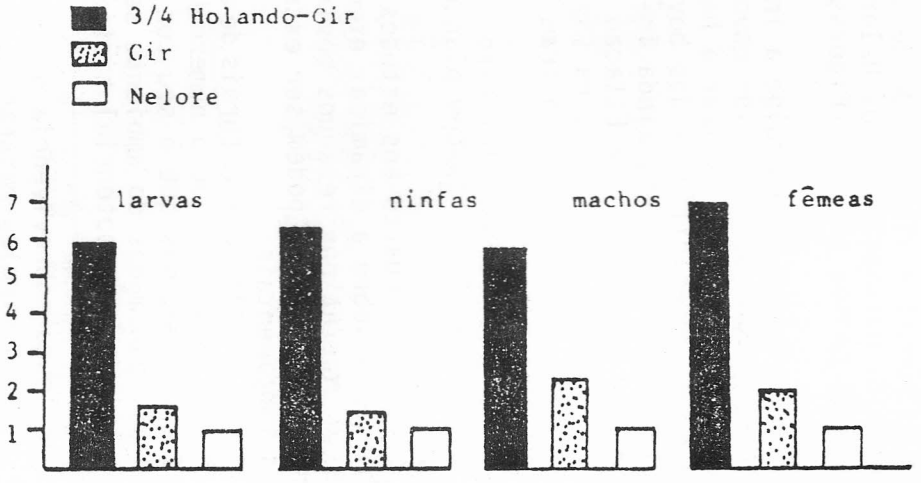


FIGURA 5 - Comparação de raças ou linhagens de bovinos quanto à resistência à *Boophilus Microplus* desde a fixação da larva à última ecdise.

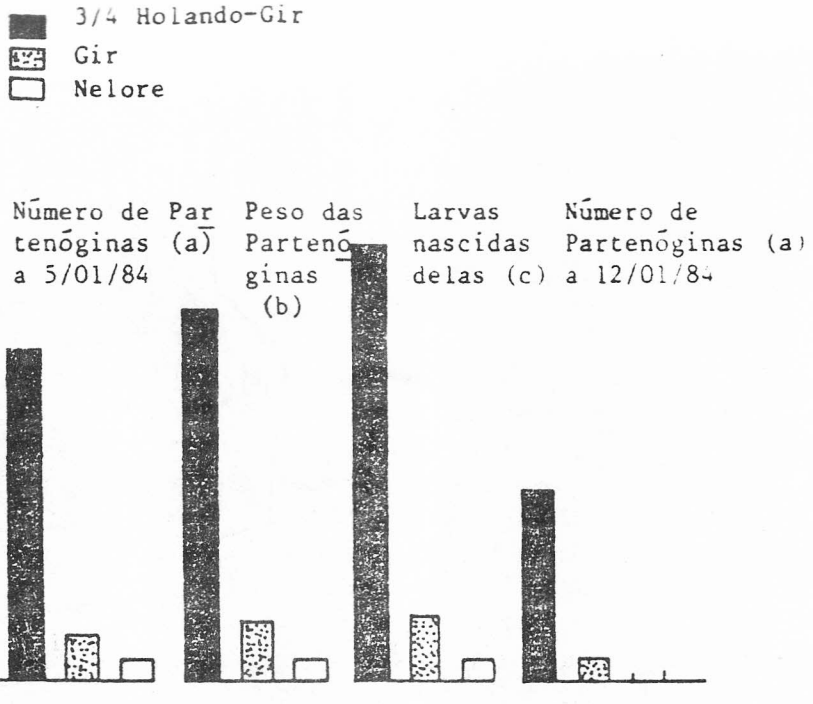


FIGURA 6 - Comparação de raças ou linhagens de bovinos quanto à resistência a *Boophilus Microplus* mediante três parâmetros referentes as partenóginas: a) contagem das afixadas do lado esquerdo do animal - critério de villares,1941; b) pesagem das mesmas (original); prolificidade delas (original)

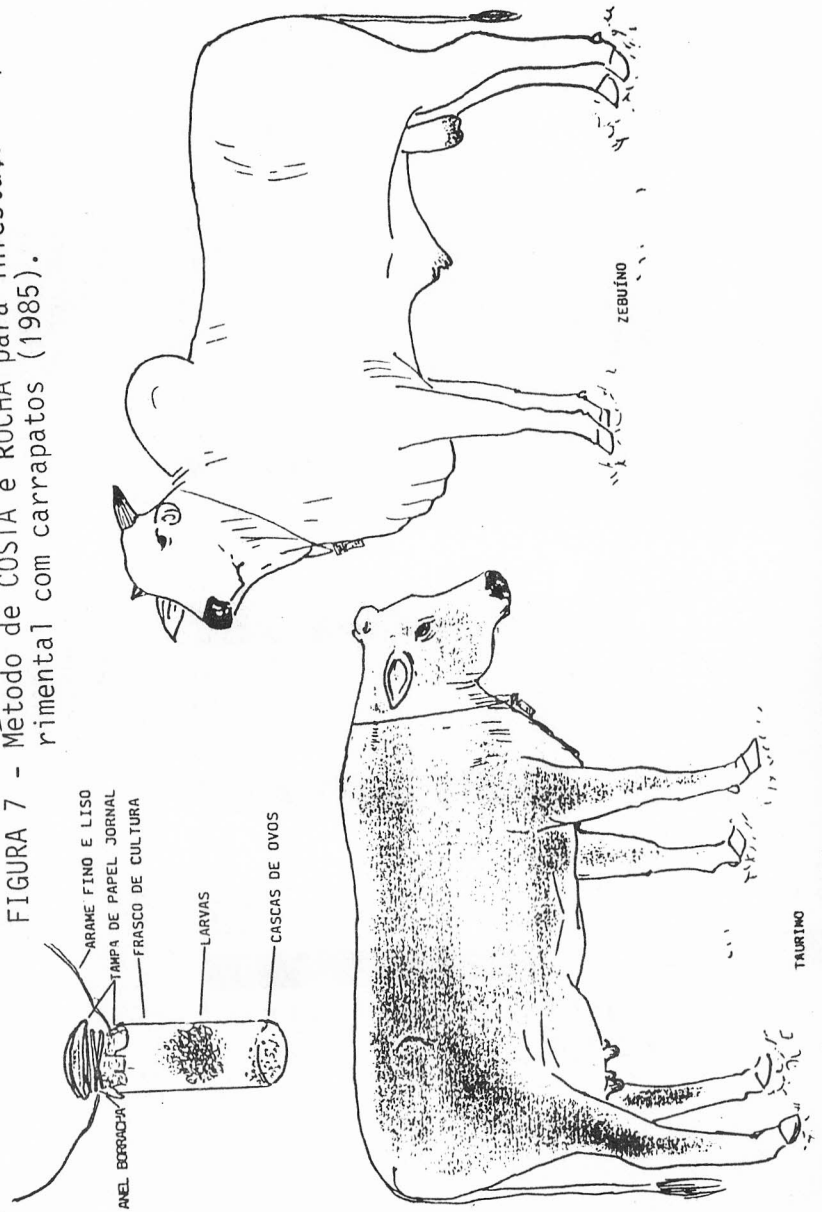


FIGURA 7 - Método de COSTA e ROCHA para infestação experimental com carrapatos (1985).

mesma pastagem oferece melhores perspectivas de manejo para baixar a tensão de infestação por larvas de *B. microplus*;

4ª - Os rebanhos muito suscetíveis, e em especial, aqueles em que seja alto o teor de sangue taurino, não podem ainda prescindir de terapêutica com drogas carrapaticidas;

5ª - É indispensável, no que tange a tais drogas, a vigilância e o monitoramento contínuos da seleção genética de linhagens de carrapatos a elas resistentes e à busca ininterrupta de novas drogas e de nova metodologia de aplicação terapêutica de drogas, para tentar superar o imenso potencial biótico do ácaro;

6ª - Em determinadas circunstâncias, por mais que tal providência contrarie a mentalidade ecológica de grande parte da comunidade científica, a tensão ambiental de infestação de certas pastagens pode crescer a um nível tal que dificilmente se conseguirá que o pecuarista não recorra à queimada;

7ª - Mister se torna, por isto, avaliar experimentalmente, em profundidade, sem excesso de emotividade contrária apriorística, a relação custo/benefício das queimadas de pastagens e de medidas alternativas que as possam substituir com vantagens sanitárias, econômicas e, obviamente, ecológicas.

Referências Bibliográficas

ALVES BRANCO *et al.*, Com. Téc. nº 1, EMBRAPA, UEPAE Bagé, RS, 1983, *in* Vilela *et alii*, 1985.

CÂNDIDO, I.C.; HATAYDE, M.R.; VASCONCELOS, O.T.; ROCHA, U.F. & ROCHA WOELZ, C. Ecologia de Carrapatos IV - Sobrevivência de larvas de *Boophilus mircoplus* no laboratório e no campo. *In: Congr. Soc. Bras. Parasitol., 8º*, São Paulo, Resumos, 1983, p. 273.

COTTON, E.C. - The North American Fever Tick. Notes on Life History. *Tenn. Univ. Exper. Sta, Bul. nº 13*, 1915, 77p.

FAJARDO, F. - A piroplasmose bovina no Rio de Janeiro. *Rev. Med. S. Paulo, 4:* 315-319, 1901.

FALEIROS, R.; ROCHA, U.F. & ROCHA WOELZ, C.- Ecologia de Carrapatos II - Predatismo de ratos e camundongos sobre o carrapato comum dos bovinos. *In: Cong. Soc. Bras. Parasitol., 8º*, S. Paulo, Resumos, 1983, p.134.

FREITAS, J.C.M.; SILVA, V.M.S.; MORAES, F.R. & ROCHA, U. F. - Ecologia de carrapatos XX - Influência do abaixamento brusco de temperatura, e de sua manutenção por cinco dias, sobre desenvolvimento embrionário e eclosão larval de *Boophilus microplus* (Canestrini), no prelo, *Ars. Vet.*, 1987.

FUENTE, F.R. - A garça boieira. *Fauna:* 2(20):194, 1985.

GARCIA, M.C.C.; FERRARI, O.; ROCHA, U.F.; VERISSIMO, C.; HOMEM, E.; MARTUCCI, R. & ALESSI, A.C. - Ecologia de Carrapatos XI - Realidades e crendices quanto a carrapatos, larvas de muscóides e lesmas, na dieta do sapo *Bufo paracnemis* L., *Vet. & Zoot.*, 1:95-99, 1985.

GOULART, S.; AMEIXEIRO, A.R.; FERREIRA, J.R.; ROCHA, U. F.; CHRISTÓFORO, M.T. & LAMOUNIER, J.L. - Ecologia de Carrapatos VII - Predatismo de insetos Forficulidae sobre ovos de *Boophilus microplus* (Canestrini), *Ars. Vet.*, 2(2): 233-236, 1986.

HOOGSTRAAL, H. - Bibliography of ticks and tickborne diseases from Homer (about 800 BC) to december, 1981. United States Naval Medical Research Unit nº 3, Cairo, Egypt, 1970 (vol. 1) to 1982 (vol. 7).

HORN, S.C. & ARTECHE, C.C.P. - Carrapato, berne e bicheira no Brasil. Inquérito. Secretaria de Defesa Sanitária Animal, Ministério da Agricultura, Brasília,1984, p. 83.

IHERING, R. - Dicionário dos animais do Brasil. *Dir. Publ. Agric. Secr. Agr. Ind. Com. Est. São Paulo*, 1ª Ed., 1940, 898 p.

IHERING, R. - Da vida dos nossos animais. Rotermund Cº, São Leopoldo, RS, 3ª Ed., 1953, 320p.

LAHILLE, F. - Altas de la garrapata transmisora de la tristeza. *Bol. Min. Agr. Rep. Argentina, XXII* (2):243, 1917.

MACHADO, R.Z.; FERREIRA, MACHADO, C.R.; ROCHA, U.F. & TOLEDO, C.Z.P. - Ecologia de Carrapatos XIII - *Boophilus microplus* (Canestrini, 1987) em infestação naturais de veados (*Ozotocerus bezoarticus bezoarticus*, Linnaeus, 1766) e de capivaras (*Hydrochoerus hydrochoeris*, linnaeus, 1762) dos Estados de São Paulo e de Mato Grosso do Sul, *Ars Vet., 1(1)*:47-50, 1985.

MARTHO, J.A.R.; MORAES, F.R.; COSTA, A.J.; ROCHA, U.F. & FERRARI, O. - Ecologia de Carrapatos XVI - Uma câmara úmida portátil para observações de postura e desenvolvimento embrionário de carrapatos ao ar livre, *Ars Vet.*, 2(2):221-231, 1986.

MORAES, F.R.; MORAES, J.R.E.; ROCHA, U.F.; COSTA, A.J. & ROCHA WOELZ, C. - Ação letal de *Boophilus microplus*, maior em taurinos que em zebuínos. *In Congr. Soc. Bras. Parasitol., 8º*, S. Paulo, Resumos, 1983, p. 276.

MORAES, F.R.; COSTA, A.J.; ROCHA WOELZ, C.; MORAES, J.R. E. & ROCHA, U.F. - Ecologia e taurinos a *Boophiplus microplus* (Canestrini) (Acari, Ixodidae), *Ars Vet.*, 2 (1): 45-52, 1986.

NUÑES, J.L.; COBEÑAS, M.E.M. y MOLTEDO, H.L. - *Boophilus microplus*, la garrapata comun del ganado vacuno. Hemisferio Sur, 1ª Ed., Bs. Aires, 1982, 184 p.

OBA, M.S. & ROCHA, U.F. - Os cinco critérios do Método VETUSP para a estimativa de drogas contra carrapatos: poderes larvicida, ninficida, adulticida, ovariostático e anti-embriogênico. *In: Conf. An. Soc. Paul. Med. Vet.*, 26ª, S. Paulo, 1971, *Anais* (Nota prévia).

PEREIRA, M.C. - Revisão taxionômica e morfo - biológica: *Boophilus microplus* (Canestrini, 1887). Quimio, Divisão Veterinária, R. Janeiro, 1982, 105 p.

PISANELLI, R.C. & OLIVEIRA, G.P. - Bibliografia internacional do carrapato bovino, *Boophilus microplus* Canestrini, 1887 (Acarina:Ixodidae), EMBRAPA, Deptº Difusão de Tecnologia, Brasilia, 1983, 316p.

ROCHA, U.F. - Investimentos pastoris brasileiros na África Ocidental, uma perspectiva econômico-sanitária, - Inst. Ciênc. Biomédicas, USP, São Paulo, 1978, 117 p.

ROCHA, U.F. - Biologia e controle biológico do carrapato *Boophilus microplus* (Canestrini). *Bol. Téc. nº 3, Fac. Ciênc. Agr. Vet. UNESP*, Jaboticabal, SP, 1984, 32p.

ROCHA, U.F. - Ensaio histórico-crítico da "bosindicação" do "Tucura" ibérico e da "bostauração" do zebu indiano, no Brasil. 1ª Parte: a imperdoável "bosindicação" quase total do "Tucura" (No prelo, 1987a).

ROCHA, U.F. - Ensaio histórico-crítico da "bosindicação" do "Tucura" ibérico e da "bostauração" do zebu indiano, no Brasil. 2ª parte: vantagens e perigos da "rebostauração" dos zebuinos brasileiros (Pronto para publicação, 1987b).

ROCHA, U.F.; BANZATTO, D.A.; ROCHA WOELZ, C.; BECHARA, G.H.; GALLUZZI, F.D. & GARCIA, M.C.C. - Ecologia de Carrapatos VII - A escassa influência da luz do dia sobre ovoposição e embriogênese de *Boophilus microplus* (Canestrini); equivalência de contagens de larvas e de cascas d'ovos. *Semina*, 5(16):5-15, 1984a.

ROCHA, U.F.; BELO, M.; MORAES, J.R.E.; SOGORB, A. & BARUCH, A. - Ecologia de Carrapatos VI - Influência da umidade ambiental sobre a invasão de fêmeas de *Boophilus microplus* (Canestrini), Acari, Ixodidae, por larvas de *Megaselia scalaris* Loew, Diptera, Phoridae. *Naturalis*, 29:93-100, 1984b.

ROCHA, U.F. & COSTA, A.J. - Ecologia de Carrapatos VIII - Nova técnica para observações eto-ecológicas com larvas de Ixodidae. *Biológico*, SP, 51(9): 243-245, 1985.

ROCHA, U.F.; COSTA, A.J.; FERREIRA, F.A. & MACIEL, R.A. - Ecologia de Carrapatos X - Câmara úmida improvisada para estudos de influências da umidade atmosférica e da suscetibilidade individual de bovinos sobre a ovoposição e embriogênese de *Boophilus microplus* (Canestrini), *Vet. & Zoot.*, 1:73 - 87, 1985a.

ROCHA, U.F.; CUNHA, E.J.; FALEIROS, R.B., GARCIA, M.C.C.; GALUZZI, F.D.; ARAÚJO, F.E.S., SUGUIMOTO, C.T. & AMARAL, M.T.C.G. - Comparação de resistência a *Boophilus microplus* entre novilhos de dois anos, das raças Nelore, Gir e cruzados 3/4 Holando-Gir, *Reun. An. Soc. Bras. Progr. Ciênc., SBPC*, 36ª, S. Paulo, Resumos, 1985b, p. 891.

ROCHA, U.F. & VILELA, L.D. - Ecologia de Carrapatos XXI - A "garça vaqueira", predadora de gafanhotos e, às vezes, também de carrapatos do gado, na margem goiana da Represa de São Simão. (Pronto para publicação, 1987).

ROCHA; U.F.; NAKAGHI, L.S.O.; HOMEM, E. & CHRISTÓFORO,M. T. - Ecologia de Carrapatos XXII - Captura de lambaris (*Astyanax* sp) e de tilápias (*Tylapia nilotica*) em rios e ribeirões de São Paulo e de Goiás, por meio de anzois iscados com fêmeas ingurgitadas de *Boophilus microplus* (Canestrini) (Em preparação para publicação, 1987).

ROCHA WOELZ, C. & ROCHA, U.F. - Ecologia de carrapatos V- Efeito do número de indivíduos na viabilidade e na sobrevivência das aglomerações de ovos e larvas de *Boophilus microplus*. *In: Congr. Soc. Bras. Parasitol.*, 8º, S. Paulo, 1983a. *Resumos*, p.274.

ROCHA WOELZ, C. & ROCHA, U.F. - Ecologia de Carrapatos I- Predatismo de formigas sobre carrapatas e seus ovos. In: *Congr. Soc. Bras. Parasitol.*, 8º, S. Paulo,1983b, *Resumos*, p. 133.

ROCHA WOELZ, C. & ROCHA, U.F. - Ecologia de Carrapatos III - Predatismo de aranhas sobre o carrapato comum dos bovinos. In: *Congr. Soc. Bras. Parasitol*, 8º, S. Paulo, 1983c, *Resumos*, p.135.

ROCHA WOELZ, C.; MORAES, F.R.; ROCHA, U.F.; COSTA, A.J.; FALEIROS, R.B. & FIGUEIREDO, P.V. - Ensaio comparativo de suscetibilidade natural de zebuínos e taurinos a *Boophilus microplus*. In: *Congr. Soc. Bras. Parasitol.*, 8º, S. Paulo, 1983. *Resumos*, p.131.

SANTOS, O.L.; MACHADO, R.Z.; ALESSI, A.C.; BECHARA,G.H.; COSTA, A.J. & ROCHA, U.F. - Ecologia de carrapatos XII - Mamíferos domésticos parasitados por *Amblyomma cajennense* (FABRICIUS, 1787), em Jaboticabal e Matão, SP. *O Biológico*, 51(8):215-218, 1985.

SETUBAL, P. - Nos bastidores da História, Saraiva,2ª Ed., São Paulo, 1950.

SHAW, R.D.; THORNBURN, J.A. Y WALLACE, H.G. - Control de las Garrapatas del Ganado Vacuno. Cooper, McDougall and Robert Son Ltd, 1º ed. Martins Press Ltd, London, 1970, 66p.

SUTHERST, R.W.; WHARTON, R.H. & UTECH, K.B.W. - Guide to Studies on Tick Ecology. Div. Entomol. Tech. Paper nº 14. CSIRO, Austrália, 1978, 59p.

VASCONCELOS, O.T.; COSTA, A.X.; MORAES, F.R.; ROCHA,W.F; GOMES, L.C. - Ecologia de Carrapatos XVIII - Comparação de números, pesos e capacidade de oviposição de teleóginas caídas diariamente de um hospedeiro taurino e de um zebuíno naturalmente infestados por *Boophilus microplus*. *Anais Vet.*, Jaboticabal, 2(2):237 - 46, 1986.

VERÍSSIMO, C.J. - Relatório de Estágio na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, "Campus" de Jaboticabal, UNESP. Ed. Autora., 1985, 65p.

VERÍSSIMO, C.; ROCHA, U.F.; FERRARI, O.; GARCIA, M.C.C.; MARTUCCI, R. & HOMEM, E. - Ecologia de Carrapatos IX- Predatismo de sapos *Bufo paracnemis* L., Bufonidae, Anura, sobre fêmeas ingurgitadas de *Boophilus microplus* (Canestrini), Acari, Ixodidae. *Biológico*, SP.,51 (6):157-159, 1985.

VILELA, L.D.; ROCHA, U.F.; MORAES, F.R.& COSTA, A.J. - Ecologia de Carrapatos XIV - A "garça vaqueira", predadora de gafanhotos e carrapatos. *Encontro Pesq.Vet., FCAVJ, UNESP, 10º*, 1985.

VILLARES, J.B. - Climatologia zootécnica III - Contribuição ao estudo da resistência e susceptibilidade genética dos bovinos ao *Boophilus microplus*, *Bol. Ind. Anim., São Paulo*, 4:60-86, 1941.

Resumos e Comunicações Científicas

Anais de Etologia - 5: 297-298, 1987

ATOS COMPORTAMENTAIS APRESENTADOS PELAS OPERÁRIAS FORRAGEIRAS DE *Atta sexdens rubropilosa* FOREL, 1908 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DURANTE A COLETA DE FOLHAS.

LUIZ CARLOS FORTI*
FRANCISCO S.D. MARTINS**

Aparentemente as operárias forrageiras de *A. sexdens rubropilosa* exercem funções restritas, de tal maneira que a distribuição das atividades desempenhadas pelas obreiras parece ser perfeita, cada qual, ou cada grupo, fazendo uma atividade diferente e exclusiva. Na verdade, o que ocorre é uma complexidade de funções exercidas pelas operárias, até certo ponto, independente da constituição física. O comportamento das operárias forrageiras foi estudado em uma colônia de laboratório de dois anos. A colônia foi mantida em um recipiente de fundo de barro com as laterais de plástico, que se comunicava com uma prancha de acrílico (Arena 1) através de um tubo de polietileno, esta por sua vez se comunicava com outra (Arena 2) através de uma ponte. As arenas eram circundadas por uma depressão construída de tubo PVC de 6 cm de largura e 3,5 cm de profundidade, preenchida com água para evitar a fuga das operárias. As operárias foram marcadas em código com esmalte de unha de diversas cores. As marcas feitas no tórax e no abdome permitiram marcar 32 operárias, num total de 5 marcações no transcorrer do experimento. Foram realizadas 20 observações de 4 horas cada, perfazendo um total de 80 horas. Na escolha para marcação das operárias, obedeceu-se a seguinte ordem: as primeiras operárias que chegaram a fonte de substrato, as que estavam cortando, as que estavam cortando e transportando e, por fim, as que aparentemente não estavam cortando e nem transportando. As formigas marcadas eram colocadas em cristalizadores para processar a secagem do

* Departamento de Entomologia, ESALQ-USP - Piracicaba-SP.
** Departamento de Zoologia, IBILCE-UNESP - 13.400 - São José do Rio Preto-SP.

esmalte, e após 12 horas da marcação eram soltas na arena 1. Observaram-se 15 atos comportamentais, principalmente os seguintes: a) o ato da operária se dirigir à fonte de substrato e não cortar; b) coletar o fragmento já cortado e transportar; c) apenas caminhar na arena 1; d) cortar e não carregar o fragmento; e) cortar e carregar o fragmento para o interior do orifício de abastecimento; f) caminhar até a fonte e retornar para o orifício de abastecimento sem carga aparente. Algumas operárias apresentaram vários atos comportamentais, como: dirigiram-se à fonte de substrato, selecionaram o vegetal adequado, cortaram e transportaram até o canal de abastecimento. Outras apresentaram um número de funções mais restrito, por exemplo cortaram por um período pequeno de tempo e transportaram por um tempo maior, ou mesmo só cortaram. Como a mesma operária pode desempenhar várias funções durante a atividade forrageira, não é desejável enquadrá-las em categorias fixas, no que diz respeito às atividades que desempenham.

* Convênio IPEF/FIPEC.

Anais de Etologia - 5: 299-300, 1987

REPOUSO E COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DA ARANHA ARMADEIRA *Phoneutria nigriventer* (ARANEAE: CTENIDAE) : PRIMEIRAS OBSERVAÇÕES

CESAR ADES*
IARA BORGES*

Conhece-se relativamente pouco a respeito do comportamento da aranha armadeira *Phoneutria nigriventer*, apesar de sua importância do ponto de vista médico. Neste estudo preliminar sobre o comportamento predatório, espécimes machos e fêmeas, adultos, cedidos pela Seção de Artrópodes Peçonhentos do Instituto Butantan foram observados, no laboratório, em viveiros de vidro e condições padronizadas de luz e alimentação. Como presas, foram utilizadas principalmente larvas de *Tenebrio molitor*. No REPOUSO, a armadeira assume posturas diversas, seja no fundo do viveiro, seja em uma das paredes. Numa postura típica, a parte ventral fica encostada ao substrato, as patas 1 e 2 estendidas para a frente, as patas 3 e 4 parcialmente flexionadas. Pode haver ajustamento postural às peculiaridades do substrato. ORIENTAÇÃO: a armadeira apresenta uma rotação do corpo em direção à presa, efetuada através de movimentos assimétricos das patas, seguida de LOCOMOÇÃO. PREENSÃO: patas se flexionam parcialmente ao redor da presa. MORDIDA: abertura e fechamento das quelíceras, com introdução da garra na presa. ERGUIMENTO DO CORPO: logo após a captura, as patas se mantêm mais esticadas, elevando o corpo da aranha. GRUDAR FIANDEIRAS a extremidade posterior do abdomen se abaixa: há contato das fiandeiras com o substrato. TRANSPORTE: locomoção com a presa nas quelíceras. MASTIGAÇÃO E MANIPULAÇÃO COM PALPOS: movimentos das quelíceras e palpos durante a ingestão. A armadeira assume PAUSAS durante a sequência, especialmente após morder a presa. A recusa da presa se marca pela ausência de reação ou por movimentos de LEVANTAR

* Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia (USP) - São Paulo-SP.

AS PATAS, e deslocamentos do corpo. O etograma apresenta semelhanças com o do comportamento predatório de *Scaptocosa raptoria* (Ades, Ciência e Cultura, Res., 1969, 21, 306; Fuchs, Tese, IPUSP, 1978) e de *Lycosa fasciiventris* (Escobar, Biology of Behaviour, 1985, 10, 55-65). A lentidão de alguns dos elos da captura caracteriza contudo o comportamento da armadeira. As observações parecem sugerir que: (1) como em *Scaptosa*, a prontidão à caça depende do estado motivacional da aranha: há inibição na fase de pré-postura e durante a guarda da ooteca; (2) *P. nigriventer* apresenta preferências quanto ao tipo e tamanho da presa; (3) a eliciação do comportamento defensivo pode fazer prevalecer reações de fuga ou defensivas diante de presas potenciais.

* FINEP, CNPq.

Anais de Etologia - 5: 301-302, 1987

ATIVIDADE DE COLETA DE NÉCTAR E OU PÓLEN EM COLZA (*Brassica napus* L. VAR. OLEÍFERA)

JOSÉ ESTÊNIO BATISTA ADEGAS*
REGINA HELENA NOGUEIRA COUTO**

Sendo a colza uma planta muito visitada por insetos no período de florescimento, foi realizado um trabalho com os objetivos de verificar as abelhas mais frequentes nas flores, o comportamento desenvolvido, tipo de coleta efetuado (néctar e ou pólen), se existe diferença no tempo médio gasto na coleta de néctar ou pólen por abelhas *Apis mellifera* em ambiente livre e ambiente telado, frequência das abelhas no decorrer do dia, e a correlação entre o número de insetos visitantes com os diferentes horários de observação.

Canteiros de colza (*Brassica napus*) com dimensões individuais de 2,5 x 5,0 m foram submetidos a 03 tratamentos: cobertura, cobertura com uma colônia de A. *mellifera* e sem cobertura.

As abelhas mais frequentes observadas durante o período experimental foram as das espécies *Trigona* sp (69,1%) e A. *mellifera* (33,9%). As abelhas A. *mellifera* coletavam polen pela manhã, no intervalo das 07 as 11 horas, demorando na flor 21,62 segundos para tal coleta e néctar durante o intervalo das 6 às 18 horas, demorando 6,16 segundos na flor, enquanto que as abelhas da espécie *Trigona* sp coletavam pólen exclusivamente, no intervalo das 7 as 18 horas, demorando cerca de 01 minuto e 24 segundos na flor para efetuar tal coleta. Esse longo tempo se deve ao comportamento desenvolvimento por essa espécie de perfurar a flor para a coleta de pólen. Não houve diferença significativa no tempo gasto pela *Apis mellifera* para a coleta de pólen e néctar nos canteiros telado com uma colônia de A. *mellifera* e descoberto. A frequên-

* Acadêmico do Curso de Zootecnia - FCAVJ/UNESP - Jaboticabal - SP.
** Departamento de Produção Animal, FCAVJ/UNESP - 14870 - Jaboticabal-SP

cia dessas abelhas na flor aumentava até às 10 horas, sofrendo uma diminuição até às 16:00 horas, aumentando novamente até às 18:00 horas.

Anais de Etologia - 5: 303-304, 1987

LEVANTAMENTO DA FLORA APÍCOLA NA REGIÃO DE JABOTICABAL

DARCLET DOS SANTOS MALERBO*
REGINA HELENA NOGUEIRA COUTO**

A flora apícola na região de Jaboticabal tem sofrido uma mudança muito brusca, que somada a queimadas e uso de pesticidas tem afetado de igual forma a população de espécies de abelhas nativas. Há cerca de 15 anos atrás Ferreira et al, (1974) realizaram um estudo dessa flora. Este trabalho teve como objetivo verificar quais as modificações ocorridas desde então nesta flora e o comportamento de coleta das abelhas visitantes. Para isso, foi realizado um levantamento semanal julho/86 a julho/87) das flores visitadas pelas *Apis*, Jataí e *Trigona* num raio de 2 km da FCAVJ, com respeito a sua atividade de coleta (néctar e ou pólen), tempo de coleta e coloração da flor visitada. Notou-se uma profunda mudança nas espécies vegetais nesta região graças a um intensivo desmatamento e queimadas para o cultivo de cana de açúcar. Foram catalogadas 24 espécies de plantas visitadas pela *Apis*. Destas espécies 33% eram visitadas para coleta de néctar, 29% para coleta de pólen e 38% para coleta de néctar e pólen. Dezoito destas espécies foram visitadas por *Trigona* e sete pela Jataí. As abelhas *Apis* visitavam as soqueiras de cana e as flores das demais 23 espécies vegetais. Com respeito à coloração das flores visitadas pela *Apis* notou-se uma predominância de branco (52,2%), seguida do amarelo (26,1%), rosa (13,0%) e laranja (8,7%). A Jataí também preferiu o branco (43%) com relação ao rosa (29%) e amarelo (28%) enquanto a *Trigona* visitou de igual modo as flores brancas (34%), amarelas (34%) e as rosa (16%) e laranja (16%). O tempo médio de coleta *Apis* foi de 11 segundos sendo que ela se demorou mais na cana (29 segundos, em média) e menos na unha-de-vaca (4 segundos). Neste mesmo ano, foram feitos 10 mapeamentos das áreas de

* Acadêmica de Zootecnia FCAVJ/UNESP - Jaboticabal-SP.
** Deptº de Produção Animal, FCAVJ/UNESP - 14870 - Jaboticabal - SP

cria e alimento, em média de 45 em 45 dias, observando-se uma correlação positiva entre a quantidade de cria e quantidade de pólen.

Anais de Etologia - 5: 305, 1987

ATIVIDADE DE COLETA NO CAMPO EM COLMÉIAS DE *Apis mellifera*, SUPLEMENTADAS COM RAÇÃO PROTEICA

LEOMAM ALMEIDA COUTO*
REGINA HELENA NOGUEIRA COUTO**

Comparou-se a atividade de coleta de pólen e néctar, água no campo, entre colméias instaladas em regiões canavieiras pobres em fonte proteicas, suplementadas com rações com 20, 30 e 40% de proteína bruta e não suplementadas. Foram utilizadas duas colméias em cada tratamento, com 3 repetições. As análises do número médio de operárias que entrou nas colméias de cada tratamento transportando pólen e néctar/água, no decorrer do dia, mostraram que: - nas primeiras horas da manhã (até as 9:00 hs) o número de abelhas que entra nas colméias transportando pólen é maior que o que transporta néctar/água. Entre 9:00 e 10:00 horas ocorre uma inversão nesse número que perdura por todo o restante do dia, independente do tratamento; - as colméias dos tratamentos que receberam rações coletaram menor quantidade de pólen em relação às colméias que não receberam. Para cada abelha que entrou na colméia transportando pólen, entraram, em média, 3,7 e 2,8 abelhas transportando néctar/água nos tratamentos que receberam ração e no que não recebeu, respectivamente; - as abelhas transportaram 5,8 e 2,8 vezes mais pólen no período da manhã (7:00 as 12:00 hs) que no período da tarde (13:00 as 18:00 hs) e, 2,13 e 2,85 vezes mais néctar e/ou água no período da tarde que no período da manhã, nas colméias que receberam e que não receberam ração, respectivamente; - o peso total da carga de pólen transportada por cada abelha foi, em média, de 6,54 mg, distribuido equitativamente nas duas corbículas, não tendo diferido entre as colméias.

* FAPESP - Processo nº 84/2207-07.

---

* Zootecnista graduado pela FCAVJ/UNESP - Jaboticabal-SP
** Deptº de Produção Animal, FCAVJ/UNESP - 14870 - Jaboticabal - SP

OBSERVAÇÕES PRELIMINARES SOBRE A BIOLOGIA E O MANEJO DE *Waglerophis merremii*, BOIPEVA, EM CATIVEIRO (OPHIDIA, COLUBRIDAE)

FLAVIO DE BARROS MOLINA*
MARIO BORGES DA ROCHA*

De ampla distribuição, esta serpente ocorre das Guianas à Argentina. É bastante típica pelo fato de conseguir achatar a parte anterior do seu corpo quando ameaçada e de alimentar-se quase que exclusivamente de sapos do gênero *Bufo*, a cujas toxinas cutâneas é imune. Desde meados de 1985, estamos mantendo alguns exemplares em terrários e viveiros, alimentando-os com rãs e principalmente sapos. Nossos objetivos principais são conhecer a biologia, desenvolver um manejo adequado a sua manutenção e expô-la ao público. Parte da corte já foi observada em um viveiro no laboratório onde conviviam alguns exemplares. Quanto às posturas obtivemos cinco nos meses de janeiro, agosto, setembro e dezembro, de 11 a 26 ovos cada que pesaram entre 2,3 e 13,1 g. Os ovos são alongados brancos e de casca mole e na maioria das vezes foram postos aderidos uns aos outros. Foram incubados em vermiculita que era umidecida a aproximadamente cada três dias, oscilando a temperatura de incubação entre 17 e 30ºC. O período de incubação para 19 ovos de uma ninhada de 23 (82,6% de nascimentos) foi de 89 a 95 dias e para 8 de uma ninhada de 11 ovos (72,7% de nascimentos) foi de 100 dias. Os recém-nascidos pesaram entre 3,8 e 6,2g, nascendo em ecdise e mostrando-se bastante agressivos. Já no final da primeira semana de vida foram alimentados. Além de pequenos sapos, já comeram também girinos e pequenas tilápias.

* Setor de Répteis da Fundação Parque Zoológico de São Paulo, Sao Paulo - SP.

A CRIAÇÃO DE *Gryllus sp*, PROCEDENTE DE SÃO BERNARDO DO CAMPO, PARA A ALIMENTAÇÃO DE LAGARTOS MANTIDOS NO ZOO DE SÃO PAULO

MARIO BORGES DA ROCHA*
FLAVIO DE BARROS MOLINA*

Em complementação às larvas do besouro da farinha (*Tenebrio obscurus* e *Alphitobius piceus*) e às baratas (*Blatella germanica*) fornecidas como base de alimentação dos lagartos mantidos pelo Zoo de São Paulo iniciamos em julho de 1986 uma criação de grilos com cerca de 25 exemplares procedentes de São Bernardo do Campo. Adultos são mantidos em caixas plásticas com 86 cm de comprimento, 54,5 cm de largura e 45 cm de altura, em grupos de aproximadamente 300 por caixa, dentro das quais folhas de jornal amassado aumentam a superfície disponível. Há sempre à disposição tubos com algodão umedecido em água e potes com ração de rato, oferecida esfarelada. Duas vezes por mês fornecemos sardinha pré-cozida e sêca. A postura é feita em potes com algodão umedecido. Filhotes são mantidos separados dos adultos e sua ração é oferecida fora dos potes. Passados onze meses contamos com um número estimado de 10.000 exemplares, já na 3a. geração e dês de o 8º mês estamos oferecendo semanalmente aos lagartos cerca de 200 grilos. Por sua grande capacidade locomotora estes insetos oferecem um bom estímulo visual aos lagartos que os perseguem pelo terrário ou os caçam de espera. Um grilo adulto pesa cerca de 1,4 g, correspondendo a 9 larvas de última fase do *T. obscurus*, ou a 9 pupas desta mesma espécie, ou a 50 larvas de última fase do *A. piceus*, ou ainda a 9 baratas *B. germanica*. Os lagartos que estamos mantendo com esta alimentação pertencem as famílias Gekkonidae, Iguanidae, Teiidae, Scincidae e Anguidae.

* Setor de Répteis da Fundação Parque Zoológico de São Paulo, São Paulo - SP.

NOVAS OBSERVAÇÕES SOBRE A REPRODUÇÃO DE *Ophiodes striatus* (SPIX, 1825), COBRA-DE-VIDRO, EM CATIVEIRO (SAURIA, ANGUIDAE)

MARIO BORGES DA ROCHA*
FLAVIO DE BARROS MOLINA*

Estamos mantendo em terrários no Zoo de São Paulo, desde julho de 1985, vários exemplares da cobra-de-vidro lagarto ápodo que se distribui pelo Brasil, Uruguai e norte da Argentina. Já aceitaram como alimento insetos de várias espécies, inclusive grilos criados no Zoo (*Gryllus sp*) minhocas (*Oligochaeta*), tatuzinhos (*Isopoda*), pequenos guarus (*Poeciliidae*) e filhotes de lagartixa (*Hemidactylus mabouia*). Seis nascimentos foram observados, nos meses de setembro a dezembro. A espécie é ovovivípara e os recém-nascidos apresentaram colorido idêntico ao das mães. O tamanho da ninhada variou entre 4 e 10 filhotes que mediram entre 10,0 e 14,5 cm de comprimento total e pesaram entre 0,3 e 1,2 g. Foram alojados em terrários separados da mãe para evitar-se canibalismo. No geral aceitaram alimento já na primeira semana de vida tendo ingerindo grilos, formigas, baratas (*Blatella germanica*) e larvas do besouro da farinha (*Alphitobius piceus*). Tomam a presa na pinça ou perseguindo-a pelo terrário, sendo neste caso, o estímulo visual mais eficiente que o olfativo. É conveniente separar-se os filhotes durante a alimentação, pois em algumas ocasiões observamos um filhote mordendo outro, possivelmente em disputa por alimento. Foi visto também um filhote regurgitando outro, já morto. Não conseguimos manter filhotes vivos por mais de dois meses.

* Setor de Répteis da Fundação Parque Zoológico de São Paulo, São Paulo - SP.

ALGUNS ASPECTOS DO APRENDIZADO NAS ABELHAS AFRICANIZADAS E SUA POSSÍVEL IMPORTÂNCIA ADAPTATIVA. III. A INFLUÊNCIA DO CONFINAMENTO*

ANTÔNIO FERNANDES NASCIMENTO JÚNIOR**

O trabalho constitui em observar as etapas de aprendizado (aquisição, extinção e recuperação da resposta aprendida) quando a abelha era submetida a dois tipos de aprendizado. O aprendizado A consistia em treinar a abelha a associar o local de uma fonte de alimento à hora do dia. O aprendizado B estava associado à orientação da abelha em voltar ao ninho.

As abelhas foram divididas em dois grupos: o primeiro era constituido por um grupo de insetos confinados na comeia imediatamente após o nascimento através de uma tela que os mantinha presos até a idade de 10 dias. No segundo grupo as abelhas eram marcadas ao nascer e observadas em liberdade até a idade de 10 dias. Após esse período as abelhas de ambos os grupos eram comparadas no tocante as etapas dos aprendizados A e B.

Os resultados demonstraram que não houve modificação significante no desempenho das abelhas de ambos os grupos de ambos aprendizados quando estas eram comparadas entre si. Assim a experiência externa, não se revelou necessária para o desenvolvimento normal das abelhas até a idade de 10 dias. Isso vem a suportar a idéia de que o desenvolvimento da memória sensorial pode ocorrer através de motivações internas da colmeia, como por exemplo, os odores características de seu interior.

* FAPESP, CNPq (PIG)
**Departamento de Biologia, Universidade de Ribeirão Preto (UNAERP), 14.100, Ribeirão Preto-SP.

Anais de Etologia - 5: 310, 1987

ALGUNS ASPECTOS DO COMPORTAMENTO DE OVÍNOS LANADOS E DESLANADOS EM REBANHOS MISTOS E SEPARADOS.*

MARCO ANTONIO FARES***, MATEUS JOSÉ R. PARANHOS DA COSTA**, FERNANDO MORÃO***, OTACILIO RAMOS NOGUEIRA***

Foram observadas 20 ovelhas, sendo 10 da raça Ideal e outras 10 do tipo deslanado, sem raça definida. As observações foram feitas no período de 06:00 às 18:00 horas, no setor de Ovinocultura da FCAV/UNESP, Campus de Jaboticabal - SP , durante 11 dias dos meses de junho e julho de 1987, considerando-se o tempo de pastejo; tempo de ruminação; tempo de ócio; tempo andando; tempo na sombra; ingestão de água e dispersão do grupo; sendo realizadas com os animais em grupos mistos e separados. O pastejo foi a atividade preponderante de ambos os grupos (79%), com pouca diferença entre eles, 80 e 78% para deslanados e lanados, respectivamente. As ovelhas ruminaram em média 60 minutos, como 45 minutos para as lanadas e 75 para as deslanadas sendo esta atividade feita preferivelmente na posição deitada (73 e 96% para as lanadas e deslanadas, respectivamente). As ovelhas deslanadas andaram mais do que as lanadas, respectivamente, 36 e 19% do tempo ócio, apresentando também uma maior frequência na ingestão de água (2,3 e 1,7) e uma maior permanência na sombra (63,41 e 45,27 minutos). Os grupos não se misturaram, permanecendo isolados em função das raças.

---

* FAPESP (87/0377-0)

** Departamento de Melhoramento e Nutrição Animal FCAV/UNESP, 14.870, Jaboticabal-SP.

***Zootecnistas, Graduados pela FCAV/UNESP, Campus de Jaboticabal-SP.

EDITORA LEGIS SUMMA

Fotocomposição, Arte, Fotolito, Offset,
Cartazes, Plastificação, Livros Costurados (Brochura e Capa Dura)

Gráfica Própria
Rua Dom Alberto Gonçalves, 1355 - Ribeirão Preto - SP
Fone (016) 626-8713 - (016) 626-0492