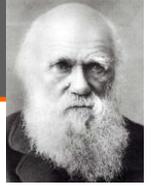




INSTINTO



- Darwin 1872

Não tentarei definir o instinto, mas todos sabem o que significa...

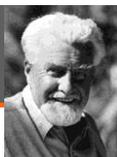
Um ato que é executado por um animal muito jovem, sem experiência

E por muitos animais da mesma espécie, do mesmo modo

Instintos verdadeiros só podem evoluir por seleção natural ou variações naturais e espontâneas dos instintos já existentes

Darwin, Charles, The origin of species by means of natural selection. 6th edn London, John Murray, 1872.

Lorenz



- dedicou-se a estudar padrões estereotipados de comportamento, que considerava herdados como estruturas morfológicas, e podiam ser usados para encontrar homologias entre espécies diferentes
- Instinto = Padrão fixo de ação
- Diferente de reação orientada, porque independe do aporte contínuo de informação ambiental



Instinto

- PFA independe de aprendizagem
- Quando ocorre, é um tipo especial

Estampagem

- Pouco tempo depois do nascimento, filhotes de aves nidífugas demonstram preferência por manter proximidade e seguir o estímulo que está mais próximo
- Período sensível
- processo irreversível
- Aprendizagem supra-individual
- vinculação filial e seleção natural
- efeitos de longo prazo
- ausência de efeito de reforçadores convencionais



INSTINTO É INATO

- Em suma, como apontado por Darwin e formulado por Lorenz, instinto refere-se a
- padrão comportamental causado por herança genética
- Padrão fixo
- Partilhado por todos os membros da espécie
- Não aprendido
- Derivado de um sistema organizacional controlado internamente
- Os mesmos parâmetros são usados para definir comportamento inato

Griffiths, PE (2002) What is Innateness? The Monist 85(1): 70-85.

COMPORTAMENTO ANIMAL INATO *VERSUS* ADQUIRIDO

- Primeiras décadas do séc. XX
- Duas escolas
- ANÁLISE EXPERIMENTAL (EUA)
 - dec. 1920: John B. Watson; B. F. Skinner
 - Estudo de um pequeno número de espécies: ratos, pombos
 - Estudo em laboratório
 - Ênfase em aprendizagem.
 - Objetivo: Construir leis gerais de aprendizagem
- ETOLOGIA (EUROPA)
 - dec. 1930: Konrad Lorenz; Niko Tinbergen
 - Estudo de um grande número de espécies; comparação entre espécies próximas
 - Estudo em condições naturais
 - Estudo de comportamentos relacionados à solução de problemas de sobrevivência e reprodução



PREMISSA DA EQUIPOTENCIALIDADE

- Pavlov (1927): Qualquer atividade reflexa pode ser escolhida para fins de investigação, uma vez que estímulos sinalizadores podem ser ligados a qualquer reflexo (...) qualquer estímulo pode ser transformado num estímulo condicionado.
- Skinner (1938): A topografia geral do comportamento operante não é importante. Qualquer resposta pode ser condicionada

Reformulação dos conceitos e superação da dicotomia

- Evidências contrárias a uma e outra suposição
- A idéia de que um comportamento OU É INATO OU É APRENDIDO teve que ser reformulada

Reformulação dos conceitos

- Dicotomia clássica PFA/tatismo é insuficiente
- Cabe buscar um modelo que dê conta de:
 - Variabilidade inerente aos processos motores
 - Diversidade de sistemas de controle
- Programa de Equivalência Motora
- Comportamento não é produto da liberação de respostas fixas de um repertório pronto, mas produto de combinação e dinâmica de seqüenciação capaz de gerar movimentos funcionais que obedecem a um conjunto de regras



Ades, C. 1991. O enfoque etológico ao estudo do movimento.

A aprendizagem de instintos

- UM INSTINTO PODE SER DESENVOLVIDO COM A EXPERIÊNCIA
- Bicar de filhotes de aves
- Hailman 1969
- ao nascimento, só importa forma e movimento da cabeça
- Ao longo dos dias, refinamento perceptual
- Tendência para bicar é inata
- Mas objeto a ser bicado é aprendido com experiência

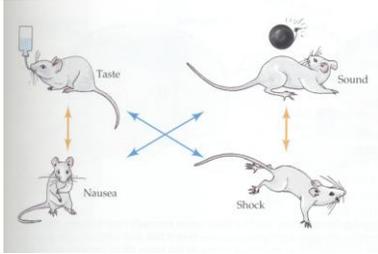


O instinto para aprender

- LIMITES BIOLÓGICOS À APRENDIZAGEM
- QUESTIONAMENTO DA PREMISSA DA EQUIPOTENCIALIDADE
- Algumas espécies são capazes de dominar tarefas de complexidade surpreendente com relativa facilidade, e em outras tarefas, surpreendem pela não aquisição da habilidade.
- Desenvolvimento destes padrões complexos chamam a atenção:
 - pela rapidez do estabelecimento, em alguns casos (assim como pela dificuldade em outros);
 - pela associação destas facilidades com problemas ecologicamente relevantes de cada espécie;
 - pelo contraste entre espécies;
 - pelo contraste, dentro da própria espécie, em diferentes contextos motivacionais, ou entre os gêneros.

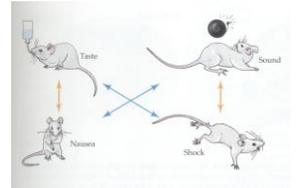
O caso da aversão alimentar

- Aprendizagem especial de aversão alimentar a alimento novo, associado a náusea, em ratos (Garcia et al., 1968, 1974), por aplicação de raio x, muito tempo depois:



O caso da aversão alimentar

- Qual a peculiaridade?
- basta uma associação, diferentemente da maior parte dos estudos de condicionamento clássico.
- a associação se estabelece, mesmo que o intervalo entre os estímulos seja grande, até de 7 horas. (No condicionamento clássico: poucos segundos)
- se o rato tiver ingerido no mesmo intervalo um alimento conhecido e um alimento novo, o rato desenvolve aversão ao alimento novo.
- fora do contexto do problema ecologicamente relevante, a preparação desaparece. Ex. sabor e choque, ou estímulo sonoro e náusea.



O caso da aversão alimentar

- A seleção de alimentos novos é um problema ecologicamente relevante.
- Ratos, em ambiente natural, expostos a alimentos novos, ingerem só um pouquinho da novidade, como se estivessem ajustados a uma estratégia de teste e de potencial desenvolvimento de aversão a itens inadequados.



DOIS DISCÍPULOS DE SKINNER DEFRONTARAM-SE COM A NOÇÃO DE PREDISPOSIÇÕES PARA APRENDER (Breland & Breland: *The misbehavior of organisms*)

- O guaxinim que raspava uma moeda na outra e não queria soltar (remoção de exoesqueleto de um lagostim)

- O porco que jogava moedas para o alto e esfregava no chão



DERIVA INSTINTIVA

- Se um animal tiver comportamentos instintivos fortes na área da resposta condicionada, no decorrer do treinamento haverá uma deriva em direção ao comportamento instintivo, em detrimento do comportamento condicionado, mesmo que isso atrase ou impeça o reforçamento.

Convergência de pensamento

- Nas duas escolas, há autores que buscaram uma convergência entre a Etologia e a Análise Experimental do Comportamento, buscando superar a dicotomia Inato vs Aprendido.

Etologia: *Hinde (Constraints on Learning)*

Análise Experimental: *Seligman (Biological Boundaries on Learning)*

O que o animal aprende no laboratório ou no ambiente natural resulta não apenas das contingências imediatas, mas também das contingências que sua espécie enfrentou antes, na história evolutiva.

- **MAS POR QUE A DICOTOMIA PERSISTE?**

GENES E AMBIENTE?

ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Os estudos sobre gêmeos monozigóticos: 100% de similaridade genética
- Similaridade comportamental = efeitos dos genes?
- Mas ambiente de criação também é o mesmo
- Experimento natural: gêmeos MZ que foram criados separadamente
- Primeiro estudo: Francis Galton 1864 n= 35MZ e 23 DZ
- Bouchard 1997: Estudo de Minnssota: ampliação da base de dados



ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Comparação como controles para o estudo de efeitos ambientais e genéticos.
- monozigóticos versus dizigóticos
- criados juntos versus criados separados
- outros irmãos naturais e adotivos
- Atualmente: notável base de dados
- Milhares de casos estudados
- diferentes faixas etárias
- diversos países (EUA, Austrália, Finlândia, Suécia, Holanda,...)



ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Holden 1980
- Gêmeos separados por 47 anos
- Ambos gostavam de licor doce
- Guardavam elásticos no pulso
- Liam revistas de trás para diante
- Mergulhavam torrada com manteiga no café
- Personalidades muito semelhantes



Gêmeos separados desde o nascimento
Jack - Caribe - pai judeu / Oskar - avô católico - Alemanha

Alcock 2001

ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Teste vocacional
- Correlação entre monozigóticos criados separados = 0,50
- Controle - Correlação entre dizigóticos separados = 0,07
- A diferença entre os grupos (da ordem de 0,43)
- efeito genético



Bussab, Ribeiro e Otta

ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- religiosidade.
- R idênticos = 58%; frateros = 27%
- atitude política
- R idênticos = 62%; frateros = 21%
- Embora não sejam características determinadas pelos genes, são produto de personalidade mediada pelos genes
- Personalidade: 5 dimensões: abertura, consciência, extroversão, harmonia e neurose
- Genética: 40%, ambiente partilhado: 10%, experiência individual: 25%, erro: 25%



Bussab, Ribeiro e Otta

ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Herança de psicopatologias
- Concordâncias para monozigóticos e dizigóticos:
 - transtorno bipolar: 67% x 16%
 - autismo: 96% x 23%
- Peso
 - monozigóticos juntos: 80%
 - monozigóticos separados: 72%
 - dizigóticos juntos: 43%
 - pais e filhos adotivos: 4%



Bussab, Ribeiro e Otta

ESTUDOS SOBRE GÊMEOS

- Todos esses resultados mostram efeito de genes e de ambiente sobre o comportamento

GENES E AMBIENTE?

- Afinal, o que quer dizer isso?
- A influência do ambiente se dá por aprendizagem, estímulo-resposta
- Como o gene influencia isso?
- Quando pensamos em gene para cor de pele, de olho, sabemos que o gene codifica a síntese de pigmentos
- E comportamento? Gene codifica o que?
- Tecidos e neurotransmissores

Preparação biológica e experiência

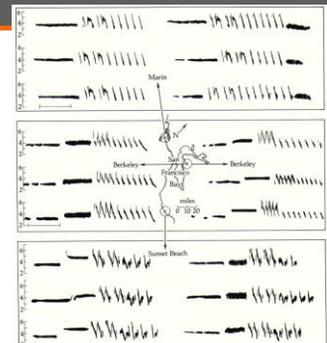
- Canto de aves



Pardal Zonotrichia leucophrys

Pequenas diferenças no padrão de canto levam a dialetos regionais

Marler, P; Tamura M 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. Science, 146: 1483 - 1486.



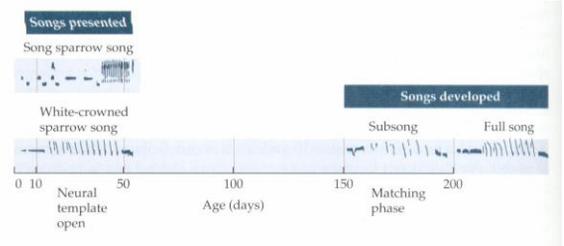
O efeito da experiência

- Hipótese para aprendizagem do canto (Marler, 1964):
- filhotes de pardal têm um período sensível de 10 a 50 dias após a eclosão em que seu sistema neural adquire informação ao ouvir a canção de um co-específico, mas não de outras espécies. Mais tarde, o pássaro ajusta seu próprio subcanto à memória do canto ouvida de seu tutor, e finalmente o imita perfeitamente, a não ser que seja ensurdecido.

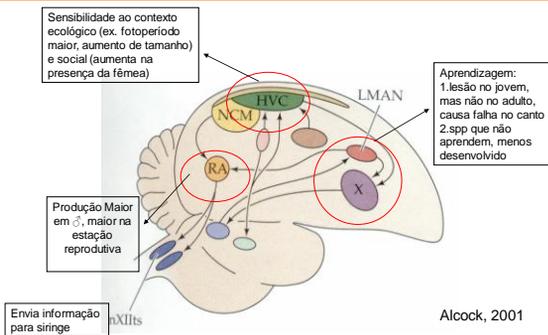


Preparação biológica

- Marler interpretou seus resultados como evidência de que durante o desenvolvimento do cérebro do pardal macho, ele adquire um mecanismo neural altamente especializado para a aprendizagem do canto

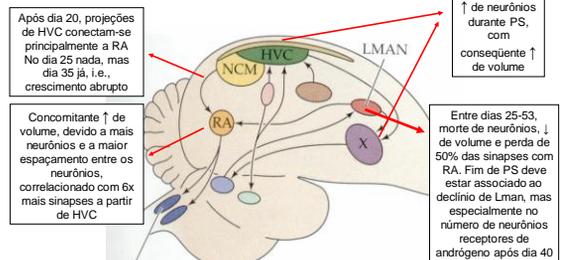


Preparação biológica: sistema neural dedicado ao reconhecimento e à imitação de cantos



O desenvolvimento do controle neural

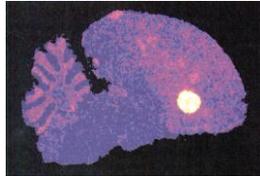
- Mandarins: período sensível entre 20 e 60 dias de idade



Arnold AP, 1994. Critical events in the development of bird song. Em LA Real Behavioral mechanisms in evolutionary ecology. Univ Chicago Press

Mais preparação biológica: efeito dos genes

- Estruturas do sistema neural são ativadas por atividade genética
- Gene ZENK
- Durante fase de aprendizagem, sua atividade aumenta em certos neurônios do sistema de canto, com aumento correspondente das proteínas codificadas
- Essas proteínas estão envolvidas nas atividades das áreas cerebrais
- Na fase adulta, com o canto cristalizado, a atividade de ZENK em certas células cessa



Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 89, pp. 5818-5822, August 1992
Neurobiology

Song presentation induces gene expression in the songbird forebrain

(Immediate-early gene/natural stimulus/auditory/avian neostriatum/species recognition)

CLAUDIO V. MELLO¹, DAVID S. VICARIO, AND DAVID F. CLAYTON¹

Interação genes e ambiente

- Diferenças cerebrais machos – fêmeas
- Machos ZZ, fêmeas ZW
- Estrogênio produzido por células cerebrais do feto masculino: induz o desenvolvimento de neurônios que ligam HVC e RA, dois núcleos de controle do canto
- Bloqueadores de estrogênio impedem o desenvolvimento do cérebro masculino.
- Estrogênio no cérebro feminino: masculinização do sistema de canto.
- **Capacidade de aprender um dialeto não é ambiental: depende de um centro, cuja existência decorre de interações genes e ambiente**

O efeito social

- Cowbirds (*Molothrus ater*)
- A privação do convívio com machos adultos da espécie leva a alteração do canto, especialmente do elemento final de alta frequência (whistle)
- No entanto, não altera seleção pela fêmea, que apresenta postura de cópula 400 msec antes da emissão desse elemento
- O principal correlato de escolha da fêmea é potência do canto, que é correlacionada com dominância dos machos



O efeito social

- E machos criados em privação acústica parecem machos dominantes
- Machos foram criados em privação acústica (sem machos adultos) mas em companhia de fêmeas da espécie
- Seria essa condição indutora do fenótipo dominante?
- Ao ser introduzidos em colônias, esses machos exibiam-se para fêmeas, cantando em frente a elas, sem se importar com os machos residentes
- Diferente de machos introduzidos mas que vieram de outra colônia (low-profile), que cantavam sem se posicionar



West MJ, King AP, Freeberg TM. 1994. The nature and nurture of new-phenotypes. Em LA Real Behavioral mechanisms in evolutionary ecology. Univ Chicago Press

O efeito social

- Machos criados em isolamento acústico mas com fêmeas co-específicas oriundas de diferentes populações (Carolina do Norte e Texas, com dialetos específicos no canto de machos)
- Diferenças nas primeiras frases do canto (a parte mais "provocativa" para fêmeas)
- Selvagens: machos TX produzem um elemento que é um conjunto de notas chamado MSE, os da CN não produzem
- Esse elemento confere maior plasticidade ao canto TX
- Machos criados em isolamento acústico com fêmeas TX apresentam MSE, e machos com fêmea CN, não!!!



O efeito social

- Os machos modulam o canto em função de comportamento das fêmeas
- Em ambiente natural, machos jovens têm contato com fêmeas adultas
- Quando emitem cantos ainda imaturos, fêmeas respondem ou não com "balanço" das asas
- Os machos observam esse movimento e modulam seu canto por reforço positivo



The case for developmental ecology

MEREDITH J. WEST, ANDREW P. KING & DAVID J. WHITE

- Ao longo de 20 anos de pesquisas com três subespécies, diferenças no padrão do canto e corte de machos e na responsividade de fêmeas
- MAS, as mesmas diferenças são induzidas intrapopulação, em uma geração, levando até mesmo a incompatibilidades reprodutivas
- Contexto de desenvolvimento importa: jovens interagem de forma diferente com coetâneos e com adultos, e esse padrão também difere se há presença de adultos ou não
- Quando adultos estão presentes, os jovens podem aprender mais sobre interação, mas podem atrasar a prática e o desempenho de vocalizações típicas de espécies. Sem adultos, o canto pode ser um evento mais frequente.



O efeito da audiência

- visão tradicional da função do canto
- Quanto melhor o canto, maiores as chances de Sucesso reprodutivo.
- Devemos agora qualificar essa afirmação: o canto carrega a marca da história social e vocal de um macho; sua eficácia e uso durante o época de reprodução depende do tipo de organização social vivida durante essa história.



ANIMAL BEHAVIOUR, 2003, 66, 617-622

INATO E ADQUIRIDO

- Macacos rhesus
- É possível identificar diferenças de temperamento em filhotes, como tendências mais agressivas ou mais temerosas
- Machos e fêmeas mais agressivos exibem déficit crônico no metabolismo de serotonina, com baixo nível do metabólito primário 5-HIAA (inibidor de agressão)
- Estudos indicam que diferenças em concentração de 5-HIAA são herdadas
- Gene 5-HTT (alelo LS confere baixa eficiência de transcrição em oposição a LL, diminui função serotoninérgica)



Suomi S.J. 2004. How Gene-Environment Interactions Influence Emotional Development in Rhesus Monkeys. Em The Complex Interplay of Genetic and Environmental Influences on Human Behavior and Development. EL. Bearer, CG Coll, RM. Lerner. Lawrence Erlbaum Associates. Mahwah, NJ

INATO E ADQUIRIDO

- Mas filhotes LS criados pela mãe não exibem menor concentração de 5-HIAA, enquanto aqueles criados com companheiros de mesma idade exibem
- Interação com a mãe "tampona" efeitos deletérios de LS, como maior consumo de álcool observado nos filhotes criados com companheiros
- O mesmo para déficit de atenção, atividade e maturação motora associado a LS e observado apenas em filhotes criados sem a mãe



INATO E ADQUIRIDO

- Estudos experimentais envolvendo criação cruzada de filhas de mães rejeitadoras e protetoras
- Fêmeas que foram criadas tanto com mãe adotiva quanto com mãe genética mais REJEITADORA apresentaram níveis menores de serotonina nos primeiros 3 anos de vida do que as criadas com mãe menos rejeitadoras
- Por sua vez, níveis mais baixos de serotonina dessas fêmeas foram relacionados a estilo materno mais rejeitador quando tiveram seus filhos

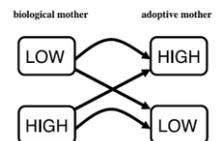


Macaque mother and infant feeding in close proximity (Photo: Stephen Ross).

Maestriperii, 2009

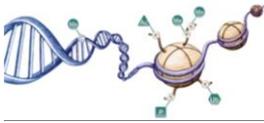
INATO E ADQUIRIDO

- Em ratos, o mesmo fenômeno se observa. Aqui uma forma importante de interação maternal durante o desenvolvimento inicial é lambar/catar (LC), mães podem ser classificadas como alta ou baixa LC
- Filhos de alta LC têm melhor desempenho em testes de memória e aprendizagem espacial, são mais exploradores de ambiente novo, têm menor resposta fisiológica ao stress
- Experimentos de criação cruzada: criação é mais importante, os efeitos estão associados à interação inicial com a mãe
- Como? Efeitos epigenéticos



Champagne & Curley , 2009

- Processos epigenéticos referem-se à regulação da expressão gênica, sem alteração na estrutura do DNA
- Um desses processos, bastante estudada, é a metilação, isto é, a ligação de um grupo metil à base citosina em áreas reguladoras do gene
- A metilação impede o acesso de RNA polimerase e fatores de transcrição ao DNA, silenciando aquele gene
- Esse padrão de metilação é mantido durante a divisão celular e pode passar para a prole



Champagne & Curley , 2009

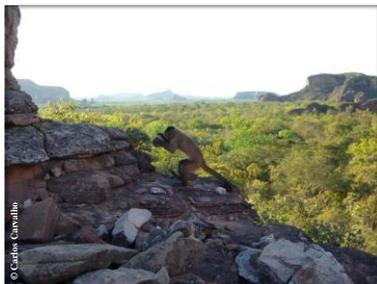
INATO E ADQUIRIDO

- Nos ratos, a interação LC leva à diminuição de metilação de genes ligados à síntese de receptores de glicocorticoides no hipocampo, os quais têm efeito de feedback negativos com o eixo HPA.
- Experimentos em que ratos adultos com alta ansiedade, elevação de corticosterona induzida por estresse e expressão reduzida de receptores GR no hipocampo relacionados à criação por mãe baixa LC, têm todos esses efeitos revertidos com administração central de tricostatina-A, que provoca desmetilação.
- A transmissão do estilo materno entre gerações. Fêmeas filhas adotivas de mães baixa LC, são baixa LC e amamentam menos seus filhotes. Filhas de mães baixa LC exibem menos receptores neurais de oxitocina em áreas relacionadas ao cuidado materno, em função de metilação de receptores estrogênicos ER alfa .

Champagne & Curley , 2009

Preparação biológica e experiência

- Ribeiro, Bussab & Otta 2004: A constatação da interação entre genes e ambiente não deve ser argumento contra a magnitude dos efeitos genéticos
- Darwin (1872): a riqueza de informações ambientais adquiridas por uma espécie varia de forma direta como riqueza das estruturas prévias. Não inversa....



Conclusão

- *O comportamento é produto da interação entre genes e ambiente*
- *Mesmo um instinto é aprendido*
- *Mas adaptações herdadas potencializam o que um animal pode aprender*

Concluindo...

- **O comportamento é construído na interação do organismo com seu ambiente de desenvolvimento, o que inclui informação genética, influências epigenéticas e aprendizagem em resposta a características do meio físico e social**

Bolhuis, J. J., Brown, G. R., Richardson, R. C. & Laland, K. N. (2011). Darwin in Mind: New Opportunities for Evolutionary Psychology. *PLoS Biology* 9(7), e1001109. doi:10.1371/journal.pbio.1001109