

# FUNDAMENTOS DE EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO

Patrícia Izar

Universidade de São Paulo, Instituto de Psicologia, Departamento de Psicologia  
Experimental.

Av. Prof. Mello Moraes, 1721, Butantã

05508030 - São Paulo, SP - Brasil

Em (M.E. Yamamoto & J. Valentova, eds.) *Psicologia Evolucionista* 2<sup>a</sup> ed. No prelo

## Introdução

O estudo do comportamento animal (incluindo a nossa própria espécie) provavelmente instiga a humanidade desde o seu princípio, como sugerem os temas retratados em pinturas rupestres datadas de dezenas de milhares de anos atrás (e.g. Aubert et al., 2014). Por volta de 330 a.C., Aristóteles criou princípios fundamentais de classificação dos animais considerando sua maneira de viver e costumes, além de anatomia (Bornstein, 1980). Já em sua obra *A origem das espécies*, de 1859, Charles Darwin afirmou que deveríamos encontrar, na natureza, evidências de gradação para comportamentos complexos assim como para estruturas anatômicas. Essa ideia foi retomada por vários ornitólogos no início do século XX, como Edmund Selous e Julian Huxley, que perceberam um processo especial de evolução na produção de ameaça, corte, e outros padrões de comunicação de aves e de outros animais (Bornstein, 1980). No entanto, o estudo científico do comportamento animal como uma disciplina de perspectiva evolucionista só foi reconhecido em 1973, a partir Prêmio Nobel de Medicina concedido a três grandes pesquisadores da Etologia: Karl von Frisch, Konrad Lorenz e Nikolaas Tinbergen (Alcock, 2001). A Etologia foi, portanto, a primeira disciplina a formalizar o estudo do comportamento sob a perspectiva da teoria evolucionista darwiniana.

Em 1963, em contribuição seminal, Niko Tinbergen, ao explicitar os objetivos e métodos da Etologia, afirmou que a compreensão ampla do comportamento (ver Box 1), como de qualquer fenômeno biológico, envolve a resposta a quatro questões, ou problemas: causa imediata, desenvolvimento (ou ontogênese), história evolutiva (ou filogênese) e valor adaptativo. Dentro da Psicologia, a investigação sobre história evolutiva e valor adaptativo do comportamento consistiu num acréscimo conferido pela

perspectiva evolucionista às abordagens mais tradicionais, voltadas para causas imediatas e ontogénicas do comportamento humano (Ades, 1986).

Texto box 1

### BOX 1 INÍCIO

O que é comportamento?

Nas ciências do comportamento pode-se encontrar uma gama de definições para comportamento (revisão em Levitis, Lidicker & Glenn Freund, 2009; Bergner, 2011), mas, de forma geral, considera-se que comportamento refere-se a respostas coordenadas por mecanismos internos ao organismo. Por essa perspectiva, padrões comportamentais observados são indicativos dos mecanismos cognitivos subjacentes (Shettleworth, 2010). Assim, entende-se comportamento como expressão da atividade do sistema nervoso, o que inclui não apenas atividades motoras, mas também percepção, ativação hormonal, pensamentos e sentimentos (Hogan, 2014). BOX 1 FIM

## 1. As quatro questões sobre comportamento

### 1.1 – Causa imediata

Podemos investigar quais motivos levam o indivíduo a comportar-se daquela maneira naquele momento particular. Qual a causa imediata ou proximal? Essa questão se refere à motivação de forma ampla, envolvendo tanto estímulos externos quanto processos internos ao organismo (Hogan, 2014). Assim, a resposta a essa pergunta pode se basear no estudo de mecanismos fisiológicos envolvidos no processamento de um estímulo pelo sistema nervoso do indivíduo e na produção do comportamento. Por exemplo, a ajuda a uma pessoa que está em sofrimento pode ser causada por um

mecanismo neural de empatia, que ativa as mesmas áreas cerebrais em um indivíduo que experimenta uma sensação e em indivíduos que o observam (Gallese, 2003; Singer *et al.*, 2004). Essa ativação permite que o observador tenha uma representação da experiência emocional do outro e a qualidade dessa experiência afeta a probabilidade de ajuda (Preston & de Waal, 2002). Hormônios como a oxitocina e a vasopressina também afetam a probabilidade de exibição de comportamento altruísta, bem como os genes relacionados à modulação do sistema neural e neuroendócrino dopaminérgico-oxitocina-vasopressina (Thompson, Hurd & Crespi, 2013).

### 1.2 - Ontogênese

Podemos analisar quais fatores afetam o desenvolvimento do comportamento ao longo da vida daquele indivíduo. Como se dá a ontogênese daquele comportamento? Por exemplo, observam-se respostas empáticas em crianças muito pequenas, mas, a princípio, a ação resultante da ativação empática é o mimetismo das expressões (o choro de um bebê provoca o choro em outros bebês). Ao longo do desenvolvimento, a experiência altera a representação empática e ativam-se mecanismos inibidores que provocam a diminuição da imitação e aumento de ações apropriadas (Preston & de Waal, 2002). O ambiente de desenvolvimento também pode afetar a expressão de genes para o altruísmo, condicional ao meio social (Thompson *et al.*, 2013). Conforme salienta Hogan (2014), os mesmos fatores podem ser causas imediatas e causas ontogenéticas do comportamento, mas, no último caso, o que importa são os efeitos de longo prazo desses estímulos sobre o organismo.

### 1.3 – História evolutiva ou filogênese

Podemos investigar qual a história evolutiva daquele comportamento. A resposta a essa pergunta envolve o estudo comparativo de outras espécies, de forma que possamos traçar o caminho evolutivo, ou filogênese, do comportamento. Quando

estamos interessados em comportamento humano, a comparação é feita, principalmente, com primatas não humanos, especialmente os grandes símios (chimpanzés, bonobos, gorilas e orangotangos), que são as espécies mais próximas filogeneticamente.

Podemos, então, investigar se existe ativação empática em outros primatas. De fato, há evidências experimentais e naturalísticas de um mecanismo empático em primatas não humanos. Preston e de Waal (2002) sugerem que a filogênese da empatia e do altruísmo nos primatas deve acompanhar a extensão do ciclo de vida (*life-history*) e do desenvolvimento altricial e o aumento das funções do córtex pré-frontal.

#### 1.4 – Valor adaptativo

Finalmente, em relação ao valor adaptativo (*survival value*), podemos perguntar como aquele comportamento confere maior sobrevivência e sucesso reprodutivo aos indivíduos que o apresentam. A resposta a essa pergunta envolve investigar a utilidade presente daquele comportamento em termos reprodutivos, o que permite criar hipóteses sobre quais os processos seletivos subjacentes à história evolutiva daquele comportamento. Então, deveríamos testar a hipótese de que ajudar indivíduos em sofrimento deve aumentar a aptidão daqueles que oferecem a ajuda. A princípio, a exibição de comportamentos altruístas, até mesmo à custa da vida do indivíduo, constituiu um obstáculo para a teoria biológica da evolução. Grandes avanços teóricos, como a noção de aptidão reprodutiva abrangente (*inclusive fitness*), proposta por Hamilton (1964) e o modelo de altruísmo recíproco, proposto por Trivers (1971), foram muito importantes para o estudo da evolução do comportamento altruísta. Hamilton (1964) mostrou que a evolução do altruísmo é possível se os indivíduos beneficiados pelo comportamento forem parentes do indivíduo altruísta, especialmente quando o número de descendentes indiretos (sobrinhos, irmãos), gerados pelo comportamento altruísta, supera o número de descendentes diretos (filhos) que deixaram de ser gerados

em consequência do comportamento. Trivers (1971) sugeriu que a exibição, entre indivíduos não aparentados, de comportamentos altruístas pouco custosos pode ser selecionada se aumentar a probabilidade do indivíduo altruísta contar com a ajuda recíproca de outros indivíduos no futuro. Atualmente, propõe-se a hipótese de que genes subjacentes ao altruísmo devem ser mais numerosos e mais complexos em espécies com maior complexidade social em relação às poucas sociais, o que pode ser testado pelas modernas técnicas de análise genômica comparativa (Thompson et al., 2013).

## 2. Evolução do comportamento

### 2.1. Seleção natural e processos históricos

O princípio da seleção natural, explicado por Charles Darwin em sua obra *A Origem das Espécies*, publicada em 1859, pode ser descrito como o processo pelo qual os organismos tornam-se adaptados ao seu ambiente. A lógica da teoria evolucionista darwiniana, somada às descobertas da genética, baseia-se em três propriedades, ou princípios, das populações de organismos vivos: (a) *Princípio da Variabilidade*: os indivíduos de uma população apresentam variação no seu fenótipo (características morfológicas, fisiológicas e comportamentais), ou seja, apresentam variação genética (a variação genética de uma população resulta principalmente de dois processos, mutação e recombinação, embora fatores como a migração e fatores ambientais também possam ser importantes); (b) *Princípio da Hereditariedade*: a variação desses fenótipos é hereditária, ou seja, os descendentes de indivíduos que possuem genes que determinam uma variação nas características morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais herdam esses genes; (c) *Princípio da Adaptação*: indivíduos que possuem determinadas variações no fenótipo deixam mais descendentes que indivíduos que possuem outro

fenótipo, ou seja, certas variações genéticas permitem aos indivíduos portadores deixar mais descendentes.

A seleção natural ocorre quando os indivíduos que possuem alelos responsáveis por certas características físicas e comportamentais (características fenotípicas) conseguem, por exemplo, obter mais recursos alimentares, ou apresentar maior capacidade de evitar predação, ou atrair mais parceiros reprodutivos do que os indivíduos que não possuem tais características. Os indivíduos que possuem tais características tendem a deixar mais descendentes que os outros; assim, determinados alelos tornam-se mais comuns, podendo levar toda a população, ao longo do tempo, a apresentar tais alelos e seus fenótipos selecionados (Gould, 2002).

Para algumas escolas de pensamento evolucionista, que Gould (2002) chamou de funcionalistas, qualquer característica típica de uma população atual, apresentada pela maioria dos indivíduos, é fruto de adaptação, isto é, de evolução por seleção natural. Por esse argumento, estudos sobre valor de sobrevivência atual permitem inferir função adaptativa (e.g. Shettleworth, 2010; Nesse, 2013). No entanto, uma característica pode estar presente numa espécie atualmente por outros processos evolutivos além da seleção natural. Em primeiro lugar, certas características adaptativas dos organismos podem ser diretamente moldadas pelas propriedades físicas da matéria ou por correlações de crescimento, isto é, ser consequência física ou sub-produto de outras mudanças que podem ter uma base adaptativa (Gould, 2002). Por exemplo, há autores que consideram que a linguagem humana seja uma consequência de um cérebro grande e complexo que evoluiu por outras pressões seletivas (Ramachandran, 2011). Em segundo lugar, algumas características podem ter sido cooptadas para a função atual, mas surgido por outras razões, o que Gould chamou de exaptação (Gould, 2002). Por exemplo, sugere-se que pulsos de ultrassom que evoluíram para ecolocação em

morcegos, servem, por exaptação, a funções comunicativas quando emitidas em alta frequência, permitindo sincronizar atividades, informar a localização de fonte de alimento e a interação entre mãe e cria (Arch & Narins, 2008). Em terceiro, acumulam-se evidências de que a frequência de genes pode mudar por processos casuais, como deriva genética ou efeito fundador (Bateson & Laland, 2013). Além disso, certas características podem estar presentes em uma espécie atual por processos históricos, sinal filogenético ou conservadorismo evolutivo (Rendall & Di Fiore, 2007).

Um estudo filogenético permite investigar se semelhanças entre espécies se devem a ancestralidade comum (homologias) ou a evolução convergente (homoplasias), considerada evidência de adaptação (Hall, 2007). Por exemplo, a tendência à cooperação e detecção de traidores é considerada uma propriedade psicológica da espécie humana, sendo bastante investigada por psicólogos evolucionistas (e.g. Cosmides, 1989; Alencar et al, 2008). No entanto, como já exposto, os mecanismos envolvidos na evolução da cooperação são a base para a vida social, tendo sido objeto de grandes contribuições teóricas, como os conceitos de aptidão abrangente e altruísmo recíproco. Portanto, para que um domínio cognitivo humano especializado para a vida social possa ser considerado uma adaptação da espécie, isto é, uma característica que possibilitou a certos indivíduos ancestrais deixar mais descendentes do que aqueles que não a possuíam, é preciso identificar uma capacidade especial de cooperação nos humanos, que não estava presente em espécies ancestrais. A comparação dos contextos de cooperação entre primatas não humanos e humanos, de fato, revela diferenças importantes: ao contrário de humanos, em primatas não humanos, a cooperação é regulada por relações de parentesco e reciprocidade, e nunca é voltada para estranhos; embora haja competição agressiva não há evidência de punição a traidores, especialmente envolvendo terceiros; não há evidência de aversão a injustiça,

especialmente se houver favorecimento de si próprio (revisão em Silk & House, 2011). A comparação da cooperação entre humanos e chimpanzés revela que a nossa espécie, mais do que cooperativa, é colaborativa. Nos mais diversos grupos culturais, observam-se distintas atividades colaborativas, desde caçar e forragear, até construir casas e fazer música. Nas atividades em colaboração, os participantes têm tanto um objetivo comum, quanto papéis individuais, o que exige planejamento e coordenação antecipada. Essa colaboração parece estar relacionada a peculiaridades cognitivas de nossa espécie, em especial a atenção conjunta que possibilita a intencionalidade partilhada (revisão em Tomasello, 2011). Em síntese, o estudo comparativo é sugestivo de que a cooperação humana apresenta peculiaridades típicas da espécie, mas não se pode, ainda, excluir a hipótese de exaptação.

### 3. Plasticidade comportamental: genes e ambiente

Embora a ideia de plasticidade fenotípica como um fator crucial na evolução remonte ao final do século XIX (Dukas, 2013), apenas recentemente tem ganhando atenção em disciplinas que adotam a perspectiva da biologia evolutiva, como comportamento animal, psicologia evolucionista do desenvolvimento e ecologia comportamental (Snell-Rood, 2013). Por décadas, prevaleceu a noção de que a seleção natural favoreceria respostas ótimas a problemas adaptativos recorrentes em condições ambientais específicas, assim reduzindo variação fenotípica intraespecífica (Foster e Sih, 2013; Kapeller *et al.*, 2013).

Pela perspectiva mais tradicional, a flexibilidade do comportamento de uma espécie é explicada por estratégias alternativas geneticamente codificadas, partilhadas pela maioria ou por todos os membros de uma população, e não por uma plasticidade geral. Já pela perspectiva da plasticidade comportamental, entende-se que a seleção natural atua sobre mecanismos de tomada de decisão, flexíveis frente a diferentes dilemas adaptativos, que maximizam a aptidão (Smith, 2000). Por essa perspectiva, a

diversidade comportamental observada em espécies animais atuais é resultado da diversidade de ambientes sociais e ecológicos em que ocorrem, mais do que de variação em ambientes passados ou em genes.

Um bom exemplo que ilustra essas duas diferentes concepções é o estudo dos fatores que afetam o comportamento reprodutivo humano. Pelo enfoque da Sociobiologia clássica, com base na hipótese de Bateman (1948) e Trivers (1972), as estratégias reprodutivas masculinas e femininas diferem em função de um viés feminino para investimento parental. Dessa perspectiva, espera-se que homens selecionem parceiras de longo prazo com base em indicadores de fertilidade e saúde (como juventude, beleza, relação entre cintura e quadril) e fidelidade sexual, e que mulheres selecionem parceiros com base em indicadores de capacidade de provisão da prole (como status, idade e poder aquisitivo) e de comprometimento com a família (revisão em Borgerhoff Mulder & Schacht, 2004). Pela enfoque da plasticidade, a seleção de parceiros reprodutivos pode variar de acordo com dilemas adaptativos em outros domínios, como aquisição de recursos, portanto, deve variar com o contexto ambiental. Assim, espera-se que a capacidade masculina de prover a prole seja um critério de seleção de parceiros menos valorizado por mulheres capazes de controlar seu próprio acesso a recursos, ou em contextos ambientais em que patógenos, e não falta de recursos, são a principal causa de mortalidade infantil. Nesses casos, mulheres podem passar a selecionar parceiros com base em indicadores de qualidade genética (Borgerhoff Mulder, 2003). Essas hipóteses têm sido corroboradas por inúmeros estudos (revisão em Geary, 2010). Mais recentemente tem sido demonstrado, em humanos, que as preferências são relativas e variam não apenas conforme os parceiros disponíveis e a comparação social, mas também conforme sua auto-percepção e sua auto-estima (Borgerhoff Mulder & Schacht, 2004; Castro, Hattori, Yamamoto & Araújo Lopes,

2014). Por sua vez, a relação entre auto-percepção e auto-estima pode variar conforme status sócio-econômico (Mafra & Lopes, 2014). Além disso, de acordo com as teorias Coevolução Gene Cultura e Construção de Nicho (ver capítulo 7), considera-se que as profundas transformações culturais, incluindo construção de nicho, ocorridas na espécie humana após o desenvolvimento da agricultura, especialmente o aumento de densidade populacional promovendo encontros com um número muito maior de potenciais parceiros, pode ter aumentado a importância dos atributos físicos na seleção de parceiros, bem como a própria seletividade (Bolhuis et al., 2011). Estudos conduzidos com populações indígenas culturalmente isoladas do contato com culturas ocidentais confirmam essa hipótese (e.g. Yu & Shepard Jr, 1998).

Por essa perspectiva, as relações adaptativas entre comportamento e ambiente (isto é, plasticidade comportamental) podem resultar de muitos mecanismos diferentes (Smith, 2000). 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 et al., 2011).

Por exemplo, a condição nutricional da mãe durante a gravidez pode alterar a expressão de certos genes em vários tecidos, inclusive o cérebro, por metilação do DNA (Champagne, 2010). Modificações epigenéticas podem ocorrer ao longo de várias fases do desenvolvimento, por influência de interação social (e.g. Sachser, Hennesy & Kaiser, 2011), especialmente do comportamento materno, que tem efeito significativo sobre o desenvolvimento do comportamento da prole em vários mamíferos, incluindo primatas (Maestriperi & Mateo, 2009).

Em roedores, condições ambientais adversas, como a perturbação do ninho construído, podem levar a mãe a exibir formas de cuidado abusivo, como arrastar,

derrubar ou mesmo pisotear os filhotes. A exposição prolongada ao cuidado abusivo leva a uma redução na expressão, no córtex pré-frontal de adultos, do gene BDNF (*brain-derived neurotrophic fator*), um efeito relacionado e à exibição de comportamentos depressivos, como diminuição de comportamento social (revisão em Champagne, 2010). Outros estudos revelam similaridade, em efeitos epigenéticos na expressão de genes receptores de glucocorticoides no hipocampo, entre roedores adultos que sofreram stress social na infância e humanos que sofreram formas de abuso na infância (McGowan et al., 2009).

Efeitos epigenéticos sobre comportamento podem ocorrer ao longo de todo o desenvolvimento, não apenas na infância. Por exemplo, o gene cuja expressão é diminuída no neocórtex de roedores em função de cuidado materno abusivo, sofre o mesmo efeito na vida adulta em função da submissão crônica a derrotas em disputas agonísticas com co-específicos (Champagne, 2010). Sachser e colaboradores (2011) ressaltam que, ao menos em roedores, a juventude também é um período significativo para plasticidade comportamental, permitindo correções se o ambiente for diferente daquele do desenvolvimento inicial.

Essa concepção é congruente com a abordagem evolucionista e, de fato, há um campo crescente de investigação sobre a evolução de plasticidade fenotípica. Esse conceito refere-se à capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos, comportamentais, fisiológicos ou morfológicos, em resposta a diferentes contextos ambientais (contexto físico e social), mantendo seu sucesso reprodutivo (DeWitt, Sih & Wilson, 1998; Foster, 2013).

Dessa perspectiva, a plasticidade fenotípica evolui quando o ambiente da população varia entre gerações ou dentro de uma geração; quando a aptidão de diferentes fenótipos varia em diferentes ambientes, não existindo um único fenótipo

com a maior aptidão em qualquer ambiente; e quando o ambiente provê estímulos consistentes que indicam qual fenótipo tem maior aptidão (Schradin, 2013). A plasticidade fenotípica pode atuar sobre processos evolutivos, tanto limitando, quanto promovendo mudanças (Renn & Schumer, 2013). Especialmente a plasticidade comportamental, por seu papel mediador da interação organismo-meio, ao permitir o ajuste rápido do organismo a mudanças ambientais, atuaria reduzindo o papel da seleção natural sobre genótipos (Rendall & Di Fiore, 2007). Por outro lado, a plasticidade comportamental pode variar entre indivíduos de acordo com normas de reação associadas a diferentes genótipos, permitindo a ação da seleção natural (Renn & Schumer, 2013). As teorias sobre a evolução da plasticidade comportamental têm se baseado no conceito de normas de reação, que se refere à resposta de um genótipo ao longo de um gradiente contextual (Dingemans, Kazem, Réale & Wright 2010).

Sendo assim, salientar o papel da interação do organismo com seu ambiente de desenvolvimento não significa, portanto, conceber uma plasticidade infinita ou livre de limitantes. Exemplo disso é a organização neocortical de mamíferos. Quando se comparam as diversas ordens, as alterações observadas são relativamente limitadas, envolvendo, por exemplo, diferenças em alocações para os diferentes domínios sensoriais. Mas observa-se grande similaridade na arquitetura do cérebro, como campos sensoriais homólogos que partilham a conectividade entre o tálamo e outras áreas corticais e outros aspectos de organização, especialmente número e conectividade de neurônios (revisão em Krubitzer & Seelke, 2012). Os mesmos padrões de diferenças que se observam entre ordens repetem-se entre espécies e mesmo entre indivíduos da mesma espécie. Alterações na arquitetura do cérebro são relacionadas a diferenças comportamentais, neurais e genéticas. Grande parte das diferenças se deve à ativação diferencial de redes genéticas reguladoras. O grau de plasticidade de características

fenotípicas depende do quanto a expressão gênica diferencial é robusta ou estocástica. Funções como ciclos e crescimento celulares são geralmente fruto de regulação robusta, o que provavelmente também acontece com o padrão de organização neocortical de mamíferos. Há evidência de que a organização cortical está relacionada com uma cadeia de vários morfogenes e fatores de transcrição. A variação fenotípica cortical é produto da relação entre esses morfogenes, os fatores de transcrição que regulam e os genes regulados por esses fatores. Portanto, as alterações acontecem nessa cadeia de regulação em que uma pequena mudança num primeiro nó da cadeia pode levar a grandes alterações num nó mais adiante. Por outro lado, é essa mesma cadeia integrada que limita as possibilidades de alterações viáveis. A exposição a uma ampla gama de estímulos ambientais, como diferentes efetores sensoriais no desenvolvimento inicial (o que pode incluir também a cultura) pode gerar alterações fenotípicas corticais. Porém, o sistema perceptual limita as características do estímulo externo que podem ser percebidos (Krubitzer & Seelke, 2012).

#### 4. A perspectiva comparativa

Como destacado no início deste capítulo, hipóteses sobre a função e evolução das capacidades cognitivas humanas (ou mecanismos psicológicos, ou mente) ganham maior valor com a integração de estudos comparativos (e.g. Shettleworth 2010; Barrett, Dunbar & Lycett, 2002; Ades, 2009). Essa abordagem permite investigar como diferentes espécies de animais resolvem os problemas ecológicos que enfrentam no seu ambiente, como forrageamento e orientação no espaço, a procura por parceiros reprodutivos, cuidados com a prole, etc. A análise comparativa permite investigar o valor adaptativo de determinados mecanismos de tomada de decisão, por exemplo, quando se verificam diferenças em mecanismos comportamentais de duas espécies

próximas, mas que divergem em sua ecologia, ou semelhanças em espécies distantes, mas que apresentam convergências ecológicas.

Assim, é possível aplicar os princípios da ecologia comportamental para criar hipóteses sobre os custos e benefícios associados às várias características associadas à evolução humana. A paleobiologia fornece evidências sobre as condições em que tais características poderiam ser vantajosas (Foley 1998). Os parâmetros para esses modelos são derivados de populações modernas atuais de humanos e de primatas não humanos (e.g. Kopp et al., 2014; Melin, Young, Wosdossy & Fedigan, 2014). Talvez nenhuma espécie atual de primata não humano seja um modelo único e exato do comportamento de nossos ancestrais (exemplos em McGrew & Foley, 2009). Os modelos são objeto de reformulação constante em função de novos estudos, especialmente com primatas neotropicais (e.g. Izar et al, 2012; Mendonça-Furtado et al., 2014). Além disso, a identificação de várias homoplasias entre os grandes símios e humanos e um gênero de primatas neotropicais, *Sapajus* (popularmente conhecido como macaco-prego), como uso de ferramentas, inclusão de carne na dieta por meio da caça e grande tamanho relativo do cérebro, com consequente extensão do período de imaturidade, amplia a possibilidade de investigar quais as pressões seletivas para a evolução de tais características (e.g. Verderane et al, 2013). Portanto, primatas neotropicais podem fornecer parâmetros de comparação privilegiados para testes de modelos da evolução humana.

Assim, mais apropriado é usar os modelos que procuram explicar as relações entre anatomia, ciclo de vida, ecologia e comportamento, típicas da ordem dos primatas, para melhor entender o modo de vida de um primata com características adaptativas únicas. Se, por um lado, em alguns aspectos os humanos podem ser considerados um primata social típico, por outro, apresentamos características fisiológicas e de história de

vida pouco comuns. A análise do ciclo de vida dos humanos no contexto da ordem primata pode ser útil para a compreensão da seleção natural de nossas características. Por exemplo, temos um prolongamento da imaturidade, um curto intervalo entre partos e uma longa expectativa de vida, embora com senescência reprodutiva feminina (Galloway, Morbeck & Zihlman. 1997). Muito provavelmente, o grande tamanho cerebral humano está relacionado a várias dessas características (Kuzawa et al, 2014). Como visto anteriormente, também as peculiaridades da cooperação humana podem ser entendidas neste contexto comparativo do ciclo de vida primata (Silk & House, 2011; Tomasello, 2011).

### Conclusão

O estudo da evolução do comportamento, incluindo a psicologia humana, deve seguir os princípios da Etologia e levar em conta as quatro perguntas propostas por Tinbergen (1963); causa imediata, ontogênese, filogênese e valor adaptativo, ainda que seu escopo seja limitado a apenas um dos aspectos. Estudos comparativos incluindo espécies animais, especialmente outros primatas, são essenciais para compreensão da evolução de nossas características. Além disso, uma perspectiva evolucionista para o estudo do comportamento compreende as características fenotípicas como fruto da interação entre genes e ambiente de desenvolvimento.

### Glossário

Altricialidade: grau de desenvolvimento neonatal em que a cria é dependente de cuidado parental para termorregulação, locomoção e alimentação.

Altruísmo recíproco: ação de um organismo que traz custo para sua aptidão e aumentar a aptidão de um outro organismo, mas que é selecionado porque o receptor da ação atuará de forma semelhante no futuro. Conceito criado por Robert Trivers e explica ações de baixo custo.

Aptidão abrangente: efeito aditivo do sucesso reprodutivo direto de um indivíduo e do sucesso reprodutivo dos indivíduos com os quais ele partilha genes

Ciclo de vida: conceito que refere-se a etapas da vida de um organismo em relação à sua reprodução, incluindo grau de desenvolvimento neonatal, tempo de vida, idade da primeira reprodução, número e tamanho da prole

Conservatismo evolutivo – espécies próximas apresentam maior semelhança do que a esperada sob movimento browniano. Pode resultar de seleção estabilizadora, pleiotropia, altos níveis de fluxo gênico, variação genética limitada, baixas taxas de evolução ou interações bióticas que restrinjam a variação fenotípica.

Cooperação: adaptação que evoluiu em função do aumento de sucesso reprodutivo do receptor da ação.

Epigenética: mudanças herdáveis em expressão gênica que não envolvem mudança na sequência de DNA, por mecanismos que incluem metilação de DNA, modificação de histonas e silenciamento de RNA.

Gene BDNF – codifica a proteína conhecida como brain derived neurotrophic fator, importante para manutenção e crescimento de neurônios.

Genômica: ciência que estuda genes e sua função, buscando entender a estrutura do genoma e o sequenciamento de DNA.

Glucocorticoides – classe de hormônios esteroides essenciais para manutenção de funções vitais, também relacionados a reações de resposta ao estresse.

Homologia: características similares em organismos distintos devido a ancestralidades comum

Homoplasia: características similares em organismos distintos devido a múltiplas origens

Mioceno: Período entre 23 e 5 milhões de anos atrás, com clima global mais quente, o que reflete no aparecimento de florestas de algas e sistemas de vegetação mais aberta (tundras e savanas).

Normas de reação - resposta de um genótipo ao longo de um gradiente contextual

Plasticidade fenotípica - capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos, comportamentais, fisiológicos ou morfológicos, em resposta a diferentes contextos ambientais (contexto físico e social), mantendo seu sucesso reprodutivo

Plioceno: período entre 5 e 2 milhões de anos atrás, com expansão de savanas em todos os continentes e clima temperado quente, especialmente no início, mas com gradual esfriamento em relação ao anterior mioceno. Período de grandes eventos tectônicos. Sinal filogenético – tendência para que espécies aparentadas se assemelhem mais entre si do que com espécies selecionadas aleatoriamente numa árvore filogenética

#### Referências bibliográficas

- Ades, C. (2009). Um olhar evolucionista para a psicologia. In E. Otta & M. E. Yamamoto (Orgs.), *Psicologia evolucionista* (pp. 10-20). São Paulo, SP: Guanabara Koogan.
- Ades, C. (1986). Uma perspectiva psicoetológica para o estudo do comportamento animal. *Boletim de Psicologia*, 36, 20-30.
- Alcock J. 2001. *Animal Behavior* 7a ed. Sinauer Associates, Sunderland, MS.
- Alencar, A. I., Siqueira, J. O. & Yamamoto, M. E. (2008). Does group size matter? Cheating and cooperation in Brazilian school children. *Evolution and Human Behavior*, 29, 42-48. doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2007.09.001
- Aubert, M., Brumm, A., Ramli, M., Sutikna, T., Saptomo, E. W., Hakim, B., ... & Dosseto, A. (2014). Pleistocene cave art from Sulawesi, Indonesia. *Nature*, 514(7521), 223-227. doi:10.1038/nature13422
- Bateman, A. J. (1948) Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368. Recuperado de <http://www.nature.com/hdy/journal/v2/n3/abs/hdy194821a.html>
- Bergner, R. M. (2011). What is behavior? And so what?. *New ideas in psychology*, 29(2), 147-155. doi:10.1016/j.newideapsych.2010.08.001
- 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
- Borgerhoff Mulder, M. & Schacht, R. (2003). Human Behavioural Ecology. *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group. Recuperado de [http://anthropology.ucdavis.edu/people/fzborger/profile\\_and\\_papers/2012%20Pub%20Borgerhoff%20Mulder-%20Schacht-eLS.pdf](http://anthropology.ucdavis.edu/people/fzborger/profile_and_papers/2012%20Pub%20Borgerhoff%20Mulder-%20Schacht-eLS.pdf)

- Borgerhoff Mulder, M. (2004). Are men and women really so different? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1), 3-6.
- Bornstein, MA (1980). *Comparative Methods in Psychology*. Lawrence Erlbaum Associates.: Hillsdale, NJ.
- Castro, F. N., Hattori, W. T., Yamamoto, M. E. & de Araújo, L. F. (2014). Social Comparisons on Self-Perception and Mate Preferences: The Self and the Others. *Psychology*, 5, 688-699. <http://dx.doi.org/10.4236/psych.2014.57080>
- Champagne, F. A. (2010). Epigenetic influence of social experiences across the lifespan. *Developmental Psychology*, 52(4), 299-311. doi:10.1002/dev.20436
- Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. *Cognition*, 31, 187-276. <http://www.cep.ucsb.edu/papers/socexcog89.pdf>
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 77-81. doi:10.1016/S0169-5347(97)01274-3.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D. & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 81-89.
- Foley, R (1998). The context of human genetic evolution. *Genome Research* 8, 339-347. doi:10.1101/gr.8.4.339
- Foster, S. A. (2013). Evolution of behavioural phenotypes: influences of ancestry and expression. *Animal Behavior*, 85, 1061-1075. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.02.008
- Gallese, V. (2003). The manifold nature of interpersonal relations: the quest for a common mechanism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1431), 517-528. doi:10.1098/rstb.2002.1234
- Galloway, A., Morbeck, M. E. & Zihlman, A. L. (1997). *The evolving female: a life-history perspective*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Geary, D. C. (2010). *Male, Female: The Evolution of Human Sex Differences* (2a. ed.). Washington, DC: American Psychological Association. Recuperado de <http://dx.doi.org/10.1037/12072-000>

- Gould, S. J. The structure of evolutionary theory. (2002). Cambridge, USA: Harvard University Press.
- Hall, B. K. (2007). Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum? *Journal of Human Evolution*, 52, 473-479. doi: 10.1016/j.jhevol.2006.11.010
- Hamilton, W. D. (1964). The genetic evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17-18. Recuperado de <http://www.uvm.edu/~pdodds/files/papers/others/1964/hamilton1964a.pdf>
- Hogan, J. A. (2014). A framework for the study of behavior. *Behavioural Processes* Publicação eletrônica antecipada. doi:10.1016/j.beproc.2014.05.003
- Izar, P., Verderane, M.P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., Frigaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*. 74, 315–331.
- Kopp, G. H., Roos, C., Butynski, T. M., Wildman, D. E., Alagaili, A. N., Groeneveld, L. F. & Zinner, D. (2014). Out of Africa, but how and when? The case of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*), *Journal of Human Evolution*, 76, 154-164. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.08.003
- Krubitzer, L. A. & Seelke, A. M. (2012). Cortical evolution in mammals: the bane and beauty of phenotypic variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 26(109 Suppl 1), 10647-54. doi: 10.1073/pnas.1201891109.
- Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., Lipoviche, L., Muzik, O., Hof, P. R., Wildman, D. E., Sherwood, C. C., Leonard, W. R. & Lange, N. (2014). Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(36), 13010-13015. doi: 10.1073/pnas.1323099111
- Levitis, D., Lidicker, W., & Freunda, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behavior. *Animal Behaviour*, 78, 103–110. doi:10.1016/j.anbehav.2009.03.018
- Maestriperieri, D., Mateo, J. M. (2009). Maternal effects in mammals. Chicago: The

University of Chicago Press.

- Mafra, A. L. & Lopes, F. A. (2014). “Am I Good Enough for You?” Features Related to Self-Perception and Self-Esteem of Brazilians from Different Socioeconomic Status. *Psychology*, 5, 653-663. Recuperado de <http://dx.doi.org/10.4236/psych.2014.57077>
- McGowan, P. O., Sasaki, A., D'Alessio, A. C., Dymov, S., Labonté, B., Szyf, M., Turecki, G. & Meaney, M. J. (2009). Epigenetic regulation of the glucocorticoid receptor in human brain associates with childhood abuse. *Nature Neuroscience*, 12(3), 342–348. doi:10.1038/nn.2270.
- McGrew, W. C. & Foley, R. A. (2009). Palaeoanthropology meets primatology. *Journal of Human Evolution* 57, 335-336. doi: 10.1016/j.jhevol.2009.07.002
- Melin, A. D., Young, H. C., Mosdossy, K. N. & Fedigan, L. M. (2014). Seasonality, extractive foraging and the evolution of primate sensorimotor intelligence. *Journal of Human Evolution*, 71, 77-86. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.02.009
- Mendonça-Furtado, O., Edaes, M., Palme, R., Rodrigues, A., Siqueira, J. Izar, P. (2014). Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural Processes*. doi: 10.1016/j.beproc.2014.09.010
- Nesse, R. M. (2013). Tinbergen’s four questions, organized: a response to Bateson and Laland. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 681-682. doi:10.1016/j.tree.2013.10.008
- Preston, S. D. & de Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioural and Brain Sciences*, 25, 1-71. Recuperado de [http://journals.cambridge.org/download.php?file=%2FBBS%2FBBS25\\_01%2FS0140525X02000018a.pdf&code=3a9d4b3a6e447663ff41ae708a1ef5e1](http://journals.cambridge.org/download.php?file=%2FBBS%2FBBS25_01%2FS0140525X02000018a.pdf&code=3a9d4b3a6e447663ff41ae708a1ef5e1)
- Ramachandran, V.S. (2011). The tell-tale brain A neuroscientist’s quest for what makes us human W.W. Norton and Company: New York. p. 357. ISBN: 978-0-393-07782-7
- Rendall, D. & Di Fiore, A. (2007). Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. *Journal of Human Evolution*, 52, 504-521. doi:10.1016/j.jhevol.2006.11.014

- Renn, S. C. P. & Schumer, M. E. (2013). Genetic accommodation and behavioural evolution: insights from genomic studies. *Animal Behaviour*, 85(5), 1012-1022. doi:10.1016/j.anbehav.2013.02.012
- Sachser, N., Hennessy, M. B. & Kaiser, S. (2011). Adaptive modulation of behavioural profiles by social stress during early phases. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35, 1518-1533. doi:10.1016/j.neubiorev.2010.09.002
- Schradin, C. (2013). Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120346. doi: 10.1098/rstb.2012.0346.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior* (2a. Ed.). New York: Oxford University Press.
- Silk, J. B. & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 10910-10917. Recuperado de [http://www.pnas.org/content/108/Supplement\\_2/10910.full.pdf+html](http://www.pnas.org/content/108/Supplement_2/10910.full.pdf+html)
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J. & Frith, C. D. (2004). Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain. *Science*, 303(5661), 1157-1161. doi:10.1126/science.1093535
- Smith, E. A. (2000). Three styles in the evolutionary analysis of human behaviour. In L. Cronk, N. Chagnon, W. Irons, (Eds). *Adaptation and human behaviour, an anthropological perspective*. New York: Aldine de Gruyter Press.
- Thompson, G. J., Hurd, P. L. & Crespi, B. J. (2013). Genes underlying altruism. *Biology Letters*, 9(6), 20130395. doi:10.1098/rsbl.2013.0395
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433. Recuperado de [http://www.rockefeller.edu/bard/pdf/week\\_02\\_tinbergen\\_on\\_aims\\_and\\_methods\\_of\\_ethology\\_zft\\_1963.pdf](http://www.rockefeller.edu/bard/pdf/week_02_tinbergen_on_aims_and_methods_of_ethology_zft_1963.pdf)
- Tomasello, M. (2011). Human culture in evolutionary perspective. In M. Gelfand (Ed.), *Advances in Culture and Psychology*. Oxford: Oxford University Press.

- Trivers, R. L. (1971). "The evolution of reciprocal altruism". *Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57. Recuperado de [http://www.cdnresearch.net/pubs/others/trivers\\_1971\\_recip.pdf](http://www.cdnresearch.net/pubs/others/trivers_1971_recip.pdf)
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. G. Campbell. *Sexual Selection and the Descent of Man: The Darwinian Pivot*. (pp.187-197) Chicago: Aldine de Gruyter Press.
- Verderane, M., Izar, P., Visalberghi, E., Fragaszy, D.M. (2013). Socioecology of wildbearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, 150, 659–689.

Questões para discussão:

1. Leia os textos Tokumaru et al, 2010, *Estudos de Psicologia*, 15(1), 103-110 e Lordello et al 2011, *Psicologia: Reflexão e Crítica*, 24 (1), 116-125, disponíveis no portal de periódicos da CAPES. Avalie quais questões de investigação do comportamento propostas por Tinbergen são abordadas nos textos.
2. Em que consiste a divergência de opinião dos autores dos textos Bateson & Laland (2013). *Trends in Ecology & Evolution*., 28(12), 712-718. doi: 10.1016/j.tree.2013.09.013 e Nesse, 2012, *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 681-682. doi:10.1016/j.tree.2013.10.008?
3. Discuta a afirmação de que os mesmos fatores que conferem plasticidade também limitam a variação fenotípica possível (Krubitzer & Seelke, 2012, artigo citado neste capítulo, à página 18).