

Capítulo 4

CAUSAS PRÓXIMAS E CAUSAS DISTAIS NA COMPREENSÃO DO COMPORTAMENTO ANIMAL

Renata Gonçalves Ferreira

rgf27br@yahoo.com.br

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN, Brasil

Este capítulo irá discutir o ABCDEF (**A**nimal **B**ehavior: **C**ause, **D**evelopment, **E**volution and **F**unction) para o estudo do comportamento animal. Ou, conjuntamente, os fatores proximais (causa e desenvolvimento) e os fatores distais ou últimos ou finais (evolução e função) que respondem a pergunta: “Por que um/o animal *x* se comporta da forma *y*?”. Trata-se de uma distinção didática, mas ao mesmo tempo fundamental e conciliadora na área da Etologia, tendo sido proposta por Tinbergen em 1963 no artigo, agora clássico, *On Aims and Methods in Ethology*. M.S.Dawkins (1989) compara os quatro porquês de Tinbergen com as quatro patas de um cavalo, discutindo que, sem a compreensão dos quatro fatores, nossa interpretação sobre o comportamento animal é manca. Para que o leitor possa apreciar a importância desta distinção conciliadora irei retomar, brevemente, o debate científico que precedeu a publicação deste artigo. Em seguida irei apresentar alguns exemplos das diferentes abordagens metodológicas que caracterizam as pesquisas voltadas a responder perguntas em cada uma das quatro perspectivas. Apesar de aparentemente simples e auto-explicativo, é comum encontrar erros nas respostas dos alunos, quando são apresentados exemplos de comportamentos e requisitados que sejam diferenciados os níveis de explicação (proximal ou distal) ou os 4-porquês (CDEF). Assim, este capítulo inclui também comentários sobre dificuldades observadas no aprendizado destes conceitos por alunos universitários. O capítulo é finalizado com uma discussão sobre o cuidado que deve ser tomado ao tentarmos afirmar: “este animal *x* se comporta de forma *y* porque...”

O DEBATE NATUREZA X CULTURA

Como apresentado no início deste livro (ver Yamamoto, capítulo 1 deste livro), a etologia (*do grego*: Ethos: lugar habitual; conduta; Logos: estudo) surge como ciência

na Europa, com a fundação da revista *Zeitschrift für Tierpsychologie* (do alemão: Jornal de Psicologia), em 1936, como resposta ao behaviorismo norte americano (Barfield 1997). Os behavioristas investigavam leis gerais para a apresentação dos diferentes comportamentos, testando algumas poucas espécies (normalmente ratos e pombos) em laboratório, e posteriormente, generalizando os padrões para as outras espécies. Os etólogos eram evolucionistas, e faziam duas críticas principais ao behaviorismo: defendiam que o comportamento não pode ser interpretado fora do ambiente natural do animal, e que as espécies carregam consigo uma tendência a se comportar de determinada forma, devido à sua herança evolutiva. Konrad Lorenz, a quem Nicholas Tinbergen (1963) atribui o título de pai da etologia moderna, considera que o comportamento deve ser visto tal como um órgão e, portanto, voltado para um fim específico, não sendo infinitamente plástico. Os behavioristas eram, em sua maioria, psicólogos ou médicos fisiologistas, enquanto os etólogos eram médicos com especialização em anatomia comparada ou zoólogos. Ou seja, os behavioristas exploravam o caráter aprendido e as diversas formas de aprendizado do comportamento, enquanto os etólogos enfatizavam os diversos aspectos não aprendidos do comportamento e sua semelhança inter-específica.

O behaviorismo e a etologia diferiam na abordagem lógica: o behaviorismo era dedutivo e a etologia, indutiva. O behaviorismo refutava a etologia argumentando que esta aceita acriticamente a teoria evolutiva, fazendo rapidamente afirmações não comprovadas acerca do valor de sobrevivência do comportamento, sua função vital, e estruturas (mentais ou corporais) envolvidas. A crítica da etologia ao behaviorismo era a de que a situação experimental criava um ambiente empobrecido, que só poderia levar à confirmação das hipóteses previamente postuladas. Esta diferença de pressupostos e métodos, com conclusões consequentemente diferentes, perdurou durante as décadas de

1935 a 1975, e ficou conhecido como o debate natureza x cultura (*nature x nurture* – Goodenough et al 2001, Bolhuis & Giraldeau 2008). Tinbergen (1963) dedica a primeira parte de seu artigo a esclarecer estas diferenças.

Apesar das divergências, ambos os lados eram contra a idéia vitalista (e da Gestalt) de que o todo é diferente da soma das partes, sendo defensores (e praticantes) de análises detalhadas de seqüências comportamentais (Hinde 2008). Assim, tanto behavioristas quanto etólogos eram mecanicistas e analíticos, e buscavam construir modelos para explicar os padrões comportamentais observados nos diferentes animais. Os termos usados por Lorenz em seus modelos (mecanismo liberador inato, estímulo disparador, padrão fixo de ação) refletem o caráter mecanicista da etologia da época. Ao mesmo tempo, alguns pesquisadores já viam pontos de conexão entre as abordagens, e alguns resultados já mostravam que nenhum dos dois extremos estava totalmente correto (ver Yamamoto, capítulo 1 deste livro). Por exemplo, os trabalhos de Garcia (1966, apud Alcock 2001) mostraram que nem tudo é condicionável no comportamento de ratos ou, dito de outra forma, que existem predisposições para aprender certas associações mais rapidamente que outras. Do outro lado, o próprio Lorenz já sabia da existência de janelas de aprendizado e estampagem no comportamento de animais selvagens (mas não admitia alças de *feedback* em seu modelo hidráulico para explicação do comportamento – como bem ressaltou Tinbergen 1963).

Em 1963, Nicholas Tinbergen publica na revista *Zeitschrift für Tierpsychologie* o artigo *On Aims and Methods in Ethology*. Um artigo conciliador que se tornou arcabouço teórico fundamental do estudo do comportamento animal contemporâneo. Acerca das diferenças com o behaviorismo ele afirma:

“Pode não ser supérfluo salientar que o reconhecimento da existência de muitos caracteres de comportamento espécie-específico não implica necessariamente que esses caracteres são "inatos", no sentido de ontogeneticamente totalmente independentes do

ambiente... A situação agora está mudando rapidamente. A "terra de ninguém" entre Etologia e Neurofisiologia está sendo invadida pelos dois lados. Enquanto etólogos estão a fazer progressos com a "descendente" repartição de fenômenos complexos, neurofisiologistas estão "ascendendo", alargando a sua investigação de fenômenos de complexidade maior do que era habitual há 20 anos." (p.414-415, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963).²²

Tinbergen argumenta ainda que as diferentes perspectivas são complementares:

"O estudo da causação é o estudo dos eventos anteriores, que pode ser mostrado que contribuiu para a ocorrência do comportamento ... e o estudante do valor de sobrevivência tenta descobrir se algum efeito do processo observado [o Comportamento] contribui para a sobrevivência, se sim, como a sobrevivência é promovida e se é melhor promovida pelo processo observado que por processos um pouco diferente ... ambos os tipos de trabalhadores estão, portanto, investigando as relações de causa e efeito, e a única diferença é que o fisiologista olha para trás no tempo, enquanto o estudante do valor de sobrevivência, por assim dizer, olha "para frente no tempo" (idem, p. 418).²³

Partindo desta constatação, Tinbergen enumera as quatro questões a serem tratadas pela etologia moderna (a qual ele chama de biologia do comportamento): Causa, Desenvolvimento, Evolução e Função. Admitidamente, ele baseou estas quatro questões nas três questões principais da Biologia definidas por Julian Huxley, acrescentando a questão Desenvolvimento (Bolhuis & Giraldeu 2008). Esta não é uma contribuição pequena, visto que grande parte das divergências residia no fato do que

²² "It may not be superfluous to stress that the recognition of the existence of many species-specific behaviour characters does not necessarily imply that these characters are "innate" in the sense of ontogenetically wholly independent of the environment... The situation is now changing rapidly. The "no-man's land" between Ethology and Neurophysiology is being invaded from both sides. While ethologists are making progress with the "descending" breakdown of complex phenomena, neurophysiologists are "ascending", extending their research to phenomena of greater complexity than was usual 20 years ago." (p.414-415, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963)

²³ "The study of causation is the study of preceding events which can be shown to contribute to the occurrence of the behaviour... and the student of survival value tries to find out whether any effect of the observed process contributes to survival, if so how survival is promoted and whether it is promoted better by the observed process than by slightly different processes... both types of workers are therefore investigating cause-effect relationships, and the only difference is that the physiologist looks back in time, whereas the student of survival value, so-to-speak, looks 'forward in time' (p.418, Tinbergen, *On Aims and Methods in Ethology*, 1963)

significa um comportamento inato ou adquirido, um comportamento instintivo ou aprendido. O autor explicitamente discorda desta distinção chamando-a de heurísticamente prejudicial. Finalmente, Tinbergen assemelha o desenvolvimento comportamental ao desenvolvimento embriológico das outras estruturas corpóreas, para o qual é incabível a separação inato-adquirido. Ele afirma que é durante o desenvolvimento de cada indivíduo o momento em que as forças evolutivas e ontogenéticas estão mais imbricadas, numa dinâmica que resulta em apresentação de comportamentos adequados na situação adequada.

Atualmente, estas quatro questões são agrupadas como fatores proximais (causa e desenvolvimento), pois ocorrem durante o tempo de vida do indivíduo em observação, e fatores distais, pois se referem à bagagem trazida (evolução) ou a qual bagagem será deixada (função) em outras gerações. Passemos, então, ao ABCDEF.

AB (*ANIMAL BEHAVIOUR*)

O comportamento de um animal pode ser definido como uma seqüência de contrações musculares padronizadas no tempo (Eibl-Eibesfeldt 1989). Nesta definição podem ser albergados comportamentos desde correr, voar e nadar, até o dormir, descansar ou hibernar. Entretanto, podem ser necessários maiores refinamentos na definição. Se o objetivo é estudar comportamentos “internos”, tais como comportamento de digestão, gestação ou mesmo o comportamento de pensar, a seqüências mensuradas incluem as reações bioquímicas²⁴. Se o comportamento é social pode ser necessária a resposta de outros indivíduos além do animal-focal ou de todo grupo (p. ex.: o comportamento de coalizão em macacos-prego, que, além dos

²⁴ A definição do que é um comportamento já levou a um debate que ficou conhecido como comportamentos abertos (overt) x comportamentos cobertos (covert). Atualmente, esta questão também já está resolvida.

movimentos de aproximar-se e emitir expressões faciais de agressão, depende da posição relativa de três ou mais indivíduos no espaço).

Como defendido por Tinbergen (1963), a definição do etograma (*do grego*: ethos: lugar habitual, conduta; -grama: equivalente de gramato: letra, escrito, peso) é o passo inicial de qualquer estudo do comportamento. Apesar de 50 anos passados desde a publicação de Tinbergen, um etograma básico para a maioria das espécies ainda não está publicado, fato possivelmente devido às dificuldades práticas de coleta de dados em campo. Entretanto, mesmo para as espécies que têm um etograma conhecido, é praxe incluir, na sessão de métodos das publicações, definições precisas sobre o(s) comportamento(s) em análise. O capítulo de Freitas e Nishida deste livro discute os principais cuidados para construção e análise de etogramas.

C (CAUSA)

Os estudos da causa do comportamento referem-se ao estudo do próprio mecanismo físico-químico, desde a ativação de diferentes genes e suas cadeias bioquímicas, até a percepção do estímulo por diferentes receptores, sua transmissão por diferentes nervos, integração no sistema nervoso central, e emissão das contrações musculares que levarão a apresentação do padrão comportamental em estudo. Assim, trabalham neste nível de análise as áreas de genética comportamental, neuroetologia, fisiologia sensorial, cronobiologia, endocrinologia comportamental e ecologia sensorial, entre outras (Bolhuis & Giraldeau 2008).

Alguns exemplos de estudos neste nível de análise são clássicos, e podem ser encontrados em vários livros de comportamento animal (Mann & Dawkins 1998, Alcock 2001, Goodenough *et al.* 2001, Scott 2005). Um deles é o comportamento de abelhas ao retirar a capa de um favo e remover de dentro do favo uma pupa morta. Este

comportamento visivelmente elaborado é controlado por apenas dois genes: o gene U (de *uncap*) e o gene R (de *remove*). Quando uma abelha é homocigota recessiva para ambos os genes (*uurr*) o comportamento de limpeza do favo é apresentado em sua forma completa. Quando a abelha é heterocigota *Uurr*, ela não remove a capa, mas se encontrar um favo aberto ela retira a pupa morta de dentro. Quando a abelha é heterocigota *uuRr*, ela retira a capa do favo mas não remove a pupa. Quando ela é *UuRr* ou *UURR*, ela não realiza nenhum dos dois comportamentos. Este exemplo é bastante utilizado por ser didático e seguir um padrão de herança mendeliana de um gene e dois alelos com dominância completa (tal como os experimentos com ervilhas de Mendel).

São inúmeros os estudos de genética comportamental, muitos deles envolvendo traços mendelianos com 3 ou mais alelos, efeitos pleiotrópicos, epistáticos e padrões de ativação/inativação gênica mais elaborados²⁵. Por exemplo, estudos realizados sobre o comportamento sexual de opiliões (*Arachnida: Opillione*) no Parque Estadual Carlos Botelho em São Paulo, mostram que os machos podem existir em dois morfos: um maior, que defende as fêmeas durante o período de acasalamento, e um menor, que realiza cópulas fortuitas com as fêmeas. Análises genéticas mostraram que os machos não diferem em seus programas genéticos, apenas na expressão gênica, a qual parecer estar vinculada à alimentação da ninfa antes da muda, e à densidade populacional (Buzzato *et al.* 2010).

A área de fisiologia sensorial oferta vários exemplos em que toda a rota entre a percepção do estímulo por um neurônio receptor, integração sensorial, até a contração muscular que resulta no padrão comportamental está traçada. Um exemplo clássico é a descrição de como apenas dois neurônios receptores diferentes (localizados na membrana timpânica abaixo de cada asa da mariposa) com diferentes potenciais de

²⁵ Pleiotropia ocorre quando um único gene afeta muitos traços fenotípicos. Epistasia ocorre quando a expressão de um gene é modificada pela presença de outro gene.

ação, estão envolvidos no complicado comportamento de fuga deste animal. O neurônio tipo A1 reage a baixas intensidades de ultra-sons, e estimula a contração dos músculos do voo. Já o neurônio tipo A2, reage a altas intensidades de ultra-sons, e paralisa a contração dos músculos do voo. Assim, quando o morcego predador está distante, a intensidade do som percebida é fraca, e o neurônio A1 estimula a aceleração do voo, causando o afastamento da mariposa. Quando o morcego está próximo (menos de 3 metros), o receptor A2 provoca a paralisação dos músculos, causando um movimento errático, ou a queda da mariposa, que se esconde no solo (ver descrição detalhada em Alcock 2001). Ewert (2008) apresenta outros exemplos de como o componente bombykol presente no feromônio de fêmeas ativa os receptores nos pêlos das antenas de machos, sendo suficiente para desencadear o comportamento de corte de diversas espécies de insetos. O autor também mostra como pequenas diferenças na concentração de bombykol e no potencial de ação impedem a cópula entre machos e fêmeas de diferentes espécies. Jaffé *et al.* (2007) mostram como uma escolha intra-específica de fêmeas pelos machos está relacionada com a concentração de voláteis nos feromônios e o potencial de ação dos receptores dos machos em diferentes condições físicas. Por fim, já foi mapeado que o comportamento de postura de ovos em lesmas do mar (*Aplysia*) envolve a ação de 11 proteínas sintetizadas por um único gene com apenas 217 pares de base²⁶ (Scott 2005)!

Estes exemplos, entretanto, não devem ser entendidos como provas de que todo comportamento complexo pode ser explicado por apenas um ou dois genes ou neurônios. A fisiologia sensorial busca determinar as estruturas neurais que correspondem aos mecanismos perceptuais, aos mecanismos de controle central e integração, e aos mecanismos motores do comportamento. Estes geralmente são

²⁶ Os genes podem ser compostos por milhares de pares de base, havendo inclusive as notações kb (= kbp) = kilo pares de base = 1,000 bp, Mb = mega pares de base = 1,000,000 bp, Gb = giga pares de base = 1,000,000,000 bp.

compostos por vários neurônios que se sobrepõem e se diferenciam a depender do comportamento em análise, sendo parte do trabalho do pesquisador modelar o que Ewert (2008) chama de algoritmo combinatório que integra os inputs sensoriais (externos e internos) e resulta num output comportamental efetivo.

A complexidade de causa comportamental é bem exemplificada pelos estudos em cronobiologia e endocrinologia comportamental. Na cronobiologia, os exemplos clássicos mostram como o ritmo circadiano dos comportamentos de atividade e inatividade envolve reações químicas com alças de feedback de proteínas codificadas por pelo menos 06 genes diferentes (*'period'*, *'timeless'*, *'clock'*, *'cycle'*, *'doubletime'* e *'tau'*), que são ativados e desativados por pistas luminosas no ambiente (Goodenough *et al.* 2001). Na área de endocrinologia comportamental os exemplos clássicos referem-se a ação da testosterona e do estradiol no comportamento de canto de pássaros ou amplexo no sapos (Bolhuis 2008). Um trabalho sobre cuidado maternal mapeou como cheirar o filhote ativa o gene *fosB* no hipotálamo, que posteriormente ativa o gene *oxy* no cérebro de ratas, que passam a sintetizar oxitocina desencadeando comportamento de apego e cuidado aos filhotes. Ratas impedidas de cheirar o filhote (por danos no órgão vomeronasal) não apresentaram comportamento de cuidado (Goodenough *et al.* 2001)²⁷.

Uma dificuldade comum dos alunos é não “visualizar” as cadeias bioquímicas que vão do gene à proteína (estrutural ou reguladora) ou da recepção do estímulo e sua integração neuroendócrina à contração muscular. Outra dificuldade é imaginar que o gene ou a presença de estímulo no ambiente funcionam como uma tomada, que liga e desliga um comportamento de forma binária. Neste caso, os conceitos de fatores contínuos e análises multivariadas precisam ser trabalhados para superar esta concepção espontânea dos alunos.

²⁷ Para uma revisão didática sobre a neuroendocrinologia do apego e do amor, ver Carter, 1998.

D (DESENVOLVIMENTO)

Segundo Bolhuis (2008), ao inserir a questão do desenvolvimento como fundamental para o estudo do comportamento, Tinbergen foi bastante influenciado pelos trabalhos do embriologista escocês Conrad Waddington, em particular os conceitos de canalização e paisagem epigenética. Basicamente, estes conceitos significam que dentro das condições típicas de desenvolvimento, as formas de divisão e multiplicação celular serão canalizadas, seguindo padrões relativamente fixos e previsíveis nos embriões de uma mesma espécie. A paisagem epigenética inclui desde a folhagem onde a fecundação externa ocorre ou, se fecundação interna, o oviduto, até a composição bioquímica do ambiente intracelular do embrião. A metáfora da paisagem (com vales e montanhas) e do desenvolvimento como uma bola rolando sobre a paisagem buscava realçar a homeostase de desenvolvimento, indicando que pequenas variações ambientais não fariam “a bola subir a montanha e passar para o outro lado”, ela tenderia a voltar para o vale, e apenas grandes variações ambientais conseguiriam produzir aberrações (lembrando que Waddington referia-se a embriologia, ou neste caso, à teratologia).

Atualmente, os pesquisadores do desenvolvimento comportamental estudam as mudanças no comportamento e nos mecanismos subjacentes desde a concepção até a morte dos indivíduos. As análises podem ser feitas a partir de duas perspectivas: de dentro para fora e de fora para dentro.

Numa análise de dentro para fora verifica-se como as próprias cadeias bioquímicas vão sendo alteradas devido à concentração de seus produtos e co-ação das diversas alças de feedback positivo e negativo. Assim, verifica-se que o organismo não é o mesmo ao longo do tempo. Poucas primeiras células totipotentes (as famosas células

tronco) dão origem a células pluripotentes (as camadas germinativas) e em seguida tornam-se células diferenciadas nos diversos tecidos e órgãos, apesar de todas elas terem o mesmo programa genético. Esta diferenciação deve-se a diferenças mudanças na composição bioquímica das células. O ambiente hormonal também não é o mesmo ao longo do desenvolvimento, assim como existem modificações na rede neural presente no organismo ao longo de sua vida. Tendo em vista o discutido no item anterior, uma vez que a maquinaria do comportamento (o substrato físico-químico do organismo) se modifica, pode-se inferir que mudam as propensões (ou probabilidades estatísticas de reações físico-químicas) para o organismo reagir de uma ou outra forma aos estímulos ambientais.

De fato, diferenças comportamentais ao longo do desenvolvimento são observadas em todas as espécies animais. O polietismo de abelhas, em que cada faixa etária apresenta um comportamento diferente (até 5 dias: limpar células; de 5 a 10 dias: alimentar as larvas e outras abelhas; de 15 a 20 dias empacotar o pólen; de 20 a 25 dias forragear em flores) é um exemplo de como um mesmo substrato (químico-neuronal-muscular) modifica-se, e passa a gerar padrões comportamentais extremamente distintos. Similarmente, alguns animais apresentam dois morfos (ex.: girino e sapo, lagarta e borboleta) ou mesmo três morfos (ex.: o platelminto *Fasciola hepática* que assume as formas de miracídio, cercaria e indivíduo adulto) durante sua história de vida, cada fase com um comportamento diferente e adequado ao ambiente. Por outro lado, e de forma mais conhecida por todos, o comportamento muda ao longo do desenvolvimento como resposta ao ambiente.

Numa análise de fora para dentro busca-se mapear como os estímulos ambientais causam mudanças comportamentais. Estes estudos envolvem desde análises de reflexos e habituação do receptor, a associação de estímulos (condicionamento

clássico e operante), aprendizado por imitação e facilitação social, e aprendizado através do ensino. Por exemplo, os poliquetos marinhos ao sair dos tubos em maré seca primeiramente reagem às nuvens se escondendo. Após cerca de meia hora neste movimento de entrar e sair da terra, aparentemente ocorre habituação do receptor, e os animais ficam expostos sem reagir a outras nuvens (Ridley 1995). Estas são as análises tradicionais dos neurofisiologistas [mais em invertebrados] e behavioristas [mais em vertebrados], mas que atualmente são pesquisadas também por psicólogos cognitivos (que admitem a existência da mente – Hinde 2008). O capítulo de Pereira Júnior e de Rezende e Izar (cap. 5 e 9 deste volume) detalham todos estes conceitos. Ater-me-ei aqui a dois conceitos clássicos que causam ainda bastante confusão entre os alunos: períodos críticos e estampagem (*imprinting*).

Lorenz (1935-apud Goodenough *et al.* 2001) definiu período crítico como uma fase do desenvolvimento em que a exposição a estímulos ambientais promove mudanças irreversíveis no comportamento do indivíduo. Durante estas “janelas de aprendizado” um animal imaturo fixa sua atenção no primeiro objeto com o qual tem contato (visual, auditivo ou de outro tipo) e, a partir de então, passa a ter preferência por estímulos semelhantes, ou seja, ocorre uma estampagem daquele objeto no animal. Normalmente essa preferência é medida pelo comportamento de seguir (caminhando ou apenas seguindo com o olhar) o objeto. Estas janelas de aprendizado teriam duas funções maiores: aprender quem é o cuidador e aprender a espécie do parceiro sexual. Estas estampagens poderiam ocorrer na mesma janela ou em janelas diferentes, e o início e duração de cada janela varia de espécie para espécie. Como normalmente a primeira coisa que um filhote vê é sua mãe/cuidador, a estampagem asseguraria o reconhecimento dos pais pelos filhotes. No entanto, os filhotes podem sofrer estampagem por qualquer objeto, sendo famosa a figura dos patos seguindo Lorenz,

pois ele foi a primeira coisa que os animais viram após eclodir. Lorenz considerava a estampagem uma forma diferente do aprendizado por associação de estímulos, pois, segundo o autor, a estampagem: i) não precisa de reforço, ii) ocorre apenas nos períodos críticos e iii) é irreversível.

A etologia contemporânea define estampagem (imprinting) como o desenvolvimento de uma preferência social, e distingue a estampagem filial (reconhecimento dos pais pelos filhos) da estampagem sexual (isto é, desenvolvimento de preferências por parceiros de cópula), podendo ocorrer estampagem parental (reconhecimento dos filhos pelos pais) em algumas espécies (ex.: pingüins). As três características da estampagem definidas por Lorenz são, atualmente, criticadas. O fenômeno da estampagem é considerado uma forma de aprendizado por associação em que a mera visão do objeto é um reforço positivo (Bolhuis 2008). A idéia de período crítico foi substituída pela de período sensível (ou sensitivo ou suscetível – *sensitive periods*). Busca-se com isto substituir a idéia de limites críticos, como uma janela que abre e fecha para aprendizagem, por outra em que o aprendizado é mais contínuo havendo momentos de maior sensibilidade e de menor sensibilidade a estímulos externos, cuja duração varia de indivíduo para indivíduo (Bolhuis 2008). A idéia de irreversibilidade também é contestada. Num exemplo clássico de criação cruzada, filhotes de mandarim (*Taenopygia guttata*) criados por pais manons (*Lonchura striata*), quando colocados em situação experimental de escolha de parceiros sexuais, preferiram fazer a corte (ou responder à corte, no caso das fêmeas) a indivíduos da espécie dos pais adotivos, e não da própria espécie (como esperado pela estampagem sexual). Porém, este padrão de escolha foi alterado após os animais passarem um período com os animais da mesma espécie, mesmo após o pico do período sensitivo já haver passado, indicando que a estampagem é reversível.

Dentro deste contexto cabe distinguir o mecanismo de *priming* ou incitação²⁸. Incitação é definido como um efeito motivador (ou despertador ou provocador) de um estímulo na apresentação do comportamento. Assim, a propensão para realizar um comportamento é aumentada pelo contato com um “primer”, e esta estimulação continua a ter efeito mesmo após o contato ter cessado. Por exemplo, peixes beta (*Betta splendens*) tendem a ignorar a inserção de um termômetro no aquário, mas se colocados em conflito com outros peixes (ou se apenas observarem conflito entre outros dois peixes), uma posterior inserção do termômetro desencadeará comportamentos agressivos em direção ao objeto (Hogan 2008). Este autor discute que é possível medir os efeitos de incitação em vários comportamentos como agressão, alimentação, sexo e cuidado materno. Curiosamente, o comportamento de ingerir líquidos parecer ser pouco susceptível à incitação. O ilustre pesquisador Robert Trivers apresentou um curioso exemplo durante sua palestra no Encontro da SBPC de 2010. O exemplo referia-se a uma medida da capacidade matemática de mulheres asiáticas. Em algumas folhas de teste era requisitado que a pessoa marcasse o sexo junto à sua idade, no cabeçalho da folha de respostas; em outras, era requisitado que fosse marcada a naturalidade da pessoa e não o sexo. Surpreendentemente, os escores das provas das mulheres asiáticas que marcaram o sexo foi significativamente menor que os escores das mulheres asiáticas que marcaram sua naturalidade. O pesquisador atribuiu esta diferença ao efeito incitador do estereótipo de mulheres serem ruins em matemática e de asiáticos serem bons em matemática!

Por fim, dentro da análise do desenvolvimento do comportamento, cabe destacar o crescente número de publicações descrevendo tradições comportamentais em animais, ou seja, padrões comportamentais que são aprendidos durante o desenvolvimento do

²⁸ A tradução literal de *priming* é “escorvamento”. Escorva é o “dispositivo com que se dá início à explosão de uma carga principal, geralmente constituído por um cordel detonante” ou “a porção de pólvora para comunicar o fogo à carga”(Aurelio, 1986).

indivíduo, e que permanecem por gerações, sendo herdadas de forma não genética (Avital & Jablonka 2000).

E (EVOLUÇÃO OU FILOGENIA)

Esta é uma das perguntas da etologia clássica e refere-se a traçar o padrão evolutivo da diversidade comportamental (Ryan 2008). Tal como os estudos filogenéticos em morfologia e bioquímica, tendo como base o fenômeno da descendência com modificação, e utilizando o método comparativo, os estudos em evolução comparam homologias e homoplasias, convergências e divergências comportamentais, tentando localizar as sinapomorfias comportamentais de cada espécie²⁹.

Existem duas formas de estudar a evolução comportamental. A primeira é quando se conhece a filogenia do grupo em estudo a partir de outros métodos (morfológicos ou bioquímicos). Neste caso, com base numa filogenia estabelecida busca-se entender o padrão de mudança comportamental, correlacionando-o ao ambiente ocupado por cada clado. Um exemplo bastante ilustrativo (Mann & Dawkins 1998, Alcock 2001, Goodenough *et al.* 2001; Scott 2005) refere-se a forma elaborada do ninho construída por 16 diferentes espécies de aves da família Ptilonorhynchidae. Com base em análises de DNA mitocondrial foi possível verificar que as espécies que constroem ninhos mais elaborados derivaram (são mais recentes que) das três espécies

²⁹ Caracteres homólogos são aqueles compartilhados por duas espécies devido à ancestralidade comum (ex.: ossos dos membros superior dos vertebrados). Caracteres homoplásticos são aqueles presentes em duas espécies mas que se desenvolveram devido a similaridade ambiental (ex.: asas das aves e asas dos insetos). A evolução convergente ocorre quando duas espécies que não compartilham um ancestral comum vivem em ambientes semelhantes, e leva a aquisição de traços homoplásticos por diferentes espécies. A evolução divergente ocorre quando espécies que compartilham ancestral comum ocupam ambientes diferentes e, estruturas homólogas podem passar a ter formas diferentes (ex.: asa do morcego, nadadeira da baleia, membro superior dos cavalos). Sinapomorfias são caracteres derivados compartilhados por duas espécies com ancestral comum. No caso da etologia, os caracteres em questão são comportamentos.

que não constroem ninhos. O cladograma³⁰ também mostra que existem dois clados irmãos: um com 7 (sete) espécies que constroem ninhos elaborados suspensos, e outro clado composto por 6 (seis) espécies que constroem ninhos elaborados no chão. Dentro de cada clado, as espécies que constroem ninhos mais simples são mais antigas que as espécies que constroem ninhos mais elaborados. Com base neste cladograma, é possível estudar quais mudanças ambientais levaram à crescente elaboração de ninhos. O estudo da filogenia comportamental é necessário para garantir a independência de contrastes durante os estudos de função comportamental (próximo por quê de Tinbergen).

A segunda forma é utilizar o padrão comportamental como um caractere independente, e inseri-lo na análise de reconstrução filogenética junto com outros caracteres (morfológicos ou bioquímicos). Muitos comportamentos de várias espécies são estereotipados e experimentos de hibridismo (pai de uma espécie, mãe de outra espécie) resultam em comportamentos intermediários nos descendentes. Assim, o pressuposto deste tipo de abordagem é que existem traços comportamentais que podem ser considerados típicos das espécies. O pioneiro neste tipo de abordagem é próprio Konrad Lorenz, que construiu uma filogenia dos patos da família Anatidae com base em semelhanças nos comportamentos de cortejo de fêmeas (Ridley 1995).

Entretanto, este tipo de abordagem é, atualmente, menos comum. Segundo De Queiroz e Winberger (1993) menos de 5% dos caracteres utilizados nas análises cladísticas são comportamentais. Apesar disto, segundo estes mesmos autores, são verificadas congruências nas filogenias de invertebrados obtidas separando-se caracteres morfológicos e comportamentais. Kuntner *et al.* (2008) também destacam a importância dos caracteres comportamentais para estudos filogenéticos. Neste trabalho, 34 comportamentos (exemplos: movimentos de balanço do corpo, forma de aproximação e

³⁰ Cladograma é um diagrama que mostra as relações de ancestralidade comum entre as espécies (a famosa árvore da vida). Clado é qualquer ramo deste cladograma.

ângulo de ataque a presa), foram utilizados juntamente com quase 200 caracteres morfológicos para desvendar a filogenia das aranhas construtoras de teias (Araneae, Nephilidae). Os autores afirmam que a utilização dos comportamentos foi útil, principalmente quando caracteres morfológicos homoplásicos não permitiam a distinção entre duas espécies. Num outro trabalho, Japyassu & Caires (2008) mostram como a seqüência do comportamento de enrolar presas em fio de seda é uma homologia dos Araneoidea.

A constatação de que comportamentos podem seguir rotinas tão estereotipadas a ponto de poder ser utilizados em estudos de cladística não inviabiliza a flexibilidade comportamental a depender das condições ambientais em nível proximal. Por exemplo, Garcia e Japyassu (2005) analisando as rotinas dos comportamentos de predação, construção de teia e corte nas famílias de araneoidea, mostraram que existem de 3 a 6 diferentes tipos de comportamentos predatórios a depender da presa (ex.: observa-se mais mordidas quando a presa é uma formiga do que quando a presa é um tenébrio).

Pode-se supor que o comportamento é pouco utilizado em análises filogenéticas porque a coleta de seqüência comportamentais de animais na natureza (de forma sistemática que possa servir a análises comparativas) é muito mais difícil que a mensuração de partes corpóreas de animais em coleções de museus. Entretanto, Japyassu e Machado (2010) apontam que o obstáculo ao uso de caracteres comportamentais reside em diferenças na concepção do que é uma espécie: um conjunto de indivíduos históricos ou uma classe atemporal de indivíduos. Ou seja, do pressuposto do quanto o comportamento é estereotipado ou flexível nos diferentes indivíduos de uma espécie.

Uma dificuldade no ensino deste tópico para os alunos é a falta de conhecimento da diversidade animal e da anatomia comparada, no desconhecimento de termos e conceitos básicos de filogenia, assim como de biogeografia.

Foi dito acima que os estudos em evolução mapeiam as semelhanças e diferenças comportamentais entre as espécies e que, com base em cladogramas bioquímicos e comportamentais, tentam estudar quais mudanças ambientais selecionaram as diferentes sinapomorfias. Estas correlações ambiente \times semelhança/diferença comportamental geralmente são feitas em escala geológica (ex.: estudos com mudanças no comportamento de tecer teias das diferentes espécies de aranhas e mudanças no ambiente desde o Mioceno ou, mesmo, estudo do comportamento de uso de ferramentas pelo homem no Plio-Pleistoceno). O quanto o ambiente atual exerce pressão sobre os diferentes comportamentos é assunto do próximo por quê de Tinbergen.

F (FUNÇÃO)

O último por quê proposto por Tinbergen (1963) refere-se à função do comportamento, ou seja: para que serve o comportamento? Qual o valor de sobrevivência do comportamento? Segundo Danchin *et al.* (2008) esta pergunta é respondida pelos pesquisadores da área de ecologia comportamental, que nasceu, ainda segundo os mesmos autores, com a publicação do livro *Behavioural Ecology* por John Krebs e Nicholas David em 1978, na Inglaterra³¹.

³¹ A tradição norte-americana chama-se ecologia evolutiva (Fox et al 2001), e em nada difere em termos de conceitos e modelos dos apresentados por Krebs e Davies (1978). A diferença parece residir no fato de que a ecologia evolutiva foca mais (mas não apenas) em animais de curta história de vida, tendo, portanto, acesso à quantificação genética, enquanto a ecologia comportamental tem maior foco em animais com longa história de vida. Já existe uma tradução para o português de: Krebs e Davies (1996). Introdução à Ecologia Comportamental. Ed. Atheneu.

As análises em ecologia comportamental partem de três pressupostos. O primeiro é o de que todo comportamento é *adaptativo*, ou seja, a função de todo comportamento é aumentar a sobrevivência e/ou reprodução do indivíduo. Mesmo comportamentos à primeira vista incongruentes com esta visão (como, por exemplo, a autotomia de patas pelo caranguejo, ou o salto estrela das aranhas-macho de viúva negra jogando-se na mandíbula da fêmea para ser devorado) são interpretados como aumentando as chances de sobrevivência (por distrair o predador no caso do caranguejo) ou de reprodução (pois enquanto come o macho a fêmea da aranha não sai a procura de outro parceiro) dos indivíduos. O segundo pressuposto é o de que os indivíduos baseiam seus comportamentos em escolhas, frente às condições ambientais proximais. O terceiro é o de que estas escolhas são racionais, ou seja, maximizam a relação benefício/custo para o indivíduo. Para a ecologia comportamental não faz diferença se esta otimização da relação benefício/custo é alcançada por aprendizado no ambiente imediato ou pela presença de genes que resultem em padrões estereotipados (existem modelos para ambos os casos).

M.S. Dawkins (1989) diferencia otimização de curto prazo e de longo prazo. A otimização de curto prazo refere-se à melhor relação benefício/custo em termos de calorias. Por exemplo, maior aquisição de calorias no menor tempo ou com menor exposição a risco de predação ou exposição a doenças. A otimização de longo prazo refere-se a deixar o maior número de descendentes (ou cópias do DNA). Em espécies com curta história de vida é possível contar efetivamente o número de descendentes produzidos e compará-lo de acordo com os comportamentos apresentados por diferentes indivíduos. Entretanto, para muitas espécies com longa história de vida a contabilização do número de descendentes é dificultada. Ou seja, dentro de um projeto de pesquisa, é possível acompanhar o sucesso reprodutivo de várias gerações de borboletas mas,

difícilmente, de chimpanzés. Neste caso, a otimização de longo prazo é inferida a partir da otimização de curto prazo, isto é, se um animal apresenta um padrão comportamental que resulta em maior aquisição de calorias em menos tempo ou com menor risco, *supõe-se* que estas calorias serão utilizadas para fazer mais cópias de DNA.

Na ecologia comportamental existem modelos para analisar diversos comportamentos, tais como: escolha ótima de presas, tempo ótimo de forrageio numa mancha de alimentos antes de mudar para outra mancha, rota ótima entre dois pontos, tempo ótimo de cópula, número ótimo de parceiros de acasalamento, número ótimo de filhotes, tempo ótimo de cuidado aos filhotes e tamanho ótimo de grupo (Danchin *et al.* 2008). Estes modelos são elaborados teoricamente e testados empiricamente com a observação dos animais em ambiente natural ou em laboratório. Quando os dados empíricos não confirmam o esperado, muda-se o modelo, mas o *pressuposto* da otimização é mantido.

MacArthur & Pianka (1966) desenvolveram um dos primeiros modelos de otimização do comportamento, que buscava, entre outras coisas, explicar a existência de animais especialistas e generalistas. Este modelo de forrageio ótimo foi testado por Krebs *et al.* (1977, apud Krebs & Davies 1997), num experimento em que aves (chapim-real - *Parus major*) eram expostas a uma espécie de esteira rolante sobre a qual havia pedaços de minhocas de diferentes tamanhos. Os resultados confirmaram as expectativas do modelo de que os animais só passavam a coletar presas menores quando as presas preferidas (as maiores) diminuía em frequência, independentemente do número de presas menores presentes. Ou seja, a experimentação comprovou uma predição construída a partir da modelagem matemática: a de que os animais só ampliam sua dieta, quando o alimento preferencial está raro, e isto independe da frequência do alimento menos preferencial. Num exemplo mais recente, Buzzato e Machado (2008)

mostraram que opiliões mudam a estratégia de acasalamento durante a estação reprodutiva. No início da estação reprodutiva, quando ainda existem muitas fêmeas sem acasalar, os machos exibem defesa de territórios para os quais as fêmeas são atraídas. No final da estação reprodutiva, quando a maioria das fêmeas está pareada, os machos passam a defender as próprias fêmeas, independente do ambiente. Os autores discutem que esta flexibilidade comportamental observada em opiliões nos alerta para o perigo das classificações estáticas dos comportamentos das espécies.

Uma distinção importante entre os dois por quês do nível distal de análise é que as análises em evolução consideram o comportamento como uma **adaptação**, ou seja, uma característica - já selecionada - que conferiu maior aptidão aos indivíduos e, portanto, tornou-se típica da espécie, enquanto os estudos em função consideram o comportamento como **adaptativo**, uma característica atual que aumenta a aptidão, que pode ser uma adaptação ou não (Danchin *et al.* 2008).

Um cuidado importante que se deve ter, principalmente quando se estuda comportamentos sociais, é de que o ótimo é mensurado em nível individual e não grupal. E isto faz com que, muitas vezes, o comportamento observado não seja o ótimo teórico. Por exemplo, Baird & Dill (1996) calcularam que o tamanho ótimo do grupo de orcas (*Orcinus orca*) era de três indivíduos, isto é, quando em grupos com três indivíduos, cada animal capturava o maior número de presas por ataque. Entretanto, o número mais freqüente observado na natureza era de cinco indivíduos. Esta aparente incongruência é resolvida quando observamos que a eficiência do quarto e do quinto indivíduos que entram no grupo é maior do que a caça solitária ou em dupla. Ou seja, mesmo que mais distantes do ótimo do forrageio, estar num grupo de cinco indivíduos é melhor que caçar sozinho. Já para um sexto indivíduo a eficiência é menor que a caça solitária. Este fenômeno, comumente observado, é conhecido como o paradoxo do

tamanho do grupo. Comportamentos cuja eficiência depende da frequência dos comportamentos apresentados por outros indivíduos na população são modelados pela Teoria dos Jogos (Giraldeau 2008a,b).

Em resumo, a análise da função vê o comportamento como uma seqüência de escolhas feitas pelos animais, e busca modelar qual seria a melhor estratégia teórica de ação diante da realidade proximal, tendo a otimização como um pressuposto. Uma das maiores dificuldades dos estudos da função do comportamento reside, justamente, nas medidas dos ganhos e dos custos energéticos de cada comportamento para cada indivíduo.

“ESTE ANIMAL *x* SE COMPORTA DE FORMA *y* PORQUE...”

Algum tipo de etnoetologia já existia há, pelo menos, 35.000 anos, estando representada em cavernas como pinturas de lutas entre machos de bisões, de fêmeas de renas grávidas, e de cavalos em galope ou a relinchar (Theodorides 1965). A compreensão do comportamento animal foi, certamente, importante para a sobrevivência de nossos ancestrais, tanto para superar estratégias de fuga das nossas presas e para evitar as estratégias de ataque de nossos predadores, quanto para melhor manejo pecuário (que teve início há cerca de 8.000 anos). Atualmente a etologia aplicada é uma área em expansão, tanto para aumentar o bem-estar de espécies comerciais (peixes, aves, porcos, gado), quanto para planejar recintos de zoológicos e criadouros mais adequados.

Goodenough et al (2001, p.01) sugerem que a observação do comportamento animal e a tentativa de entendê-lo precedem, e pode ter sido combustível, para o surgimento da própria consciência (ou auto-consciência) humana. De fato, explicar o comportamento humano comparando-o ao de outros animais parece ter sido atividade

antiga (veja-se, por exemplo, o calendário Chinês). Ferrari (2010) mostrou que o hábito de identificar-se a um animal ainda persiste em culturas de índios argentinos. Áreas mais dedicadas ao estudo do comportamento humano (como filosofia, psicologia, pedagogia, antropologia e sociologia) foram e são bastante influenciadas pelos conhecimentos biológicos em geral, e isto inclui a biologia do comportamento. Por exemplo, a re-significação de períodos críticos teve implicações na psicologia e na pedagogia. A possibilidade de desenvolver apego a vários indivíduos e ao longo da vida é um dos grandes avanços da teoria do apego de Bowlby (1965) em relação à visão psicanalista de Freud. A possibilidade de aprendizado em diferentes idades também é pressuposto para as abordagens de pedagogia de jovens e adultos.

Um alerta é o de que, ao tentarmos afirmar “o animal *x* se comporta da forma *y* porque”, devemos lembrar que os mundos sensoriais das espécies são bastante diferentes: pássaros vivem num mundo visual diferente do das abelhas que percebem mais a luz ultra-violeta ou das cobras que percebem melhor o infra-vermelho; o mundo da coruja é mais auditivo, o dos cachorros e ratos mais olfativo, as aranhas vivem num mundo vibracional, golfinhos e morcegos realizam ecolocalização, tubarões têm forte sensibilidade elétrica e tartarugas são capazes de perceber o campo geomagnético (Sherry 2008). Cada indivíduo de uma mesma espécie também percebe o ambiente diferentemente. Assim, a complexidade ambiental percebida e a que efetiva o comportamento é bastante diferente entre os indivíduos e alerta para o cuidado com generalizações prematuras.

Neste século XXI vivemos num *zeitgeist* de retorno à natureza. Isto inclui desde o cuidado com o que é vivo até a auto-consciência que fazemos parte desta teia vida. Somos classificados como Reino: [Animalia](#), Filo: [Chordata](#); Classe: [Mammalia](#); Ordem: [Primates](#); Família: [Hominidae](#); Gênero: [Homo](#); Species: [H. sapiens](#) Subspecies: **H. s.**

sapiens. Entretanto, é importante sempre lembrar que a resposta a questão “por que o animal x se comporta de forma y ” é múltipla. Tanto a “antropomorfização” dos animais quanto a “animalização” do homem devem ser utilizadas com cuidado para que consigamos visualizar as continuidades e rupturas entre padrões comportamentais (Yamamoto 2009).

Etologia tem a mesma raiz grega que a palavra Ética (Ethos: ἦθος: Lugar habitual, conduta; Ética: ἠθικός: conduta moral, conduta correta). Análises das causas proximais e distais são necessárias para a mais justa compreensão do comportamento e para que possamos ser éticos tanto com os animais quanto com nós mesmos.

REFERÊNCIAS

- Alcock J. 2001. *Animal Behaviour – an evolutionary approach*. 7th ed. Sanderland: Sinauer.
- Avital E, Jablonka E. 2000. *Animal Traditions. Behavioral Inheritance in Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baird RN, Dill LM. 1996. Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7: 408-16.
- Barfield T. 1997. *Blackwell's Dictionary of Anthropology*. London: Blackwell
- Bolhuis JJ, Giraldeau L-A. 2008. *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.
- Bolhuis JJ. 2008. Development of Behavior. pp. 119-45. In: Bolhuis JJ, Giraldeau L-A. (eds) *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.
- Buzatto B, Machado G. 2008 . Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a Neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:85–94.

- Buzzatto B, Requena GS, Lourenço RS, Muguia-Steyer R, Machado G. 2010. Conditional male dimorphism and alternative reproductive tactics in a Neotropical arachnid (Opiliones). *Evolutionary Ecology* DOI 10.1007/s10682-010-9431-0
- Carter CS. 1998. Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8): 779–818.
- Danchin E, Cézilly F, Giraldeau LA. 2008. Fundamental Concepts in Behavioral Ecology. Pp. 29-54. In: Danchin E, Cézilly F, Giraldeau LA (eds). *Behavioural Ecology*, Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins MS. 1989. *Explicando o Comportamento Animal*. São Paulo: Manole.
- De Queiroz A, Wimberger PH. 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47, 46–60.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1989. *Human Ethology*. New York: Aldine de Gruyter
- Ewert J-P. 2008. Stimulus Perception. Pp. 13-40. In: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds) *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.
- Ferrari HR. 2010. *Comunicación humano-animal: aproximación al concepto de cultura mixta*. Simpósio apresentado no XXIII Encontro Anual de Etologia. Universidade Federal de Alfnas.
- Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ. 2001. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford: Oxford University Press.
- Garcia CRM, Japyassu HF. 2005. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, 5. doi: 10.1590/S1676-06032005000200003

- Giraldeau LA (2008a). Solitary foraging strategies. Pp. 233-56. In: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.
- Giraldeau LA (2008b). Social foraging. IN: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. Blackwell Publishing, pp; 257-284.
- Goodenough J, McGuire B, Wallace R. 2001. *Perspectives on Animal Behavior* (2nd. Ed). John Wiley & Sons, INC. 542p.
- Hinde R. 2008. Foreword. IN: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. Blackwell Publishing, pp: xii-xvi.
- Hogan J. 2008. Motivation. Pp. 41-70. In: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). *The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution*. London: Blackwell.
- Jaffé K, Mira BS, Cabrera A. 2007. Mate selection in the moth *Neoleucinodes elegantalis*: evidence for a supernormal chemical stimulus in sexual attraction. *Animal Behavior*, 73: 727-34.
- Japyassú HF, Caires,RA. 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. *Journal of Insect Behavior* 21: 258-84.
- Japyassú HF, Machado FA. 2010. Coding behavioural data for cladistic analysis: using dynamic homology without parsimony. *Cladistics* 26 (6): 625–42.
- Krebs J, Davies N. 1997. *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. London: Blackwell.
- Kuntner M, Coddington JA, Hormiga G. 2008. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*: 24(2): 147–217.

- MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-9.
- Mann A, Dawkins MS. 1998. *An Introduction to Animal Behavior* (5th ed). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ridley M. 1995. *Animal Behavior* (2nd ed). London: Blackwell.
- Ryan M. 2008. Evolution of Behavior. Pp. 294-314. *In: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution.* London: Blackwell.
- Scott G. 2005. *Essentials of animal behavior.* London: Blackwell.
- Sherry DF. 2008. Brain and Behavior. Pp. 97-118. *In: Bolhuis JJ Giraldeau L-A (eds). The Behavior of animals – mechanisms, function and evolution.* London: Blackwell.
- Théodoridès J. 1983. *História da Biologia.* Lisboa: Biblioteca Básica de Ciências.
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods in Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20: 410-33.
- Yamamoto ME. 2009. Introdução : Aspectos históricos. Pp. 1-8. *In: Otta E, Yamamoto ME (orgs). Fundamentos em Psicologia: Psicologia Evolucionista.* São Paulo: Guanabara Koogan.