

Capítulo 3

AMBIENTE DE ADAPTAÇÃO EVOLUTIVA

Patrícia Izar

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

Em dezembro de 2004, a Indonésia foi atingida por um maremoto que matou centenas de milhares de pessoas. Voluntários de todas as partes do mundo dirigiram-se ao país para oferecer todo tipo de ajuda às vítimas, desde tratamento médico até a organização de grupos para encorajar as pessoas a retomar suas atividades. Em fevereiro do mesmo ano, uma missionária americana que vivia no Brasil havia 33 anos, defendendo o meio ambiente e os direitos dos trabalhadores rurais, foi assassinada. O que leva o ser humano a sacrificar-se em prol de outros e o que o leva a tirar a vida de outro? Por que o ser humano se comporta dessa forma?

Os quatro porquês

Em 1963, Niko Tinbergen, um dos fundadores da Etologia, a primeira disciplina a formalizar o estudo do comportamento sob a perspectiva da teoria evolucionista darwiniana, mostrou que essa pergunta pode ser formulada sob quatro perspectivas distintas.

Podemos perguntar por que o indivíduo comportou-se daquela maneira naquele momento particular. Qual a causa imediata ou próxima? 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).

Poderíamos perguntar, também, quais os fatores que modelaram o desenvolvimento do comportamento ao longo da vida daqueles indivíduos. 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 o aumento de ações apropriadas (Preston & de Waal, 2002).

Podemos perguntar, ainda, 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 do comportamento. Qual a causa filogenética do comportamento? Quando estamos interessados em comportamento humano, a comparação é feita, principalmente, com primatas não-humanos, especialmente os pongídeos (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 das

fases do ciclo de vida (*life-history*) e do desenvolvimento altricial e o aumento das funções do córtex pré-frontal.

Finalmente, podemos perguntar por que aquele comportamento confere maior habilidade de sobrevivência e reprodução aos indivíduos que o apresentam. Qual a função ou causa final (*ultimate cause*)? A resposta a essa pergunta envolve a investigação dos processos seletivos que modelaram a história evolutiva daquele comportamento, ou seja, a utilidade passada e presente daquele comportamento em termos reprodutivos. Então, deveríamos testar a hipótese de que ajudar indivíduos em sofrimento deve aumentar as chances de reprodução daqueles que oferecem a ajuda. A princípio, a exibição de comportamentos altruístas, até mesmo às custas da vida do indivíduo, constituiu um obstáculo para a teoria biológica da evolução. Grandes avanços teóricos, como a noção de aptidão abrangente (*inclusive fitness*), proposta por Hamilton (1964), e o modelo de altruísmo recíproco, proposto por Trivers (1972), foram muito importantes para o estudo da evolução do comportamento altruísta (ver Yamamoto & Alencar, capítulo 14 deste livro). 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 (1972) sugeriu que a exibição, entre indivíduos não aparentados, de comportamentos altruístas pouco custosos para o doador e de grande benefício para o receptor pode ser selecionada se aumentar a probabilidade do indivíduo altruísta contar com a ajuda recíproca de outros indivíduos no futuro.

A Psicologia Evolucionista (PE) formula a pergunta “por que o ser humano se comporta dessa forma?” sob a perspectiva funcional (ver Ades, capítulo 2 deste livro).

Mas de fato, o objeto de investigação da PE são os mecanismos cognitivos que causam padrões comportamentais humanos, incluindo análises sobre como informações sobre o ambiente são adquiridas, o que pode incluir estudos sobre aspectos da ontogênese dessas capacidades (Shettleworth, 1998). Portanto a PE também aborda fatores próximos e ontogenéticos. É uma abordagem da psicologia em que se aplicam os princípios da biologia evolucionista para investigar a estrutura da mente humana. Sob essa perspectiva, a mente é um conjunto de mecanismos para processamento de informação que foram moldados pela seleção natural (Cosmides & Tooby, 1997).

Seleção natural e ambiente de adaptação evolutiva

O princípio da seleção natural, proposto 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, dos organismos vivos: (a) *Princípio da Variabilidade*: os indivíduos de uma espécie apresentam variação no seu fenótipo (características morfológicas, fisiológicas e comportamentais), ou seja, apresentam variação genética (resultante de dois processos, mutação e recombinação); (b) *Princípio da hereditariedade*: a variação desses fenótipos é hereditária, ou seja, os descendentes de indivíduos que carregam 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 carregam genes codificadores de 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 têm as características tendem a deixar mais descendentes que os outros; assim, os genes codificadores tornam-se mais comuns, levando toda a população, ao longo do tempo, a apresentar o fenótipo (Lenski, 2000; Alcock, 2001).

O estudo da evolução de uma determinada característica dos organismos vivos envolve hipóteses sobre o seu valor adaptativo, ou função evolutiva, isto é, por que indivíduos portadores de genes para tal característica deixaram mais descendentes. Para as ciências biológicas, a lógica evolutiva aplica-se sem questionamentos para compreender o *design* funcional da anatomia dos organismos.

A PE aplica essa mesma lógica para compreender a evolução do sistema nervoso, especialmente dos humanos. Como qualquer outro tecido ou estrutura dos organismos vivos, também o cérebro foi moldado pela seleção natural - não apenas a estrutura anatômica, mas sua organização. O cérebro é um sistema físico construído para gerar comportamento apropriado às circunstâncias ambientais (Cosmides & Tooby, 1997). Assim, a PE estuda a organização funcional do cérebro levando em conta o ambiente de seleção natural (Hagen, 2002) ou o Ambiente de Adaptação Evolutiva (AAE, do inglês *Environment of Evolutionary Adaptadness* [Bowlby, 1984 a]).

Como definido por Tooby e Cosmides (1990), o AAE é uma combinação estatística das propriedades adaptativas relevantes dos ambientes encontrados por membros das populações ancestrais. Hagen (2002) detalha a definição de AAE como o conjunto de todas as pressões seletivas enfrentadas pelos ancestrais de um organismo durante um tempo evolutivo recente, isto é, aproximadamente as últimas mil a dez mil gerações. Este seria o tempo necessário para que toda uma população passasse a

apresentar os genes codificadores de uma característica fenotípica responsável pelo aumento da reprodução dos indivíduos portadores da mutação inicial. O AAE refere-se, então, às condições do ambiente que permitiram aos indivíduos portadores da mutação (ou recombinação) inicial, e às gerações subseqüentes, deixar mais descendentes até que toda a população apresentasse a mesma característica fenotípica.

Essa definição de AAE implica que os organismos apresentam características funcionais porque essas características foram selecionadas ao longo do passado evolutivo e podem, *ou não*, ser funcionais no ambiente presente. Qualquer organismo pode apresentar, hoje, características que não mais conferem função reprodutiva e podem até diminuir suas chances de sobrevivência e reprodução. Isso pode acontecer quando o ambiente presente é muito distinto daquele ambiente de evolução. Por exemplo, atualmente, o consumo elevado de alimentos ricos em gordura e açúcar é considerado um fator importante para a ocorrência de obesidade, doenças cardíacas associadas, diabetes, etc. e, portanto, mal adaptativo. No entanto, no passado, nossa espécie vivia sob condições de maior restrição alimentar e grandes demandas energéticas. Nesse contexto, a preferência por alimentos altamente calóricos, especialmente aqueles ricos em lipídios ou carboidratos, deve ter sido vantajosa, levando à seleção dessa característica (Moran, 2000; Larsen, 2003; ver também Lopes, capítulo 16 deste livro).

Exemplos como esse, levam os psicólogos evolucionistas a considerar que o AAE em que as características da mente humana foram selecionadas era muito diferente do ambiente atual. Embora ressaltem que o AAE não é um lugar, ou habitat, ou período de tempo específico, autores representativos da PE, como Tooby e Cosmides (1990), indicam que as características da mente humana atual foram moldadas ao longo do Pleistoceno, período que teve início há cerca de dois milhões de anos e durou até dez

mil anos atrás. A localização do AAE da mente humana no Pleistoceno é justificada por duas razões. Em primeiro lugar, os registros fósseis descobertos até hoje indicam que a espécie humana surgiu entre cem e duzentos mil anos atrás, mas só passou a dominar técnicas de produção do seu próprio alimento, com a agricultura, há cerca de dez mil anos (Smith, 1995; ver também Rodrigues, capítulo 4 deste livro). Até então, a partir dos primeiros hominídeos do gênero *Australopithecus*, há cerca de cinco milhões de anos atrás (Foley, 1998; 1999), nossos ancestrais viveram da caça e coleta dos seus recursos alimentares. Além disso, muitas das características adaptativas humanas de interesse para os psicólogos, como linguagem (ver Mendes e Cardoso, capítulo 7 deste livro), teoria da mente e uso de tecnologia (ver Ottoni, capítulo 6 deste livro), devem ter surgido durante esse período (Durrant & Ellis, 2003).

Assim, para a PE, nossos circuitos neurais foram moldados pela seleção natural para resolver os problemas enfrentados diariamente por nossos ancestrais caçadores-coletores, como caçar animais, coletar alimentos vegetais, interagir com amigos e lidar com agressores, encontrar parceiros reprodutivos e criar os filhos. Cosmides e Tooby (1997) argumentam que a seleção natural é um processo lento e ainda não houve tempo suficiente para que nossas mentes tenham mudado em função dos novos sistemas de produção. *Nossos esqueletos modernos abrigam uma mente da idade da pedra*, por isso é mais fácil lidar com pequenos grupos de pessoas (do tamanho típico de bandos de caçadores-coletores) do que com multidões; ou ainda, é mais fácil aprender a temer cobras do que carros, embora os acidentes automobilísticos provoquem atualmente mais acidentes fatais.

Como já argumentado acima, mecanismos cognitivos eficientes para resolver os problemas do passado caçador-coletor não geram, necessariamente, comportamentos adaptativos no presente. Então, para a PE, o fato de que um determinado

comportamento pode promover maior sucesso reprodutivo, no ambiente moderno, não é explicação suficiente de que esse comportamento tenha sido selecionado pela mesma função no passado (Tooby & Cosmides, 1990).

Essa posição separa a PE de outras abordagens evolucionistas do comportamento humano, especialmente a Ecologia Comportamental (ver Izar, 1995; Barrett *et al.*, 2002), pois esta assume que a mente foi moldada para maximizar a aptidão (*fitness*) do indivíduo e que a mente é composta por mecanismos de domínio geral que podem representar comportamentos maximizadores de aptidão em qualquer ambiente. Dessa forma, assume-se que variáveis que afetam estratégias adaptativas (isto é, maximizam a aptidão dos indivíduos que as apresentam) de populações atuais são as mesmas que atuaram durante o passado evolutivo. A PE reconhece a flexibilidade da mente e do comportamento humano, pois a ontogênese é sensível às condições ambientais. No entanto, essa sensibilidade não é explicada por uma plasticidade geral, mas, antes, por estratégias geneticamente codificadas, partilhadas pela maioria ou por todos os membros de uma população. A flexibilidade é adquirida pelos condicionantes inerentes às estratégias, moldadas pela seleção natural por permitir uma resposta eficiente face à variabilidade ambiental (Hagen & Hammerstein, 2005).

Por outro lado, grande parte das críticas feitas à PE origina-se justamente do conceito de AAE (Barrett *et al.*, 2002; Durrant & Ellis, 2003). Considerar o AAE como os problemas enfrentados por antepassados caçadores-coletores durante o Pleistoceno parece ser uma simplificação da história evolutiva humana. *Se o AAE não pode ser definido precisamente, então o conceito é, na melhor das hipóteses, uma conveniência heurística, e na pior, uma premissa sem fundamento* (Barrett *et al.*, 2002, p.14).

Hipóteses sobre a função e evolução das capacidades cognitivas humanas (ou mecanismos psicológicos, ou mente) ganham maior valor com a integração de estudos

comparativos oriundos da Ecologia Comportamental e da Psicologia Evolucionista (Shettleworth, 1998; Barrett *et al.*, 2002). Essa integração permite uma definição mais precisa do AAE da mente humana, que resulta de modelos construídos a partir da informação obtida por estudos de ecologia comportamental, de populações humanas e primatas atuais. Uma definição mais precisa do AAE da mente humana não contradiz a premissa da PE, de que nossas mentes foram moldadas para lidar com problemas do passado. Mas identifica mais claramente quais foram esses problemas e essa é a ferramenta básica para investigar quais os mecanismos de decisão para os quais estamos naturalmente preparados.

Ao defender o argumento de que a investigação da função adaptativa de mecanismos psicológicos típicos da espécie humana (objetivo da PE) deve envolver estudos sobre a ecologia da espécie, adoto o mesmo enfoque advogado por outra disciplina, a Etologia Cognitiva. Segundo Shettleworth (1998), a cognição refere-se aos mecanismos através dos quais os animais adquirem, processam e armazenam informação do ambiente e agem em função dela. Esses mecanismos incluem percepção, aprendizagem, memória e tomada de decisão. A Etologia Cognitiva aborda o valor adaptativo e a evolução dos mecanismos cognitivos. A disciplina busca uma integração dos estudos de psicologia comparativa sobre a cognição animal e dos estudos sobre ecologia comportamental animal. Essa abordagem permite analisar como os animais usam a cognição para resolver os problemas ecológicos que enfrentam no seu ambiente, como forrageamento e orientação espacial. A análise comparativa permite investigar o valor adaptativo de determinados mecanismos cognitivos, por exemplo, quando se verificam diferenças em habilidades cognitivas de duas espécies próximas, mas que divergem em sua ecologia, ou semelhanças em espécies distantes, mas que apresentam convergências ecológicas.

Por exemplo, esquilos cinzentos (*Sciurus carolinensis*) e esquilos vermelhos (*S. vulgaris*) apresentam diferenças marcantes quanto à sua memória espacial, provavelmente porque os esquilos cinzentos dependem de alimentos estocados para sobreviver durante o inverno, e os esquilos vermelhos não. Macdonald (1997) demonstrou experimentalmente que os esquilos cinzentos são capazes de memorizar e reencontrar, após um intervalo de até vinte dias, locais precisos onde estocaram alimentos, usando dicas visuais de curto alcance. Os mesmos experimentos aplicados aos esquilos vermelhos revelaram menor duração da memória espacial. Resultados similares foram obtidos comparando-se espécies estocadoras e não estocadoras de aves e de outros mamíferos (por exemplo, Shettleworth & Westwood, 2002; Barkley & Jacobs, 2007).

De acordo com a Etologia Cognitiva, demonstrações de que uma característica serve a uma função particular no ambiente presente aumentam a confiança de que essa função contribuiu para sua evolução (Shettleworth, 1998, p. 23).

Modelando o ambiente de adaptação evolutiva da mente humana

Quando foi selecionada a mente humana?

Uma primeira crítica que se faz quanto à localização do AAE da mente humana no Pleistoceno é que este foi um período de tempo bastante longo, envolvendo grandes transformações do habitat em função de alterações dramáticas do clima, com intervalos glaciais e interglaciais gerando um aumento na amplitude da variação da pluviosidade e temperatura (por exemplo, Weyhenmeyer *et al.*, 2000). Tais flutuações climáticas tiveram grande impacto nos padrões evolutivos de mamíferos, gerando ondas de extinção e especiação (Vrba, 1995), e o mesmo se pode afirmar para o padrão de evolução dos hominídeos (Foley, 1998). De fato, as descobertas da paleoantropologia

traçam a história biológica dos hominídeos como uma série de radiações adaptativas, com várias espécies coexistindo, muitas das quais não faziam parte de uma linhagem única de evolução (Foley, 1992; ver também Brown *et al.*, 2004). Por radiação adaptativa entende-se a dispersão ou uma série de dispersões de descendentes de um estoque ancestral comum (Foley, 2001).

Quatro radiações são vistas no registro fóssil. A primeira envolve os primeiros australopitecíneos bípedes há cerca de quatro milhões de anos, a segunda os australopitecíneos megadontes robustos, a terceira os *Homo* mais encefalizados, e a quarta, o *Homo sapiens* moderno. Esta última é fundamentalmente distinta das três primeiras, por não envolver a diversificação biológica extensa vista nas outras três e, sim, a dispersão geográfica (Foley, 1999).¹

Cada uma dessas espécies também vivia da coleta de alimentos de origem vegetal e da captura de presas animais, em maior ou menor proporção. Talvez algumas das características psicológicas dos humanos modernos já estivessem presentes em algumas delas. As espécies de hominídeos ancestrais que coexistiram dão evidência da gama de morfologias e comportamentos que ocorreram no passado, das quais as humanas modernas são uma pequena fração (Foley, 1992). Traçado esse quadro, é possível investigar as causas da mudança evolutiva, o que causou especiação e extinção. Entender a competição entre essas múltiplas espécies nos dá evidências sobre o papel da seleção natural. Dado um contexto de competição (ou AAE), o resultado será o produto das interações competitivas entre indivíduos, populações e espécies. Características

¹ Em artigo posterior (Foley, 2001), o autor considera que sete radiações adaptativas caracterizam mais adequadamente o padrão da evolução humana, incluindo a radiação inicial dos pongídeos africanos e subdividindo a radiação dos *Homo* mais encefalizados em três estágios: (1) a primeira seria a radiação dos pongídeos africanos no fim do Mioceno, provavelmente como resposta à invasão da África por um ancestral asiático; (2) a segunda radiação seria a dos australopitecíneos bípedes; (3) a terceira a dos australopitecíneos megadontes robustos; (4) a quarta seria a dos primeiros *Homo*; (5) a radiação de *Homo ergaster*; (6) a radiação dos *Homo* mais encefalizados; (7) a radiação de *Homo sapiens*. Para efeitos da discussão apresentada neste capítulo, considero suficiente abordar a evolução do bipedalismo, das modificações mastigatórias, da encefalização e da tecnologia na linhagem hominídea.

subjacentes às radiações dos homínídeos, como bipedalismo e dieta carnívora, podem ser vistas como adaptativas, funcionais e produto da seleção natural (Foley, 1999). Como aplicar a mesma lógica às características da mente dos homínídeos?

Parâmetros para reconstrução do AAE

Para tanto, precisamos entender como era o AAE dessas espécies. Com esse objetivo, torna-se relevante somar os princípios da PE aos da Ecologia Comportamental e da abordagem filogenética (Barrett *et al.*, 2002). Assim, é possível modelar os custos e benefícios associados às várias características dos homínídeos. A paleobiologia fornece evidências sobre as condições em que tais características poderiam ser vantajosas (Foley, 1992). Os parâmetros para esses modelos são derivados de populações modernas atuais de humanos e de primatas não-humanos (por exemplo, Wrangham & Peterson, 1996; Hrdy, 1999; Dunbar, 2003). É preciso reconhecer, no entanto, que o uso do comportamento de primatas não-humanos atuais como modelo para o estudo da evolução humana é criticado por vários autores (ver Stanford, 1999, para uma revisão).

Fedigan (1992), por exemplo, analisa modelos formulados nas décadas de 1960 e 1970, que consideravam babuíños, dos gêneros *Papio* e *Theropithecus*, como espécies privilegiadas para a reconstrução do modo de vida dos homínídeos, devido, especialmente, à terrestrialidade e à ocupação da savana, no caso de *Papio*, e à redução dos dentes caninos, no caso de *Theropithecus*. A autora mostra que essas analogias foram baseadas em poucos estudos sobre babuíños, gerando uma simplificação da variabilidade ecológica e comportamental das espécies usadas como modelos, e ignorando várias especializações dos homínídeos, como o bipedalismo, redução também dos dentes incisivos e o uso de ferramentas, ausentes nos babuíños. Para a autora, modelos baseados na ecologia e comportamento dos chimpanzés, *Pan troglodites*, são mais indicados, devido à proximidade filogenética com a espécie humana e às

similaridades observadas em vários comportamentos entre as duas espécies, como caça e uso de ferramentas. Ainda assim, alguns autores consideram que, pelas mesmas razões, os bonobos, *Pan paniscus*, são a espécie mais apropriada para a construção de modelos sobre a evolução humana, especialmente devido às similaridades no comportamento sexual, embora bonobos não cacem nem usem ferramentas (Stanford, 1999).

Talvez nenhuma espécie de primata não-humano seja um modelo único e exato do comportamento de nossos ancestrais. 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 construir modelos sobre 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 ciclo de vida pouco comuns. Por exemplo, temos um prolongamento da imaturidade, um curto intervalo entre partos e uma longa expectativa de vida, embora com senescência reprodutiva feminina (Galloway *et al.*, 1997; Low, 1998). Muito provavelmente, o grande tamanho cerebral humano está relacionado a várias dessas características. A análise do ciclo de vida humano no contexto da ordem primata pode ser útil para a compreensão da seleção natural de nossas características (Low, 1998).

Inferindo a organização social de nossos ancestrais

Segundo Foley (1992), para identificar as principais pressões seletivas da evolução humana é preciso isolar características adaptativas particulares de cada espécie ancestral e examinar seus custos e benefícios contextuais. Adotando uma perspectiva cronológica baseada no registro fóssil, a primeira característica que apareceu logo no surgimento da linhagem homínídea foi o bipedalismo (entre quatro e cinco milhões de

anos atrás), seguido de profundas mudanças crânio-dentárias (*circa.* 2,5 milhões de anos - Ma) e depois grande encefalização e mudanças no padrão de crescimento (após 1,5 Ma). Tais mudanças anatômicas podem, então, ser relacionadas ao padrão de forrageamento e tipo de dieta adotado por essas espécies, com base em modelos que comparam a anatomia, a dieta, o tipo de distribuição de alimento e o tamanho de grupos sociais em primatas não-humanos (Foley & Lee, 1989).

Para Foley (1992), os primeiros australopitécneos deviam ter um tipo de dieta bastante parecido com o de chimpanzés atuais, sendo onívoros, mas alimentando-se, principalmente, de frutos maduros. Dados de arqueologia revelam que esses ancestrais ocuparam ambientes de savana, o que indica um contexto de distribuição de alimento em pequenas manchas (*patches*), bastante distantes umas das outras, levando a um aumento nas distâncias percorridas diariamente e áreas de uso também maiores. Nesse contexto de forrageamento, o bipedalismo teria sido vantajoso em relação ao modo de locomoção quadrúpede (sobre os nós dos dedos, do inglês *knuckle-walking*) dos chimpanzés (Rodman & McHenry, 1980; Tattersal, 1995; mas ver Lovejoy, 1981 e Wheeler, 1991 a e b, para outras hipóteses sobre a evolução do bipedalismo). A dieta dos australopitécneos robustos pode ser inferida a partir do seu aparato mastigatório, com mandíbulas fortes, dentes molares mais largos e redução dos dentes anteriores, indicando uma especialização para triturar recursos alimentares duros e fibrosos, como nozes e gramíneas. Assim, deviam explorar recursos distribuídos em grandes manchas nas savanas, levando a uma redução no tamanho da área de uso e um aumento no tamanho do grupo.

Esses padrões de forrageamento permitem inferir também o tipo de organização social presente em nossos ancestrais, com base em modelos sócio-ecológicos propostos para explicar relações sociais em primatas não-humanos (Wrangham, 1980; van Schaik,

1989; Isbell, 1991). Tais modelos buscam uma relação causal entre padrão de oferta e distribuição de recursos limitantes do sucesso reprodutivo e padrões de relações sociais, conforme explicado a seguir.

Modelos socioecológicos para a evolução dos sistemas sociais de primatas

Devido à fisiologia reprodutiva feminina, envolvendo gestação e lactação prolongadas, o sucesso reprodutivo de fêmeas de primatas é limitado pela quantidade e qualidade de alimento obtido (Trivers, 1972; Bradbury & Vehrencamp, 1977). Assim, os modelos sócio-ecológicos enfocam, principalmente, a competição entre fêmeas por alimento e suas conseqüências para o padrão de relações sociais estabelecidas entre elas. Para os machos, por outro lado, o fator limitante da aptidão reprodutiva é o número de fêmeas com as quais possam copular (a não ser nos casos em que o macho precisa investir na capacidade de reprodução da fêmea e sobrevivência do filhote, como em espécies monogâmicas [van Hoof & van Schaik, 1992]). Assim, a distribuição de machos deve ocorrer em função da disponibilidade de fêmeas. De fato, testes da hipótese revelam uma correlação positiva entre número de machos e número de fêmeas em grupos de primatas (Mitani *et al.*, 1996; Nunn, 1999) e, também, com o grau de sincronia reprodutiva entre as fêmeas (Nunn, 1999).

De forma geral, os modelos adotam a premissa de que o padrão de distribuição do principal recurso alimentar afeta os regimes competitivos a que as fêmeas de primatas estão submetidas, os quais, por sua vez, afetam o padrão de relações sociais entre as fêmeas de um grupo (Isbell & Young, 2002). Assim, em espécies que se alimentam de recursos distribuídos no habitat em manchas grandes e de alta qualidade, as quais podem ser monopolizadas e defendidas por um ou alguns indivíduos, as fêmeas permanecem no seu grupo natal, formando coalizões para a defesa dos recursos alimentares, e estabelecendo fortes relações afiliativas baseadas em parentesco. Nesse

caso, os machos emigram e não devem formar laços afiliativos fortes entre si, devido ao baixo coeficiente de parentesco. Situação inversa ocorre em espécies que se alimentam de recursos uniformemente distribuídos no habitat, portanto, recursos não monopolizáveis, ou recursos disponíveis em manchas pequenas e de pouca qualidade, que não compensam a formação de coalizões entre fêmeas para a sua defesa.

Com essa perspectiva, Foley e Lee (1989) prevêm que, entre os australopitecíneos, em função da exploração de recursos alimentares em manchas pequenas, as fêmeas deveriam dispersar. Assim, os machos deviam permanecer no grupo natal e, de acordo com o que se observa nos chimpanzés, formariam coalizões baseadas em parentesco para a defesa do seu território, incorrendo em competição entre grupos, o que se tornaria uma pressão para a formação de grupos cada vez maiores. O sistema reprodutivo também deveria ser semelhante ao observado nos chimpanzés atuais. Nos australopitecíneos robustos, a formação de grupos cada vez maiores acarretaria uma diminuição do coeficiente de parentesco entre machos, levando a uma possível estruturação em haréns dentro da comunidade.

A grande mudança associada ao surgimento do gênero *Homo* foi o aumento marcante no quociente de encefalização, o que levou a alterações profundas em suas necessidades metabólicas, e conseqüentemente, no padrão de dieta e forrageamento (Aiello e Wheeler, 1995). Segundo os autores, o cérebro é um tecido bastante custoso em termos energéticos, no entanto, não se observa um aumento do metabolismo basal de espécies mais encefalizadas em relação àquelas menos encefalizadas. Aiello e Wheeler (1995) propuseram que o metabolismo basal deve ser mantido com uma correspondente redução em outro tecido equivalentemente custoso e encontraram, de fato, uma correlação negativa entre quociente de encefalização e comprimento do intestino nas espécies de primatas. Em conseqüência dessa relação, a encefalização leva,

obrigatoriamente, a uma dieta onívora, de maior qualidade, permitindo um maior aporte de energia por unidade de tempo.

No caso do gênero *Homo*, um problema adicional seria conseguir quantidade suficiente de alimento para sustentar o tamanho corpóreo grande (Aiello & Wells, 2002). O registro fóssil indica que *Homo ergaster* era muito mais pesado que as espécies precedentes e, inclusive, que os humanos modernos, e esse aumento na massa corpórea teria sido ainda mais pronunciado nas fêmeas, com uma conseqüente redução no dimorfismo sexual. Essa espécie estava ocupando um ambiente de savana cada vez mais aberta e o aumento do tamanho corpóreo conferiu vantagens tanto pela exploração de áreas de uso maiores, em função da maior mobilidade, quanto pela capacidade de capturar presas grandes. Uma desvantagem seria a elevada demanda energética para sustentar o corpo avantajado. Em função da dentição menor, do tamanho do tronco reduzido, indicando redução do intestino, e da ocupação do ambiente xerofítico da savana, é provável que esses hominídeos consumissem maior proporção de carne que seus ancestrais. A associação dos primeiros *Homo* com carne, recurso distribuído de forma mais agregada, promoveu novamente um aumento no tamanho da área de uso e das distâncias percorridas diariamente (Aiello & Wells, 2002), tendência que se tornou ainda mais importante nos *Homo* modernos (Foley, 1992; ver também Bramble e Lieberman, 2004).

Essas mudanças teriam acarretado conseqüências sociais. Por exemplo, a cooperação entre machos aparentados deve ter-se tornado ainda mais intensa, através da defesa territorial e da caça coletiva, levando à formação de patrilineas, isto é, linhagens de parentesco masculino (Foley, 1992; ver também Ribeiro, Bussab e Otta, capítulo 17 deste livro). Além disso, o aumento dos custos energéticos devido à encefalização também levou a mudanças no ciclo de vida desses hominídeos. Como o custo do

cérebro é ainda mais pronunciado nos estágios iniciais do desenvolvimento, isto é, durante a infância, essa foi uma pressão seletiva para uma redução nas taxas de crescimento do corpo durante a infância dos homínídeos, em comparação com chimpanzés. O maior tamanho corpóreo das fêmeas de *Homo ergaster*, e também da sua prole, acarretou num elevado custo de gestação e lactação, que poderia ter sido balanceado por uma redução do período de amamentação e do intervalo entre partos (Aiello & Key, 2002). Um aspecto importante, ressaltado por Aiello e Wells (2002), é que as demandas energéticas da prole não precisavam ser atendidas apenas pela mãe e podem ter sido uma pressão seletiva para a ocorrência tanto da menopausa, permitindo às mulheres mais velhas dedicar seu tempo ao cuidado da prole de suas filhas (Hawkes *et al.*, 1998, mas ver Kennedy, 2003), quanto de um maior investimento de machos em cuidado paterno, possivelmente mediado por mudanças na estabilidade dos vínculos entre macho e fêmea.

As consequências sociais descritas acima teriam perdurado nos *Homo sapiens* arcaicos, com variações no tamanho e estrutura social dos grupos, e no grau de territorialidade, relacionadas a tecnologias específicas e ambientes diversificados. O aparecimento do *Homo sapiens* moderno, provavelmente na África, há cerca de 150.000 anos, é marcado por uma mudança na tecnologia observada no registro arqueológico, com grande variabilidade temporal, regional e de materiais usados, e pelo aparecimento de formas artísticas. As diferenças em tecnologia sugerem também diferenças comportamentais entre humanos modernos e arcaicos. No fim do Pleistoceno, os humanos modernos passam a desenvolver sistemas de produção de alimento, com a agricultura, e as estruturas demográfica e espacial também sofrem mudanças, o que sugere uma alteração conseqüente na estrutura social. Os humanos modernos são caracterizados por diversificação e flexibilidade (Foley, 1992). Entre o seu surgimento

no registro fóssil e o desenvolvimento da agricultura, porém, também os humanos modernos continuaram caçadores-coletores. É possível que seu modo de vida fosse similar ao dos povos caçadores-coletores atuais.

Para Barnard (1999), uma sociedade caçadora-coletora pode ser definida de acordo com algumas características principais. Em primeiro lugar, caçadores-coletores ocupam territórios grandes em relação ao tamanho da população e apresentam noções de exclusividade territorial (diferem de primatas não-humanos pela capacidade de expressar verbalmente e simbolicamente os limites entre grupos vizinhos). Os grupos sociais são organizados em níveis de associação, com o bando como unidade primária e unidades adicionais dentro e além do bando. Geralmente formam bandos com cerca de vinte a trinta indivíduos que, sazonalmente, se reúnem em grupos maiores ou dividem-se em unidades familiares, em função da flutuação da oferta de recursos importantes, especialmente a água. Grupos caçadores-coletores são também caracterizados pela ausência de estratificação social (normalmente não reconhecem papéis de liderança) e pela diferenciação sexual para atividades e rituais. Homens caçam e mulheres coletam e, nos rituais, há iniciações separadas para meninos e para meninas. Outra característica de caçadores-coletores são os mecanismos para redistribuição de recursos acumulados, não apenas entre parentes, mas para outros membros do bando, baseados em um sistema de regras. Do ponto de vista da cultura simbólica, caçadores-coletores são caracterizados, entre outros aspectos, por um sistema universal de classificação de parentesco, isto é, o reconhecimento de parentesco além das relações familiares. Todos os membros da sociedade são classificados como parentes. Essa classificação universal é considerada mais flexível que uma classificação baseada em clãs totêmicos, mas não significa que não haja regras, por exemplo, para casamentos e para partilha de alimento baseadas em parentesco. Segundo o autor, os atributos da cultura simbólica são combinados de forma

flexível, o que se manifesta nas migrações em busca de recursos sazonais e pela liberdade que os indivíduos têm para mudar de bando.

Barnard (1999) propõe que os atuais caçadores-coletores San, que habitam o deserto do Kalahari, no sul da África, constituem o parâmetro mais apropriado para modelos sobre o modo de vida dessas populações ancestrais. O autor justifica seu argumento não apenas com base na localização geográfica das populações, mas porque considera que a propriedade básica da cultura simbólica caçadora-coletora africana é a flexibilidade. Por exemplo, cada indivíduo desenvolve seu próprio entendimento sobre o mundo e um mesmo indivíduo pode ter noções aparentemente contraditórias e variáveis sobre divindades e figuras mitológicas, expressando formas diferentes de ver o mundo de acordo com as circunstâncias. Para o autor, essa flexibilidade permite aos caçadores-coletores modernos reter aspectos de sua cultura, mesmo vivendo na fronteira de áreas exploradas por povos agricultores, ou mesmo alternando o modo de vida caçador-coletor com períodos de criação de rebanhos e uso de agricultura, dependendo da abundância dos recursos tradicionalmente usados. Para outros autores, no entanto, essa dependência parcial de agricultura e pastoreio levaria à exclusão dos San da categoria caçadores-coletores. Segundo Stiles (2001), para usar um grupo atual como modelo para a organização social de caçadores-coletores ancestrais, é preciso levar em conta o contexto ecológico, social e histórico do grupo estudado, uma vez que a maioria das sociedades caçadoras-coletoras contemporâneas sofre influência, em maior ou menor grau, de interações com povos que fazem uso de agricultura. O sedentarismo e o uso de instalações e práticas de estoque de recursos são fatores que afetam a ética igualitária, a organização social, o sistema de partilha, etc., características associadas ao modo de vida dos caçadores-coletores. Além disso, é preciso levar em conta que, quanto maior a similaridade entre características geográficas, físicas e culturais entre caçadores-

coletores atuais e pré-históricos, melhor será a analogia. Assim, modelos baseados em caçadores-coletores que habitam florestas tropicais, por exemplo, devem ser usados com cautela, pois evidências sugerem que esse tipo de ecossistema não era ocupado antes do advento da agricultura (Stiles, 2001). Se nossa espécie surgiu em um ambiente de savana, então o modo de vida caçador-coletor adotado por povos que atualmente vivem em florestas pode apresentar características distintas daquele adotado por nossos ancestrais.

Inércia filogenética

Tendo apresentado diversos modelos que procuram explicar quais as pressões seletivas que atuaram ao longo da evolução da mente humana, é preciso analisar outra crítica que se faz à localização do AAE no Pleistoceno. Várias de nossas características originaram-se em épocas muito anteriores, fazendo parte de nossa herança primata e mamífera. Ou seja, certas capacidades podem estar presentes nos humanos, não por serem uma adaptação de nossa espécie (ou de nossos ancestrais mais próximos), mas por inércia filogenética (Janson, 1992; Gould, 2002). Isso pode ser afirmado, por exemplo, para nossa tendência à cooperação e detecção de traidores, uma propriedade psicológica humana bastante investigada por psicólogos evolucionistas (ver Yamamoto e Alencar, capítulo 14 neste livro), sendo inclusive considerada um módulo especializado de nossas mentes, responsável pelo *algoritmo do contrato social* (Cosmides, 1989; Cosmides & Tooby, 1992).

Os mecanismos envolvidos na evolução da cooperação são a base para a vida social e, portanto, estão presentes em espécies muito distintas e em todos os primatas sociais (Silk, 2005). Como já exposto, a evolução da cooperação em animais sociais foi objeto de significativas 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.

Para tanto, embora o objetivo da PE não seja abordar a filogênese de uma característica, é imprescindível adotar essa perspectiva para que se possam identificar peculiaridades típicas de cada espécie, as quais devem refletir uma configuração única de pressões seletivas que levaram a linhagem humana a divergir de outros primatas, como reconhecem Barkow, Cosmides e Tooby (1992). De fato, vários estudos experimentais têm mostrado que o algoritmo de contrato social humano é mais complexo que o de primatas não-humanos (ver, por exemplo, Cosmides & Tooby, 1992; de Waal, 1989; de Waal, 2000; de Waal & Davis, 2003). Quais as pressões seletivas para a evolução de tal característica?

A comparação dos contextos de cooperação entre primatas não-humanos e humanos atuais revela que uma peculiaridade humana é a formação de fortes vínculos entre pares de macho e fêmea, envolvendo intensa cooperação para o cuidado parental, dentro de grandes grupos multi-macho, multi-fêmea (Key & Aiello, 1999). Em primatas não-humanos, o cuidado paterno intensivo ocorre em espécies que vivem em grupos familiares ou do tipo uni-macho, nos quais há poucas chances para as fêmeas copularem com outros machos que não o cuidador (Nicolson, 1987). Novamente, a pressão seletiva para a cooperação, tanto entre fêmeas, como entre machos e fêmeas humanos, e também a capacidade de detecção de traidores, é atribuída ao alto custo energético da procriação para as fêmeas (Key & Aiello, 1999; mas ver Bingham, 1999, para outra hipótese).

Outro aspecto importante envolvido na evolução da complexidade da cooperação humana pode ter sido o surgimento da linguagem (ver Buckley & Steele,

2002, para uma revisão; ver também Mendes e Cardoso, capítulo 7 deste livro), permitindo a formação de grupos muito maiores do que o padrão encontrado em primatas não-humanos (Dunbar, 1993) e a extensão das relações de parentesco para além da unidade social básica, através da estrutura simbólica de parentesco universal, presente em sociedades caçadoras-coletoras atuais (Barnard, 1999).

A (im)precisão dos modelos

Em suma, do exposto até aqui, pode-se concluir que a mente humana foi moldada para resolver os problemas de um primata que habitava as savanas africanas, com elevado quociente de encefalização, cujas fêmeas tinham grande tamanho corpóreo, portanto com uma reprodução especialmente custosa, levando a uma elevada proporção de carne na dieta e a uma participação intensa de outros indivíduos, que não apenas a mãe, no cuidado à prole, com a formação de vínculos afiliativos entre machos e fêmeas, dentro de um grupo social multi-macho, multi-fêmea, patrilinear.

Como proposto anteriormente, essa é uma definição mais precisa do AAE da mente humana, que resulta de modelos baseados em estudos de populações humanas e primatas atuais. Mas, sem dúvida, as previsões desses modelos podem ser alteradas por novas descobertas.

Por exemplo, análises do conteúdo de isótopos de carbono presentes em fragmentos de dentes de fósseis de australopitecíneos colocam em dúvida algumas das hipóteses sobre a dieta desses hominídeos, apresentadas anteriormente. A partir dessas análises, Lee-Thorpe, van der Merwe e Brain (1994) e Sponheimer e Lee-Thorpe (1999) sugerem que a dieta dos hominídeos ancestrais, inclusive os australopitecíneos, deve ser interpretada como um contínuo de onivoridade, com a inclusão cada vez maior de carne. Se esses autores estiverem corretos, então os padrões de forrageamento, exploração da área de uso e estrutura social previstos para o gênero *Homo* também estavam presentes

em *Australopithecus*. Esses estudos concordam com a hipótese de Stanford (1999) de que as características únicas da linhagem humana, incluindo o bipedalismo, o grande tamanho cerebral, o uso de ferramentas e a comunicação complexa, foram todas selecionadas pela inclusão de carne na dieta, especialmente por propiciar a caça de grandes presas e a partilha do alimento.

Os próprios modelos sócio-ecológicos para primatas não-humanos têm sido objeto de reformulação em função de novos estudos, especialmente com primatas neotropicais (por exemplo, Izar, 2004). Num padrão inesperado pelos modelos, a migração entre grupos, tanto de machos, quanto de fêmeas, parece ser muito mais comum nos primatas neotropicais do que nas espécies do Velho Mundo (Boinski *et al.*, 2005). Além disso, a identificação de várias homoplasias entre pongídeos e humanos e um gênero de primatas neotropicais, *Cebus*, como uso de ferramentas (Fragaszy *et al.*, 2004; Ottoni *et al.*, 2005), inclusão de carne na dieta por meio da caça (Rose 1997, Ferreira *et al.* 2002) e grande tamanho relativo do cérebro, com conseqüente extensão do período de imaturidade (Fragaszy *et al.*, 1991; Verderane & Izar, 2005), amplia a possibilidade de investigar quais as pressões seletivas para a evolução de tais características (Stanford, 1999). Portanto, primatas neotropicais podem vir a fornecer parâmetros de comparação privilegiados para testes de modelos da evolução humana.

A constatação de que os modelos podem ser alterados por novas descobertas não invalida seu uso, mas, antes, mostra que o acúmulo de informações obtidas por estudos numerosos, de longo prazo, pode torná-los cada vez mais precisos.

Considerações finais

Ao longo deste capítulo, procurei demonstrar que qualquer abordagem evolucionista das características humanas deve retomar os princípios da Etologia e levar

em conta os quatro níveis de análise identificados por Tinbergen (1963) - mecanismos causais, ontogênese, filogênese e função - ainda que seu escopo seja limitado a apenas um dos aspectos. Para a atribuição de valor funcional a determinadas características é imprescindível empreender um estudo da filogênese de tais características. Estudos comparativos entre várias espécies, e entre várias populações de uma mesma espécie, permitem relacionar certas características a configurações únicas de variáveis às quais se pode atribuir uma pressão seletiva.

Portanto, a Psicologia Evolucionista não é uma disciplina diferente da Etologia, a qual foi a primeira disciplina a dar corpo à abordagem evolucionista para o estudo do comportamento (Soczka, 1994). Como afirma Griffiths (2005), a Psicologia Evolucionista representa o estágio mais recente de uma psicologia evolucionista que remonta, pelo menos, a Lorenz. Em uma revisão sobre a história da disciplina, o autor afirma que o estudo evolucionista da mente, durante o século vinte, foi marcado por três movimentos: a Etologia clássica, a Sociobiologia e a Psicologia Evolucionista. Segundo o autor, apesar de uma oposição retórica, os três movimentos na verdade mostram uma continuidade tanto em termos de pensamentos como dos próprios pensadores. Grandes nomes da Sociobiologia, como Richard Dawkins, por exemplo, foram alunos de etólogos como Tinbergen e consideravam a Sociobiologia como uma continuidade da tradição estabelecida por seus mestres. Da mesma forma, defensores da Sociobiologia tornaram-se figuras importantes da atual Psicologia Evolucionista. Logicamente, ao identificar os pontos teóricos em comum entre os três movimentos, o autor ressalta a incorporação de novos conceitos às disciplinas mais modernas. Assim, se a Etologia clássica e a Psicologia Evolucionista partilham o conceito de modularidade da mente, a primeira baseava-se nas neurociências da primeira metade do século XX, enquanto a segunda incorpora as noções mais recentes das ciências

cognitivas, adotando a linguagem de representação e processamento da informação, para descrever as características da mente humana.

Ao adotar essa posição, longe de diminuir a importância da nova disciplina, destaca-se a grande contribuição da Psicologia Evolucionista ao estudo da evolução do comportamento e da mente, que é a integração explícita dos mecanismos psicológicos subjacentes à exibição do comportamento, especialmente, ao atribuir às emoções um papel fundamental na coordenação de domínios cognitivos específicos (Cosmides & Tooby, 2000). Esse objetivo será mais facilmente atingido desde que se empreguem as ferramentas adequadas para identificar claramente tais domínios, o que exige o exercício aqui desenvolvido, integrando diversas abordagens, para formular hipóteses testáveis sobre para que (*como e por que*) nosso cérebro foi moldado ao longo da evolução.

Referências

- Aiello, L.C., & Wells, J.C.K. (2002). Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Annu. Rev. Anthropol.*, 31, 323–38.
- Aiello, L.C., & Wheeler, P. (1995). The expensive tissue hypothesis: the brain and digestive system in human and primate evolution. *Curr. Anthropol.*, 36, 199–221.
- Aiello, L.C., & Key, C. (2002). The energetic consequences of being a *Homo erectus* female. *American Journal of Human Biology*, 14, 551-565.
- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* (7th edition). Massachusetts: Sinauer Associates.
- Barkley, C. L. & Jacobs, L. F. (2007). Sex and species differences in spatial memory in food-storing kangaroo rats. *Animal Behaviour*, 73, 321-329.
- Barkow, J.H., Cosmides, L., & Tooby, J. (1992). *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. New York: Oxford University Press.
- Barnard, A. (1999). Modern hunter-gatherers and early symbolic culture. Em R. Dunbar, C. Knight & C. Power (eds.), *The evolution of Culture* (pp 50-68). Edinburgh: Edinburgh Univ. Press.
- Barrett, L., Dunbar, R., & Lycett, J. (2002). *Human Evolutionary Psychology*. Oxford: Princeton University Press.
- Bingham, P.M. (1999). Human Uniqueness: a general theory. *The Quarterly Review of Biology*, 74, 133 – 169.
- Boinski, S., Kauffman, L., Ehmke, E., Schet, S., & Vreedzaam, A. (2005). Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. *Behaviour*, 14, 525-632.

- Bowlby, J. (1984 a). *Apego - Apego e Perda*, - vol. 1 da trilogia Apego e Perda, São Paulo: Martins Fontes.
- Bradbury, J.W., & Vehrencamp, S.L. (1977). Social organization and foraging in emballonurid bats. IV. Parental investment patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 19-29.
- Bramble, D.M., & Lieberman, D.E. (2004). Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature*, 432, 345 – 352.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Saptomo, E.W., & Due, R.A. (2004). A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431, 1055 – 1061.
- Buckley, C., & Steele, J. (2002). Evolutionary ecology of spoken language: co-evolutionary hypotheses are testable. *World Archaeology*, 34, 26–46.
- Cosmides, L., Tooby, J. (2000). Evolutionary Psychology and the Emotions. In Michael Lewis and Jeannette M. Haviland-Jones (eds.) *Handbook of Emotions* (pp. 91-115). New York: Guilford Press.
- 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.
- Cosmides, L., & Tooby, J. (1992). Cognitive adaptations for social exchange. In J. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (eds.), *The adapted mind*. New York: Oxford University Press.
- Cosmides, L., & Tooby, J. (1997). *Evolutionary Psychology: A Primer*.
<http://cogweb.ucla.edu/ep/EP-primer.html>
- Dunbar, R.I.M. (2003). The Origin and Subsequent Evolution of Language. In M.H. Christiansen and S. Kirby (eds.), *Language Evolution: The States of the Art*. New York: Oxford University Press.

- Dunbar, R.I.M. (1993). Co-evolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 681–94.
- Durrant, R., & Ellis, B.J. (2003). Evolutionary Psychology: Core Assumptions and Methodology. In M. Gallagher & R.J. Nelson (eds.), *Comprehensive handbook of psychology, Vol. 3: Biological psychology* (pp. 1-33). New York: Wiley & Sons.
- Ferreira, R.G., Resende, B.D., Mannu, M., Ottoni, E.B., & Izar, P. (2002). Bird predation and prey-transference in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neotropical Primates*, 10, 84-89.
- Foley, R. (1992). Evolutionary Ecology of fossil hominids. In Eric Alden Smith & Bruce Winterhalde (eds.), *Evolutionary Ecology and Human Behavior* (pp 131-164). New York: Aldine de Gruyter.
- Foley, R.A. (1998). The Context of Human Genetic Evolution. *Genome Research*, 8, 339–347.
- Foley, R.A. (1999). Pattern and process in hominid evolution. In J. Bintliff (ed.), *Structure and Contingency: Evolutionary Processes in Life and Human Society*. London: Leicester University Press.
- Foley, R.A. (2001). In the shadow of the modern synthesis: alternative perspectives on the last 50 years of palaeoanthropology. *Evolutionary Anthropology*, 10, 5-14.
- Foley, R.A., & Lee, P.C. (1989). Finite social space, evolutionary pathways and reconstructing hominid behaviour. *Science*, 243, 901-906.
- Fragaszy, D.M., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E.B., & Oliveira, M.G. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64, 359-366.

- Fragaszy, D.M., Baer, J., & Adams-Curtis, L. (1991). Behavioral development and maternal care in tufted capuchins (*Cebus apella*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) from birth through seven months. *Developmental Psychobiology*, 24, 375-393.
- Fedigan, L. M. (1992). *Primate Paradigms, Sex Roles and Social Bonds*. Chicago: University of Chicago Press. 386 pp.
- Gallese, V. (2003). The manifold nature of interpersonal relations: the quest for a common mechanism. *Trans. R. Soc. London Ser. B*, 358, 517-528.
- Galloway, A., Morbeck, M.E., & Zihlman, A.L. (1997). *The Evolving Female: A Life-History Perspective*. Princeton University Press. 327 pp.
- Gould, S.J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard University Press. 1433 pp.
- Griffiths, P.E (2005). Evolutionary Psychology: History and Current Status. In Sarkar, S & Pfeiffer, J (eds.). *The Philosophy of Science: An Encyclopedia*. New York: Routledge.
- Hagen, E.H., & Hammerstein, P. (2005). Evolutionary Biology and the Strategic View of Ontogeny: Genetic Strategies Provide Robustness and Flexibility in the Life Course. *Research in Human Development*, 2, 87–101.
- Hagen, E.H. (2002). *The Evolutionary Psychology FAQ*.
<http://www.anth.ucsb.edu/projects/human/epfaq/ep.html>
- Hamilton, W.D. (1964). The genetic evolution of social behavior. *J. Theoretical Biology*, 7, 17-18.
- Hawkes, K., O'Connell, J.F., Blurton-Jones, N.G., Alvarez, H., & Charnov, E.L. (1998). Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, 1336–39

- van Hooff, J.A.R.A.M., & van Schaik, C.P. (1992). Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. In A.H. Harcourt & F.B.M. de Waal (eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals* (pp. 357-389). Oxford: Oxford University Press.
- Hrdy, S. (1999). *Mother Nature: A history of mothers, infants and Natural Selection*. New York: Pantheon.
- Isbell, L.A., & Young, T.P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139, 177-202.
- Isbell, L.A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior in primates. *Behav. Ecol.*, 2, 143-155.
- Izar, P. (1995). Resenha de Eric Alden Smith & Bruce Winterhalde, *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. Aldine de Gruyter, New York, 1992, 470 pp. *Revista de Antropologia (USP)*, 38, 245-253.
- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in southeastern Atlantic Forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141, 71 – 99.
- Janson, C.H. (1992). Evolutionary Ecology of Primate Social Structure. In EA Smith, B Winterhalde (eds.), *Evolutionary Ecology and Human Behavior* (pp. 95-130). New York: Aldine de Gruyter.
- Kennedy, G.E (2003). Palaeolithic grandmothers? Life history theory and early *Homo*. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 9, 549-572.
- Key, C.A., & Aiello, L.C. (1999). The evolution of social organization. In RIM Dunbar, CK Night, C Power (eds.), *The Evolution of Culture*, (pp.15–33). Edinburgh: Edinburgh Univ. Press

- Larsen, C.S. (2003). Animal source foods and human health during evolution. *J. Nutr.*, 133, 3893S-3897S.
- Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N.J., & Brain, C.K. (1994). Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans deduced from stable carbon isotope ratios. *Journal of Human Evolution*, 27, 361-372.
- Lenski, R.E. (2000). Evolution: Fact and Theory. *American Institute of Biological Sciences*. <http://www.actionbioscience.org/evolution/lenski.html>
- Lovejoy, C.O. (1981). The origin of man. *Science*, 211, 341-350.
- Low, B.S. (1998). The Evolution of Human Life Histories. In C Crawford, DL Krebs (eds.), *Handbook of Evolutionary Psychology Ideas, Issues, and Applications*, (pp. 131-161). Mahwah, New Jersey, London: Lawrence Erlbaum Associates, Publishers.
- Mitani, J.C., Gros-Louis, J., & Manson, J.H. (1996). Number of males in primate groups: comparative tests of competing hypotheses. *Am. J. Primatol.*, 38, 315-332.
- Moran, E.F. (2000). *Human Adaptability: An Introduction to Ecological Anthropology*. Westview Press.
- Nicolson, N.A. (1987). Infants, mothers, and other females. In B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.), *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- Nunn, L.C. (1999). The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46, 1-13.
- Ottoni, E.B., Resende, B.D., & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition*, 8, 215-219.

- Preston, S.D., & de Waal, F.B.M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behav. Brain Sci.*, 25, 1-20.
- Rodman, P.S., & McHenry, H.M. (1980). Bioenergetics and the origin of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 103–106.
- Rose, L. (1997). Vertebrate predation and food-sharing in *Cebus* and *Pan*. *Int. J. Primatol.*, 18, 727-765.
- van Schaik, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In V. Standen & R.A. Foley (eds.), *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Scientific Publ.
- Shettleworth, S.J. (1998). *Cognition, Evolution, and Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Shettleworth, S. J. & Westwood, R. P. (2002). Divided attention, memory, and spatial discrimination in food-storing and nonstoring birds, black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*) and dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 28, 227-241.
- Silk, J.B. (2005). The Evolution of Cooperation in Primate Groups In H. Gintis, S. Bowles, R. Boyd, and E. Fehr (eds.), *Moral Sentiments and Material Interests: On the Foundations of Cooperation in Economic Life*. Cambridge: MIT Press,
- 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, 1157 – 1161.
- Smith, B.D. (1995). *The Emergence of Agriculture*. New York: Scientific American Library.
- Soczka, L. (1994). *Ensaio de Etologia Social*. Lisboa: Fim de Século.

- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J.A. (1999). Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science*, 283, 368 – 370.
- Stanford, C.B. (1999). *The hunting apes: meat eating and the origins of human behavior*. Princeton University Press.
- Stiles, D. (2001). Hunter-gatherer studies: the importance of context. *African Study Monographs, Suppl.*26, 41-65.
- Tattersal, I. (1995). *The fossil trail. How we know what we think we know about human evolution*. Oxford Univ. Press.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- Tooby, J., & Cosmides, L. (1990). The past explains the present: Emotional adaptations and the structure of ancestral environments. *Ethology and Sociobiology*, 11, 375-424.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In Campbell B (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (pp. 136 -179). Chicago: Aldine.
- Verderane, M.P., & Izar, P. (2005). Ontogênese dos comportamentos alimentar e locomotor de filhotes de macacos-prego (*Cebus apella*) em um grupo em semi-liberdade. In *Anais do XI Congresso Brasileiro de Primatologia*, (p. 56). Porto Alegre.
- Vrba, E. (1995). On the connection between paleoclimate and evolution. In E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge, L. H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution With Emphasis on Human Origins* (pp. 24-45). New Haven: Yale University Press.

- de Waal, F.B.M., & Davis, J.M. (2003). Capuchin cognitive ecology: cooperation based on projected returns. *Neuropsychologia*, 41, 221–228
- de Waal, F.B.M. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18, 433–59
- de Waal, F.B.M. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60, 253–361.
- Weyhenmeyer, C.E., Burns, S.J., Waber, H.N., Aeschbach-Hertig, W., Kipfer, R., Loosli, H.H., & Matter, A. (2000). Cool Glacial Temperatures and Changes in Moisture Source Recorded in Oman Groundwaters. *Science*, 287, 842-845
- Wheeler, P.E. (1991 a). The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments; the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *Journal of Human Evolution*, 21, 107-115.
- Wheeler, P.E. (1991 b). The influence of bipedalism on the energy and water budgets of early hominids. *Journal of Human Evolution*, 21, 117-136.
- Wrangham, R.W., & Peterson, D. (1996). *Demonic Males: Apes and the Origins of Human Violence*. New York: Houghton Mifflin Co.
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, 262-300.