

Disciplina: Etologia (2023)

# AS QUATRO QUESTÕES DE TINBERGEN

Dra. Paula Verzola Olivio

Pós-doutoranda - FFCLRP  
paulaverzola@usp.br



# **AS QUATRO QUESTÕES DE TINBERGEN**

**NÍVEIS DE ANÁLISE DO  
COMPORTAMENTO**

**CAUSAS PROXIMAIS E DISTAIS  
DO COMPORTAMENTO**



**AS QUATRO QUESTÕES DE  
TINBERGEN**

**NÍVEIS DE ANÁLISE DO  
COMPORTAMENTO**

**CAUSAS PROXIMAS E DISTAIS  
DO COMPORTAMENTO**



**AS QUATRO QUESTÕES DE  
TINBERGEN**

**NÍVEIS DE ANÁLISE DO  
COMPORTAMENTO**

**CAUSAS PROXIMAIS E DISTAIS  
DO COMPORTAMENTO**



# Explicando a monogamia em arganazes-do-campo (*Microtus ochrogaster*)



Arganaz-do-campo macho é frequentemente **monogâmico**

Getz & Carter, 1996

DIFERENTE DE

outras espécies de arganaz  
maioria dos mamíferos

## POR QUE O ARGANAZ-DO CAMPO MACHO É MONOGÂMICO?

Alcock, 2011; 2013



# Explicação 1

"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras deixam mais descendentes do que machos poligínicos."



- Guarda da parceira → machos que estabelecem vínculos com suas parceiras conseguiriam evitar que elas copulassem com outros machos. Esses machos seriam reprodutivamente bem-sucedidos (maior número de descendentes) em comparação com os machos que copularam e deixaram as fêmeas.
- Wolff et al., 2002. Quando os machos foram experimentalmente impedidos de se associarem as suas parceiras, 55% das fêmeas copularam com mais de um macho.
- Uma questão de custo e benefício: a monogamia pode realmente aumentar o sucesso reprodutivo do macho, mesmo que machos monogâmicos, por definição, renunciem a ter filhotes com mais de uma fêmea.

# Explicação 1



"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras **deixam mais descendentes** do que machos poligínicos."

- Machos que estabelecem vínculos com suas parceiras conseguiriam evitar que elas copulassem com outros machos e seriam **reprodutivamente bem-sucedidos (maior número de descendentes)** em comparação aos que copularam e deixaram as fêmeas
- Wolff et al., 2002. Quando os machos foram experimentalmente impedidos de se associarem as suas parceiras, 55% das fêmeas copularam com mais de um macho.
- Uma questão de **custo e benefício**: a monogamia pode realmente **aumentar o sucesso reprodutivo do macho**, mesmo que machos monogâmicos, por definição, renunciem a ter filhotes com mais de uma fêmea.

# Explicação 1



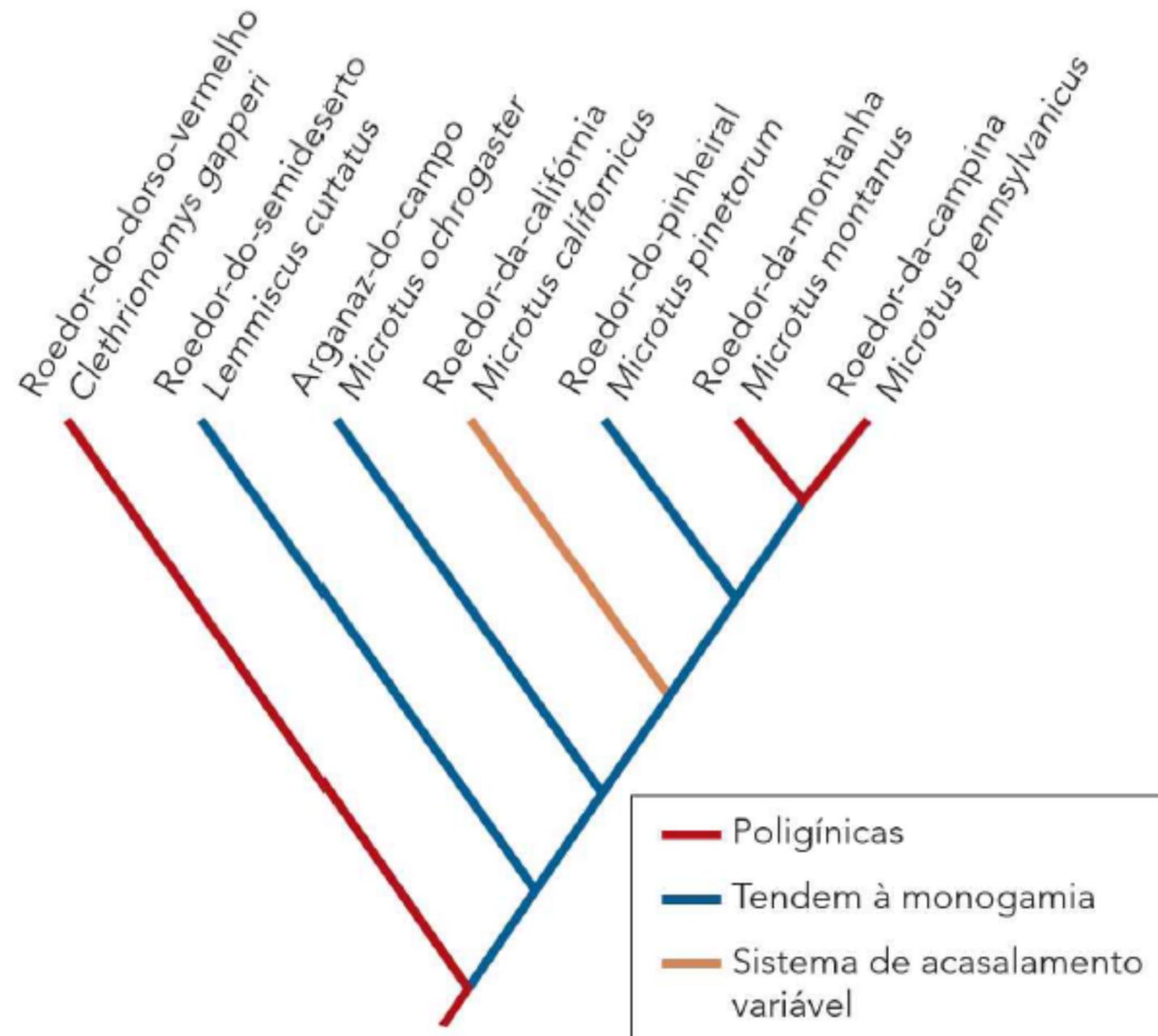
"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras **deixam mais descendentes** do que machos poligínicos."

- Machos que estabelecem vínculos com suas parceiras conseguiriam evitar que elas copulassem com outros machos e seriam **reprodutivamente bem-sucedidos** (**maior número de descendentes**) em comparação aos que copularam e deixaram as fêmeas.
- Wolff et al., 2002. Quando os machos foram experimentalmente impedidos de se associarem as suas parceiras, 55% das fêmeas copularam com mais de um macho.
- Uma questão de **custo e benefício**: a monogamia pode realmente **aumentar o sucesso reprodutivo do macho**, mesmo que machos monogâmicos, por definição, renunciem a ter filhotes com mais de uma fêmea.

**VALOR ADAPTATIVO**

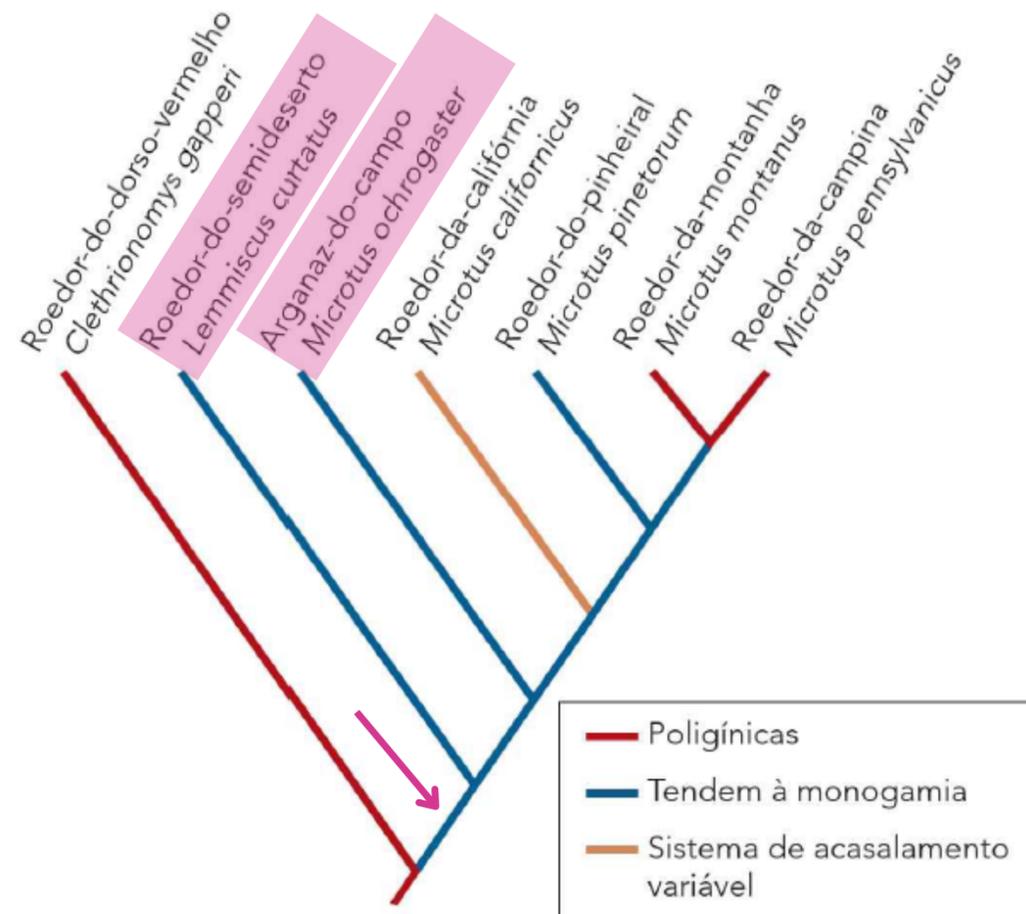
## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."



## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

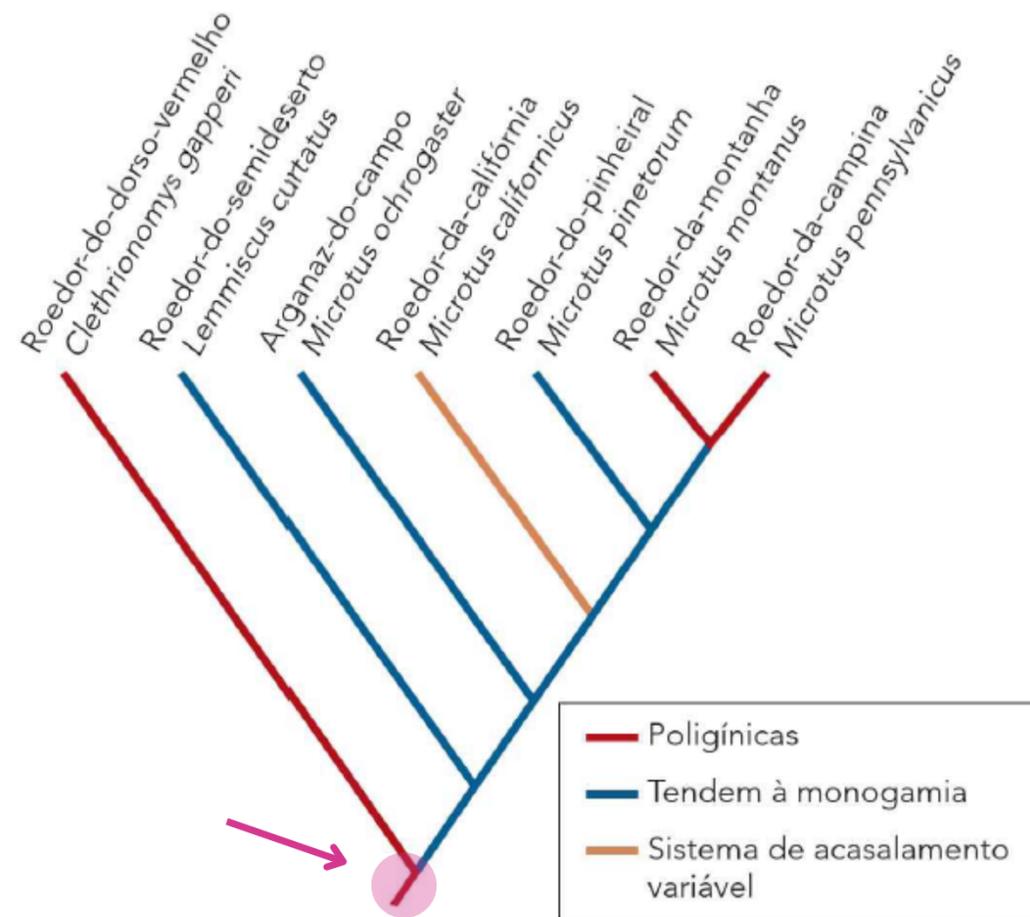


- A tendência à monogamia teria surgido na linhagem que deu origem aos gêneros *Lemmiscus* e *Microtus*.

Adaptada de Alcock, 2011, com base nos dados de Conroy & Cook, 2000 e McGuire & Bemis, 2007

## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

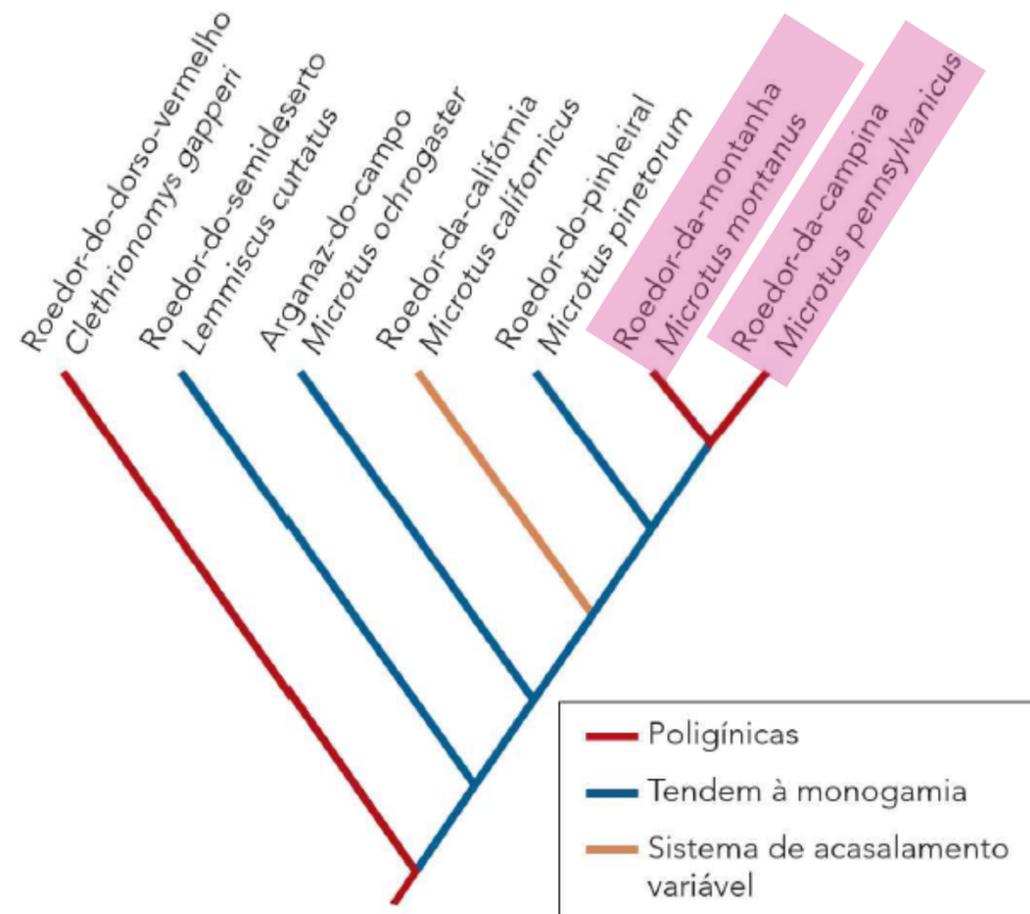


- A tendência à monogamia teria surgido na linhagem que deu origem aos gêneros *Lemmys* e *Microtus*.
- A poliginia provavelmente foi o estado ancestral que precedeu a evolução do cuidado paternal e da guarda da parceira em *Microtus*.

Adaptada de Alcock, 2011, com base nos dados de Conroy & Cook, 2000 e McGuire & Bemis, 2007

## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

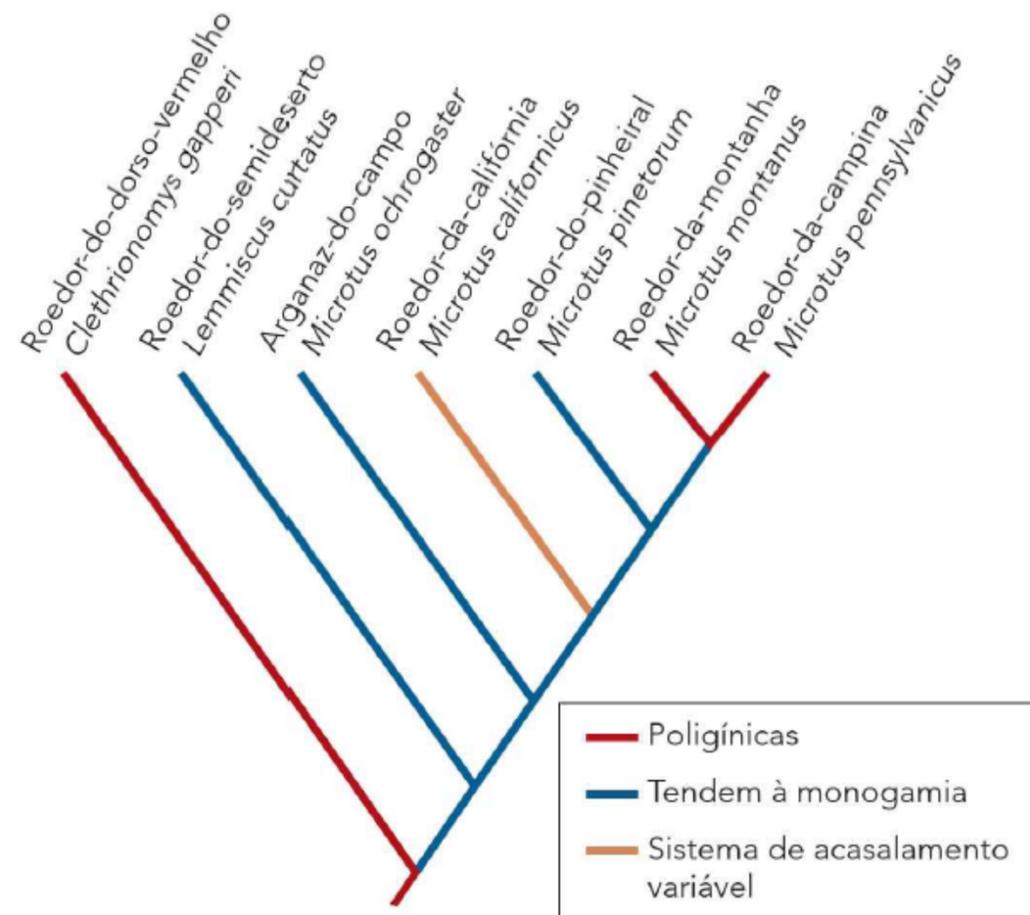


- A tendência à monogamia teria surgido na linhagem que deu origem aos gêneros *Lemmiscus* e *Microtus*.
- A poliginia provavelmente foi o estado ancestral que precedeu a evolução do cuidado paternal e da guarda da parceira em *Microtus*.
- Algumas espécies modernas do gênero recuperaram a poliginia

Adaptada de Alcock, 2011, com base nos dados de Conroy & Cook, 2000 e McGuire & Bemis, 2007

## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma **espécie ancestral** que deu origem ao arganaz-do-campo."

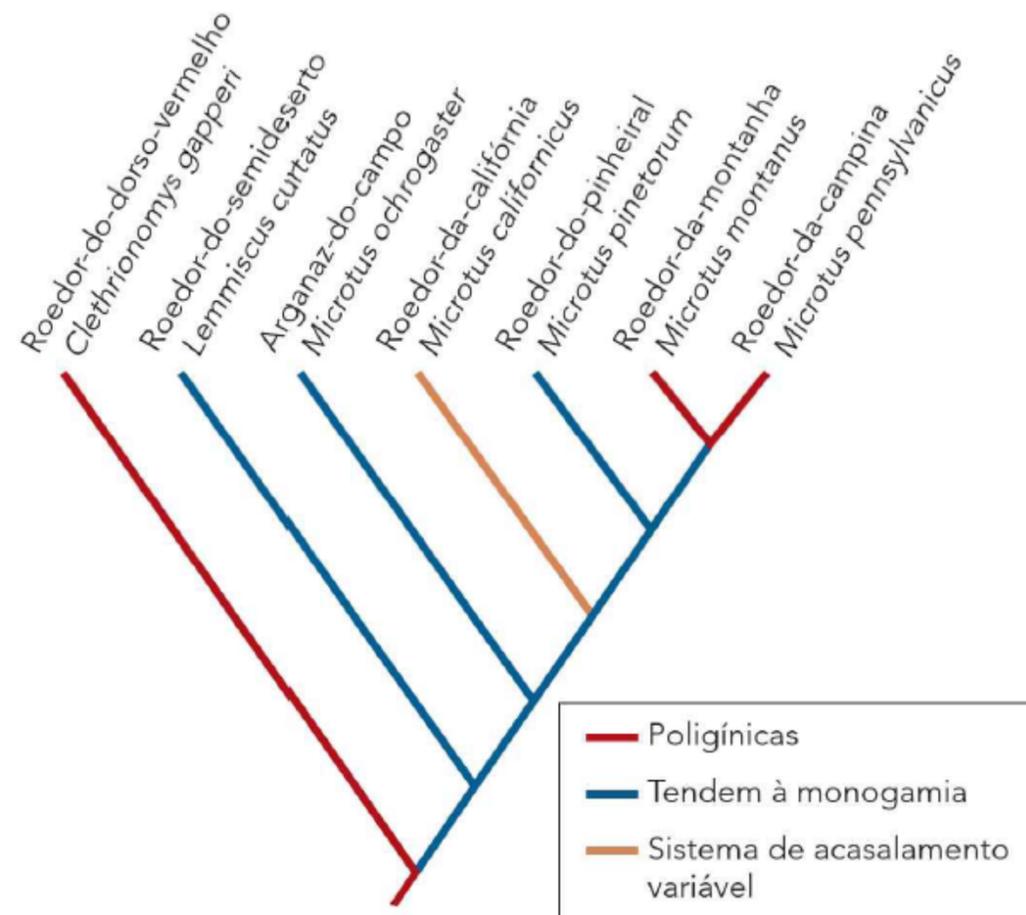


- A tendência à monogamia **teria surgido na linhagem que deu origem** aos gêneros *Lemmiscus* e *Microtus*.
- A poliginia provavelmente foi o **estado ancestral** que precedeu a evolução do cuidado paternal e da guarda da parceira em *Microtus*.
- Algumas espécies modernas do gênero recuperaram a poliginia

Adaptada de Alcock, 2011, com base nos dados de Conroy & Cook, 2000 e McGuire & Bemis, 2007

## Explicação 2

"A monogamia deve ter surgido em uma **espécie ancestral** que deu origem ao arganaz-do-campo."



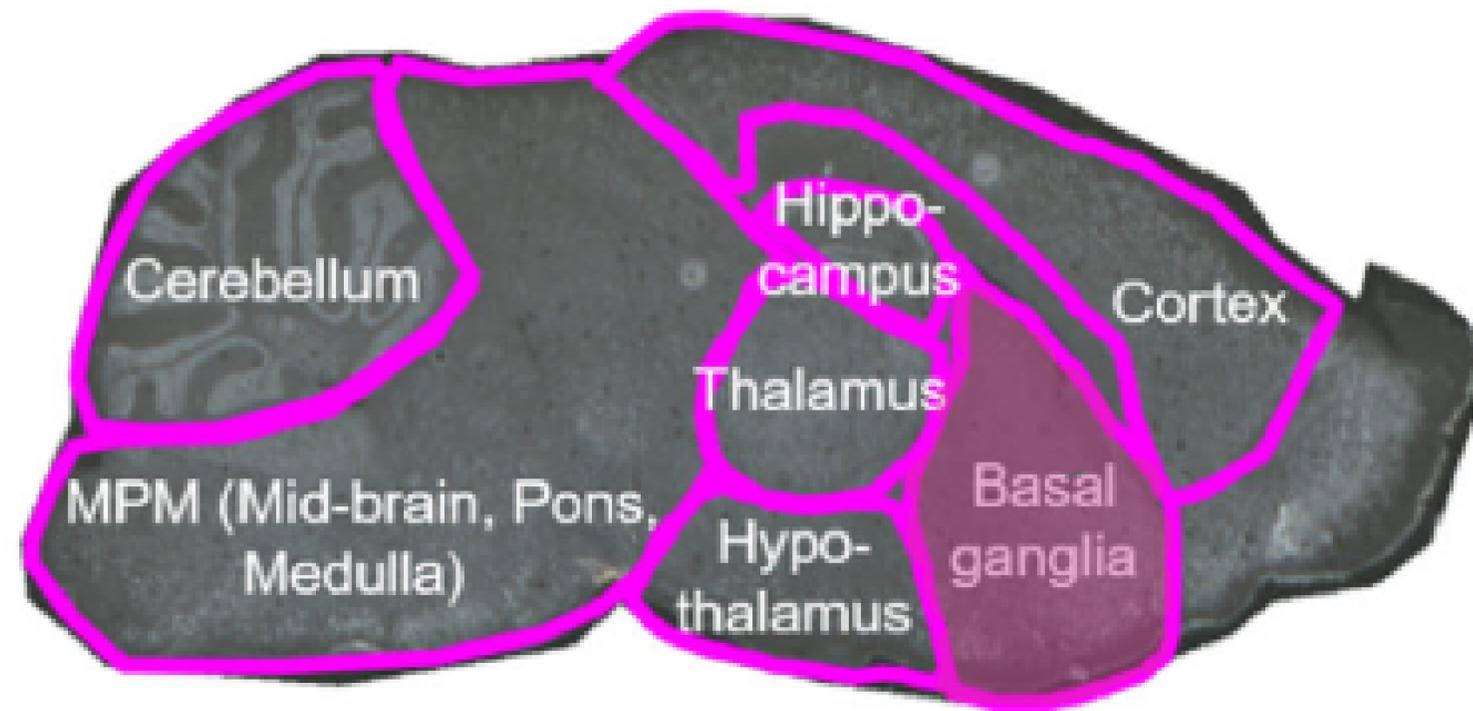
- A tendência à monogamia **teria surgido na linhagem que deu origem** aos gêneros *Lemmiscus* e *Microtus*.
- A poliginia provavelmente foi o **estado ancestral** que precedeu a evolução do cuidado paternal e da guarda da parceira em *Microtus*.
- Algumas espécies modernas do gênero recuperaram a poliginia

## HISTÓRIA EVOLUTIVA

## Explicação 3

"A monogamia é estimulada pelo sistema de recompensa relacionado a vasopressina e seus receptores na região do *ventral pallidum*."

- O *ventral pallidum* é uma região do cérebro dos arganazes com número elevado de receptores (V1a) de vasopressina Lim et al., 2004

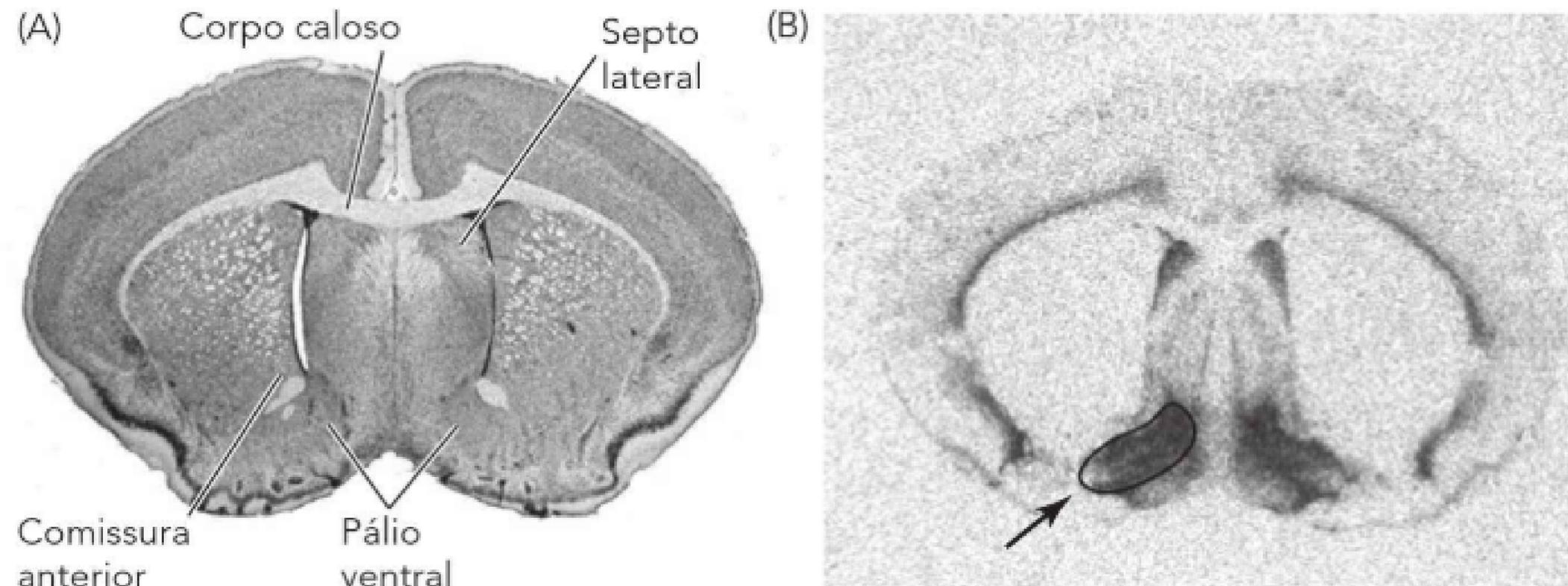


Modificada de Jang et al., 2023

## Explicação 3

"A monogamia é estimulada pelo sistema de recompensa relacionado a vasopressina e seus receptores na região do *ventral pallidum*."

- O *ventral pallidum* é uma região do cérebro dos arganazes com número elevado de receptores (V1a) de vasopressina Lim et al., 2004



## Explicação 3



"A monogamia é estimulada pelo sistema de recompensa relacionado a vasopressina e seus receptores na região do *ventral pallidum*."

- O *ventral pallidum* é uma região do cérebro dos arganazes com número elevado de receptores (V1a) de vasopressina Lim et al., 2004
- A vasopressina é liberada quando o macho copula diversas vezes com uma fêmea → feedback positivo
- Circuito de recompensa estimula a formação do vínculo social Lim et al., 2004; Young & Wang, 2004
- Espécies poligínicas possuem menos receptores V1a na região do *ventral pallidum* → não há feedback positivo Insel et al., 1994; Young & Wang, 2004

## Explicação 3



"A monogamia é estimulada pelo **sistema de recompensa** relacionado a **vasopressina** e seus **receptores** na região do *ventral pallidum*."

- O *ventral pallidum* é uma **região do cérebro** dos arganazes com número elevado de **receptores (V1a) de vasopressina** Lim et al., 2004
- A vasopressina é liberada quando o macho copula diversas vezes com uma fêmea → feedback positivo
- Circuito de recompensa estimula a formação do vínculo social Lim et al., 2004; Young & Wang, 2004
- Espécies poligínicas possuem menos receptores V1a na região do *ventral pallidum* → não há feedback positivo Insel et al., 1994; Young & Wang, 2004

## Explicação 3

"A monogamia é estimulada pelo **sistema de recompensa** relacionado a **vasopressina** e seus **receptores** na região do *ventral pallidum*."



- O *ventral pallidum* é uma **região do cérebro** dos arganazes com número elevado de **receptores (V1a) de vasopressina** Lim et al., 2004
- A vasopressina é liberada quando o macho copula diversas vezes com uma fêmea → feedback positivo
- Circuito de recompensa estimula a formação do vínculo social Lim et al., 2004; Young & Wang, 2004
- Espécies poligínicas possuem menos receptores V1a na região do *ventral pallidum* → não há feedback positivo Insel et al., 1994; Young & Wang, 2004

**MECANISMOS FISIOLÓGICOS**

## Explicação 4

"A monogamia está relacionada com a expressão do gene avpr1"



## Explicação 4

"A monogamia está relacionada com a expressão do gene *avpr1*"



**DESENVOLVIMENTO**

---

**QUAL DESSAS EXPLICAÇÕES É  
A CORRETA?**

---

"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras deixam mais descendentes do que machos poligínicos."

"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras deixam mais descendentes do que machos poligínicos."

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras deixam mais descendentes do que machos poligínicos."

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

"A monogamia é estimulada pelo sistema de recompensa relacionado a vasopressina e seus receptores na região do *ventral pallidum*."

"Machos que estabelecem vínculos mais fortes com suas parceiras deixam mais descendentes do que machos poligínicos."

"A monogamia deve ter surgido em uma espécie ancestral que deu origem ao arganaz-do-campo."

"A monogamia é estimulada pelo sistema de recompensa relacionado a vasopressina e seus receptores na região do *ventral pallidum*."

"A monogamia está relacionada com a expressão do gene *avpr1*"

**NIKO TINBERGEN  
CUIDARÁ DISSO!**





**TODAS!!**

# As quatro questões

Causa

Ontogenia

Valor adaptativo

Evolução



As questões não são alternativas, mas sim complementares, e responder todas as questões seria necessário para uma explicação biológica completa do comportamento

## On aims and methods of Ethology

By N. TINBERGEN<sup>1)</sup>

Received 16 March 1963

Ethology, the term now widely in use in the English speaking world for the branch of science called in Germany „Vergleichende Verhaltensforschung“ or “Tierpsychologie” is perhaps defined most easily in historical terms, *viz.* as the type of behaviour study which was given a strong impetus, and was made “respectable”, by KONRAD LORENZ. LORENZ himself was greatly influenced by CHARLES OTIS WHITMAN and OSKAR HEINROTH — in fact, when LORENZ was asked at an international interdisciplinary conference in 1955 how he would define Ethology, he said: “The branch of research started by OSKAR HEINROTH” (1955, p. 77). Although it is only fair to point out that certain aspects of modern Ethology were already adumbrated in the work of men such as HUXLEY (1914, 1923) and VERWEY (1930), these historical statements are both correct as far as they go. However, they do not tell us much about the nature of Ethology. In this paper I wish to attempt an evaluation of the present scope of our science and, in addition, to try and formulate what exactly it is that makes us consider LORENZ “the father of modern Ethology”. Such an attempt seems to me worthwhile for several reasons: there is no consistent “public image” of Ethology among outsiders; and worse: ethologists themselves differ widely in their opinions of what their science is about. I have heard Ethology characterised as the study of releasers, as the science of imprinting, as the science of innate behaviour; some say it is the activities of animal lovers; still others see it as the study of animals in their natural surroundings. It just is a fact that we are still very far from being a unified science, from having a clear conception of the aims of study, of the methods employed and of the relevance of the methods to the aims. Yet for the future development of Ethology it seems to me important to continue our attempts to clarify our thinking, particularly about the nature of the questions we are trying to answer. When in these pages I venture once more to bring this subject up for discussion, I do this in full awareness of the fact that our thinking is still in a state of flux and that many of my close colleagues may disagree with what I am going to say. However, I believe that, if we do not continue to give thought to the problem of our overall aims, our field will be in danger of either splitting up into seemingly unrelated sub-sciences, or of becoming an isolated “-ism”. I also believe that I can honour KONRAD LORENZ in no better way than by continuing this kind of “soul-searching”. I have not hesitated to give personal views even at the risk of being considered rash or provocative.

<sup>1)</sup> Dedicated to Professor KONRAD LORENZ at the occasion of his 60th birthday.

# As quatro questões



Causa

Ontogenia

Valor adaptativo

Evolução

As questões não são alternativas, mas sim complementares, e responder todas as questões seria necessário para uma explicação biológica completa do comportamento

# Causas proximais

explicam como um indivíduo passa a se comportar de uma dada maneira **durante sua vida**

# As quatro questões



**Causa**

**Ontogenia**

**Valor adaptativo**

**Evolução**

As questões não são alternativas, mas sim complementares, e responder todas as questões seria necessário para uma explicação biológica completa do comportamento

## Causas proximais

explicam como um indivíduo passa a se comportar de uma dada maneira **durante sua vida**

## Causas distais

tratam de eventos que ocorreram ao longo de muitas **gerações**

<p><b>PROXIMAL</b></p> <p>explica como um organismo funciona, descrevendo seus mecanismos e sua ontogenia</p>	<p><b>ONTOGENIA</b></p> <p>P: Como o comportamento se desenvolve nos indivíduos?</p> <p>R: Descrição do comportamento em estágios sequenciais de sua vida e dos mecanismos que controlam o desenvolvimento</p>	<p><b>MECANISMOS</b></p> <p>P: Qual é a estrutura do comportamento e/ou como ele funciona?</p> <p>R: Descrição da anatomia, fisiologia e regulação do comportamento e como esses mecanismos funcionam para expressar o comportamento</p>
<p><b>DISTAL</b></p> <p>explica como uma espécie chegou a forma atual, descrevendo a sequência de formas e como elas foram influenciadas por fatores evolutivos</p>	<p><b>EVOLUÇÃO</b></p> <p>P: Qual é a história filogenética do comportamento?</p> <p>R: Descrição da história do comportamento como uma reconstrução dos fenótipos e genótipos precursores</p>	<p><b>VALOR ADAPTATIVO</b></p> <p>P: Como as variações no comportamento interagem com o ambiente, influenciando a aptidão?</p> <p>R: Descrição de como as variações no comportamento tem influenciado a aptidão</p>