



UNIVERSIDADE DA MADEIRA

RELATÓRIO

Programa, Conteúdos e Métodos de Ensino Teórico e
Prático da Disciplina de

Etologia

por

FRANK THOMAS USSNER DELLINGER

(professor associado do Departamento de Biologia da
Universidade da Madeira)

Dezembro de 2005

Índice

I	Introdução.....	8
II	Programa	9
	1. <i>Introdução</i>	9
	2. <i>Estrutura da cadeira, funcionamento, e avaliação</i>	9
	3. <i>Bibliografia</i>	10
	3.1. Livros Base da Cadeira	10
	3.2. Metodologia, Práticas	10
	3.3. Metodologia: Estatística	10
	3.3.1. Livros	10
	3.3.2. Programas	11
	3.4. Ética no trabalho com Animais	11
	3.5. Introdução à Etologia.....	11
	3.6. Bases para a Etologia.....	11
	3.7. Filogénese do Comportamento	11
	3.8. Genética Comportamental	11
	3.9. Ontogénese do Comportamento.....	12
	3.10. Optimalidade, Teoria de Jogos	12
	3.11. Optimal Foraging.....	12
	3.12. Vida em Grupo	12
	3.13. Influência Ecológica sobre os Sistemas Sociais	12
	3.14. Investimento Parental	13
	3.15. Selecção Sexual	13
	3.16. Territorialidade	13
	3.17. Evolução da Reprodução Sexual	13
	3.18. Selecção de Parentesco	14
	3.19. Ajuda em Aves e Himenópteros	14
	3.20. Evolução	14
	3.21. Ecologia Evolutiva.....	14
	3.23. Alguns Livros Populares.....	14
III	Conteúdo das Aulas Teóricas.....	16
	1ª Parte: Etologia Clássica	17
	1. <i>Introdução à cadeira : do que é que trata a Etologia?</i>	18
	A 1ª Pergunta: Filogenia	19
	1.1. 2ª Pergunta: Causas directas do comportamento	20
	1.2. 3ª Pergunta: Ontogénese	21
	1.3. 4ª Pergunta: Função	22
	2. <i>Evolução de características comportamentais</i>	24
	2.1. A Selecção Natural	24
	2.2. Variabilidade.....	24
	2.3. Excesso de Descendentes.....	24
	2.4. Hereditariedade.....	24
	2.4.1. 3a) Índícios para a hereditariedade do comportamento	25
	3. <i>Genética Comportamental: "nature vs. nurture"</i>	26
	3.1. Os efeitos dos genes.....	26
	3.2. Hereditariedade.....	26
	3.2.1. Medição da hereditariedade através da correlação entre pais e filhos	27
	3.2.2. Cruzamentos genéticos	27
	3.3. Resumo	28

4. <i>Ontogenia do comportamento</i>	29
4.1. Aprendizagem e Maturação	29
4.2. Imprinting sexual e reacção de seguimento	29
5. <i>Os Sentidos e as suas capacidades</i>	31
5.1. Percepção	31
5.1.1. Teoria da detecção dos sinais	31
5.1.2. Filtração de estímulos = atenção selectiva	32
6. <i>Ritmos internos e migração</i>	33
6.1. Ritmos e Periodicidades	33
6.1.1. Ritmos circadianos espontâneos	33
6.1.2. Sinais sincronizadores	33
6.1.3. Ritmos circanuais	33
6.2. Migração	33
6.2.1. Navegação	34
6.2.2. A migração transoceânica das tartarugas marinhas	35
6.2.3. Regulação próxima da migração	35
7. <i>Motivação e Comunicação</i>	36
7.1. Motivação	36
7.1.1. modelos clássicos	36
7.1.2. variáveis de estado	36
7.1.3. Consequências do comportamento	37
7.1.4. Interação entre motivações diferentes	37
7.1.5. "übersprungshandlungen"= comportamento fora de contexto ou deslocado	38
7.2. Comunicação	38
7.2.1. evolução de sinais - Ritualização	38
7.2.2. Perguntas funcionais	39
7.2.3. Sinais enganadores e mimetismo	39
7.2.4. Canais de comunicação	40
2ª Parte: Ecologia Comportamental	41
8. <i>Otimidade: o princípio economicista</i>	42
8.1. Territorialidade	42
8.1.1. Distribuição no espaço?	42
8.1.2. Protecção de Predadores?	42
8.1.3. Ideal Free Distribution (IFD)	42
8.1.4. Dicotomia custo-benefício	43
8.2. "Optimal Foraging"	44
8.2.1. Moeda otimizada	44
8.2.2. O teorema do valor marginal	45
8.3. Conflitos não racionais: Teoria dos Jogos e Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE="ESS")	45
9. <i>Vida em Grupo</i>	49
9.1.1. Vigilância	49
9.1.2. Diluição: "selfish herd" de Hamilton	49
9.1.3. Outras razões para vida em grupo	49
9.1.4. Tamanho de grupo ótimo	50
9.1.5. Limites ecofisiológicos para tamanho de grupo	50
10. <i>Conflito Sexual, Razão dos Sexos e Selecção Sexual</i>	51
10.1. Razões para Conflito Sexual: Anisogamia	51
10.2. A Razão dos Sexos (Fisher, 1930).....	51
10.2.1. o sucesso reprodutor esperado e a razão dos sexos	51
10.2.2. investimento parental	51
10.2.3. competição local por parceiros	52
10.2.4. competição local por recursos	52
10.2.5. condição da mãe	52
10.2.6. razão dos sexos na população	52

10.3. Selecção Sexual	53
10.3.1. Procura de Parceiros	53
10.3.2. Rivalidade de resistência	53
10.3.3. Competição directa	54
10.3.4. Escolha de parceiros	54
10.3.5. Coerção	56
10.3.6. Competição de esperma	56
10.3.7. Infanticídio.....	57
10.3.8. Conflito sexual - decisões de acasalamento.....	57
10.3.9. Funções dos rituais de acasalamento	57
11. <i>Esforço Reprodutor e Investimento Parental</i>	58
11.1. Teoria do Investimento Parental	58
11.1.1. Definição (Trivers (1972))	58
11.1.2. Formas em que esforço actual reduz o sucesso reprodutor futuro	59
11.1.3. Medição do Investimento Parental e principalmente dos Custos.....	59
11.2. Previsões da Teoria: Conflito sobre Esforço e Investimento	61
11.2.1. Conflito entre pais: "Parent-Parent Conflict".....	61
11.2.2. Conflito entre pais e filhos: "Parent-Offspring Conflict"	64
11.2.3. Conflito entre irmãos: "Offspring-Offspring Conflict"	65
12. <i>Selecção de Parentesco e Altruísmo</i>	67
12.1. Selecção de Parentesco	67
12.1.1. O coeficiente de parentesco	67
12.1.2. A regra de Hamilton	67
12.2. Altruísmo	67
12.2.1. Exemplos de altruísmo.....	67
12.2.2. Como reconhecer parentes.....	68
12.3. Mutualismo e Manipulação.....	69
12.4. Reciprocidade	69
12.4.1. O dilema do prisioneiro	69
12.4.2. Exemplos	70
12.5. Resumo	71
13. <i>Eusocialidade</i>	72
13.1. Definição.....	72
13.2. Ciclo de Vida e Haplodiploidia	72
13.3. Manutenção e Origem da Eusocialidade.....	72
13.3.1. Coeficientes de parentesco.....	72
13.3.2. Análise dos custos e benefícios de ajudar	73
13.3.3. Origem da Eusocialidade	73
II Conteúdo das Aulas Práticas.....	75
1. <i>Vídeo: "Stimulus Response" - o circuito reactivo</i>	76
1.1. Objectivos	76
2. <i>Introdução à medição de comportamento</i>	77
2.1. Porquê <u>medir</u> comportamento?	77
2.1.1. Introdução	77
2.2. Generalidades	78
2.2.1. Perguntas em comportamento	78
2.2.2. Níveis de análise/observação	78
2.2.3. espécie a estudar	78
2.2.4. Local/tipo de estudo.....	78
2.2.5. Diferenças individuais	78
2.2.6. Ética e bem-estar animal.....	78
2.2.7. Antropomorfismo.....	79
2.2.8. Passos a seguir no estudo do comportamento	79
2.2.9. Antes da medição.....	79
2.2.10. Tipos de medidas	80

2.2.11. Métodos de registo.....	82
3. <i>Medição de comportamento I: observação de baratas</i>	85
3.1. Objectivos	85
3.2. Material.....	85
3.3. Métodos	85
3.4. Literatura.....	85
4. <i>Introdução ao tratamento de dados e estatística em etologia</i>	86
4.1. Introdução	86
4.1.1. Livros e programas informáticos	86
4.2. Tipos de dados	86
4.2.1. Escala de intervalo e razão.....	86
4.2.2. Escala ordinal.....	86
4.2.3. Escala nominal	86
4.3. Análise Exploratória vs. Confirmatória	86
4.3.1. análise exploratória (EDA)	87
4.3.2. análise confirmatória.....	87
4.4. Probabilidade e significância	87
4.4.1. Hipótese de nulidade e alternativa	87
4.4.2. Nível de significância	87
4.4.3. Erros do tipo I e II.....	87
4.4.4. Poder ou força de um teste estatístico.....	88
4.4.5. Testes uni- e bilaterais	88
4.4.6. Parâmetros e Variáveis	88
4.4.7. População e Amostra	88
4.4.8. Magnitude do efeito vs. significância estatística	89
4.4.9. Processo de inferência estatística.....	89
4.4.10. Testes paramétricos vs. não paramétricos.....	89
4.5. Análise de frequências	90
4.5.1. Chi-quadrado (χ^2).....	90
4.5.2. Tabelas de contingência 1xk - "goodness of fit"	90
4.5.3. Tabelas de contingência 2x2.....	90
4.5.4. outros	90
4.6. Descrição de dados: Medidas de tendência central e de variação.....	90
4.6.1. Histograma da Distribuição de Frequências	91
4.6.2. Medidas de tendência central.....	91
4.6.3. Medidas de dispersão.....	91
4.6.4. Outras medidas para a descrição da distribuição de uma amostra	92
4.7. Comparação de duas amostras conjugadas	92
4.7.1. Teste-do-sinal	92
4.8. Comparação de duas amostras em relação à média	93
4.8.1. Teste-de-t.....	93
4.8.2. Teste-de-Mann-Whitney-U.....	93
4.8.3. outros	93
4.9. Correlação e Regressão.....	93
4.9.1. Correlação de Pearson	93
5. <i>Medição de comportamento II: Vacas Pretas: Memória</i>	95
5.1. Objectivos	95
5.2. Material.....	95
5.3. Métodos	95
5.4. Literatura.....	95
6. <i>Vida em Grupo: vigilância em humanos</i>	97
6.1. Objectivos	97
6.2. Métodos	97
6.3. Resultados.....	97
6.4. Discussão	97
6.5. Literatura.....	97
7. <i>Vida em Grupo: distâncias em Larus cachinnans</i>	98

7.1. Objectivos	98
7.2. Material.....	98
7.3. Métodos	98
7.4. Resultados.....	98
7.5. Discussão	98
7.6. Literatura.....	98
8. <i>Medição de comportamento V: análise do vídeo</i>	99
8.1. Objectivos	99
8.2. Métodos	99
8.3. Resultados.....	99
8.4. Discussão	99
8.5. Literatura.....	99
9. <i>Medição de comportamento III: acasalamento em Drosophila</i>	100
9.1.1. Objectivos	100
9.1.2. Material.....	100
9.1.3. Métodos sugeridos	100
9.1.4. Literatura.....	100
10. <i>Vida em grupo: peixes em cardume "ideal free distribution"</i>	101
10.1. Objectivos	101
10.2. Material.....	101
10.3. Métodos	101
10.4. Resultados.....	101
10.5. Discussão	101
10.6. Literatura.....	101
11. <i>"Optimal foraging": tempo de busca e manipulação</i>	102
11.1. Introdução.....	102
11.2. Métodos	102
11.2.1. Equipamento	102
11.2.2. Localidade.....	102
11.2.3. Procedimento	102
11.3. Resultados.....	103
11.4. Discussão	103
11.5. Notas finais	103
11.6. Literatura.....	103
11.7. Resolução: Abelhas	103
12. <i>Reprodução: Maximize a sua "Fitness" ou a optimização do binómio reprodução/crescimento</i>	105
12.1. Introdução.....	105
12.2. Métodos	105
12.2.1. Equipamento	105
12.2.2. Localidade.....	105
12.2.3. Procedimento	105
12.3. Resultados.....	106
12.4. Discussão	106
12.5. Literatura.....	106
12.6. Resolução: Trutas	106
13. <i>Ideias para outras aulas práticas ou projectos individuais</i>	107
IV Métodos de Ensino Teórico e Prático	108
1. <i>Método de Ensino Teórico</i>	109
2. <i>Método de Ensino Prático</i>	110
3. <i>Método de Avaliação de Conhecimentos</i>	111
V Ensaio inicial de um glossário - dicionário.....	112

VI	Referências Bibliográficas	114
VII	Índice Remissivo.....	118

I INTRODUÇÃO

A cadeira de Etologia é uma cadeira opcional do 4º ano no elenco de disciplinas da Licenciatura em Biologia da Universidade da Madeira. A fim de assegurar uma boa compreensão dos seus conteúdos e muito embora não exista um sistema de precedentes na Licenciatura em Biologia, é conveniente o aluno ter frequentado as cadeiras de Ecologia, Evolução e Bioestatística,. No entanto, de uma forma resumida, conhecimentos básicos dessas cadeiras são repetidos.

Embora a cadeira se denomine somente "Etologia" o seu programa abarca na 1ª parte a Etologia na sua vertente clássica e, na 2ª parte, aquilo que hoje em dia se denomina de Ecologia Comportamental. É objectivo introduzir o discente à compreensão do comportamento animal nas suas várias vertentes, sempre no entendimento do meio a que um animal se adaptou ao longo da sua história evolutiva. É prestada uma atenção particular à clareza dos sistemas de causalidade e funcionalidade que cada questão abordada comporta, incentivando o aluno, tanto nas aulas teóricas como nas práticas, à formulação de perguntas próprias e à divisão de formas de lhes responder.

II PROGRAMA

1. Introdução

Etologia é a ciência que estuda o comportamento, necessariamente o comportamento animal.

Tematicamente, a cadeira encontra-se dividida em duas partes. A primeira apresenta aquilo a que chamamos de Etologia Clássica, introduzindo a disciplina e as questões que esta aborda. O comportamento é visionado como uma característica fenotípica, com bases genéticas, que assenta sobre uma estrutura neuro-fisiológica e está sujeita á acção da selecção natural. Em simultâneo é abordada a evolução histórica da etologia como ciência e dos seus modelos de interpretação, conduzindo como consequência lógica à segunda parte da cadeira.

Esta segunda parte, a Ecologia Comportamental, de cariz evolucionário, desenvolve as suas hipóteses sob o pressuposto da adaptação eco-etológica. O relacionamento do animal com o seu meio social e ecológico é explorada em detalhe, desde a procura de alimento, vida em grupo, sistemas de acasalamento, investimento parental, e até à selecção de parentesco e eusocialidade. São apresentados métodos matemático - económicos para a formulação de hipóteses concretas.

2. Estrutura da cadeira, funcionamento, e avaliação

A Universidade da Madeira tem neste momento um sistema informático Serviço de Informação dos Alunos **InfoAluno**, no qual todos os dados relevantes desta cadeira se encontram introduzidos, como seja o programa, a avaliação, a bibliografia e os sumários das aulas conforme vão sendo dadas. Os alunos deverão consultar essa página para aceder a informação mais actual.

A **cadeira tem** ainda uma **página própria** <http://www.uma.pt/thd/etologia.htm> a qual serve de **meio de comunicação rápido entre alunos e docente**. Nessa página serão colocados os avisos aos alunos e todos os documentos descarregáveis, além de muita outra informação útil, incluindo esta sebenta da cadeira. Esta página deverá ser consultada antes de cada aula.

A disciplina tem actualmente uma escolaridade correspondente a 4 unidades de crédito distribuídos da seguinte maneira:

- aulas teóricas: 3 créditos = 45 horas
- aulas práticas: 1 crédito = 40 horas

Serão avaliadas várias componentes em separado: **aulas teóricas**, e **relatórios das aulas práticas, trabalhos projecto**. As aulas teóricas seguem os tópicos divulgados no programa e serão avaliadas mediante exame escrito final. Uma nota negativa (menos de 10 valores) nesse exame resulta automaticamente na reprovação da cadeira.

As **aulas teóricas** são dadas em sala de aula em horário a afixar. Seguem a estrutura deste relatório.

As **aulas práticas** consistem geralmente em pequenos trabalhos de uma ou duas tardes. Os alunos deverão organizar-se em grupos que irão executar conjuntamente esses trabalhos, devendo elaborar um relatório como base para a avaliação. A forma de elaboração desses relatórios está descrita no folheto em anexo. Algumas aulas práticas podem assumir a forma de um trabalho de projecto, a desenvolver de forma autónoma pelos alunos. O seu peso na avaliação das práticas depende do peso que esses trabalhos tiverem no universo dos trabalhos práticos.

Os **protocolos das práticas** deverão ser entregues no 1º dia de aulas da cadeira duas semanas após finalização do trabalho. A nota desse relatório será reduzida em 0.5 valores por cada dia de atraso. Isto implica que um trabalho entregue 40 dias após o prazo inicial, terá uma nota de 0, mesmo quando tenha sido avaliado em 20.

Os **trabalhos projecto** consistem em temas distribuídos aos alunos na primeira metade das aulas e desenvolvidos por estes até ao final da cadeira. Pode-se tratar de temas bibliográficos ou pode se tratar de temas experimentais, dados pelo docente ou propostos pelos alunos e

aceites pelo docente. Os temas experimentais são de facto mini projectos que incluem o planeamento, execução de um tema, assim como a análise dos dados obtidos. Todos os trabalhos são entregues em formato de relatório seguindo as normas (Dellinger 2005).

A **nota final** calcular-se-á a partir das notas parciais, correspondendo aproximadamente metade ao conjunto dos relatórios, e metade ao exame escrito final. As percentagens exactas da avaliação deverão ser consultadas no sistema de informação ao aluno do ano de funcionamento da cadeira. Alunos com notas finais superiores ou iguais a 10 valores que tenham tido nota positiva no exame final aprovam a cadeira.

O **exame final** consistirá de perguntas de escolha múltipla, de perguntas de resposta breve e de perguntas para elaboração. A pontuação correspondente a cada pergunta virá no enunciado assim como as demais instruções. O aluno deverá apresentar-se a exame com folhas de exame, régua e calculadora, além dos demais requisitos usuais.

3. Bibliografia

A bibliografia básica e necessária para a cadeira resume-se aos 4-5 livros listados no ponto 3.1. A restante bibliografia é dada para conveniência do aluno, ordenada por tópicos das aulas. Embora essa lista possa parecer muito vasta, alguma escassez do espólio bibliotecário na Região Autónoma da Madeira justifica a inclusão dos títulos existentes e, portanto, consultáveis. A consulta de livros e artigos é encorajada, já que o exame não incide somente sobre matéria dada nas aulas.

No final de cada entrada bibliográfica, em parênteses, encontra-se a localização desse item. Para livros que se encontrem na biblioteca da Universidade da Madeira é dada a cota [p.ex. UMa:574 ALC Ani]. Se o livro está deslocado no gabinete do docente poder-se-á ler [gabineteTHD]. A título excepcional são citados livros pertencentes pessoalmente ao docente. Estes estão marcados de [bookTHD]. Livros e artigos na posse do docente podem ser consultados no gabinete sempre que os alunos assim o desejem e que o docente esteja presente.

3.1. Livros Base da Cadeira

- Alcock, J. 2005. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass. [**sugiro a aquisição pelos alunos**]
- Alcock, J (ed.) (1993). *Animal Behavior - An Evolutionary Approach*, 2nd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc. [UMa:574 ALC Ani]
- Krebs, JR & NB Davies. (1993). *An introduction to behavioural ecology*, 3d ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. [bookTHD, UMa: 574 KRE Int]
- Martin, P & P Bateson. (1994). *Measuring behaviour: an introductory guide*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. [UMa:574 MAR Mea- gabineteTHD]
- McFarland, D. (1993). *Animal behaviour: psychobiology, ethology, and evolution*, 2nd ed. London: Longman Scientific & Technical. [UMa:574 MCF Ani]
- Dellinger, T. 2005. Breve guia de como escrever relatórios e artigos científicos (Versão Jan.). <http://www.uma.pt/thd/Etologia/Documentos/RelatoriosPraticas-comoescrever.pdf>. Accessed on 12/07/2005

3.2. Metodologia, Práticas

- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-67. [799]
- Hansell, MH & JJ Aitken. (1977). *Experimental Animal Behaviour. A selection of laboratory exercises*. Glasgow: Blackie. [extractTHD2056]
- Martin, P & P Bateson. (1994). *Measuring behaviour: an introductory guide*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. [UMa:574 MAR Mea- gabineteTHD]
- Monaghan, P & AK Turner. (1991). *Animal Behaviour Practicals*. UK: Association for the Study of Animal Behaviour. [totalTHD1216]

3.3. Metodologia: Estatística

3.3.1. Livros

- Conover, W. J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. [bookTHD]
- Hoaglin, D. C., Mosteller, F., and Tukey, J. W. 1983. *Análise exploratória de dados, técnicas robustas - um guia*. Novas Tecnologias - Estatística. Edições Salamandra, Lda., Lisboa. [bookTHD]
- Martins, A. P. 1959. *Iniciação à estatística*. 1º volume. 2nd ed. Porto Editora, Porto. [UMa:519.2 SIE Est]

Mosteller, F., and Rourke, R. E. K. 1993. Estatísticas Firmes. Novas Tecnologias - Estatística. Edições Salamandra, Lda., Lisboa. **[bookTHD]**

Siegel, S. 1959. Estatística não-paramétrica. McGraw-Hill, São Paulo. **[UMa:519.2 SIE Est]**

Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA. **[UMa?]**

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, New Jersey. **[bookTHD]**

3.3.2. Programas

SPSS Inc. 1996. SPSS for Windows - Statistical Package for the Social Sciences - Standard Version. SPSS Inc., Chicago, Illinois. **[UMa: Sala de Computadores]**

Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: the system for statistics. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.

3.4. Ética no trabalho com Animais

Association for the Study of Animal Behaviour. (1991). Guidelines for the use of animals in research. *Anim. Behav.*, **41** (1), 183-6. **[journalTHD]**

Stamp Dawkins, M & M Gosling (eds.). (1991). Ethics in research on animal behaviour. *Animal Behaviour*. London: Academic Press. **[bookTHD]**

3.5. Introdução à Etologia

Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20** (4), 410-33. **[2608]**

Heinroth, O. (1910). Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verhandlungen des 5. Internationalen Ornithologen Kongresses Berlin*, 589-702. **[bookTHD]**

3.6. Bases para a Etologia

Arnold, SJ. (1977). Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science*, **197**, 676-8.

Arnold, SJ. (1981). Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of a feeding response in crosses between geographic races of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution*, **35**, 510-5.

Arnold, SJ. (1984). Behavioral variation in natural populations. III. Antipredator displays in the garter snake, *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.*, **32**, 1108-18.

Brown, WL, Jr. & EO Wilson. (1956). Character displacement. *Syst. Zool.*, **5** (1), 49-64. **[1555]**

Caughley, G. (1977). Analysis of Vertebrate Populations. Chichester, New York, Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons. (Salmon et al.)

Endler, JA. (1986). Natural Selection in the Wild. Monographs in Population Biology 21. Princeton University Press: Princeton, New Jersey. **[bookTHD]**

Futuyma, DJ (ed.) (1986). Evolutionary Biology, 2d ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. **[bookTHD, UMa:574 FUT Evo 2^{ed.}]**

Grant, PR. (1986). Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. **[bookTHD]**

Hecht, MK. (1952). Natural selection in the lizard genus *Aristelliger*. *Evolution*, **6**, 112-4.

Trillmich, F. (1976). Spatial proximity and mate-specific behaviour in a flock of budgerigars (*Melopsittacus undulatus*; Aves, Psittacidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **41**, 307-31. **[1923]**

3.7. Filogénese do Comportamento

Kessel, EL. (1955). Mating activities of balloon flies. *Syst. Zool.*, **4**, 97-104.

Lorenz, K. (1950). The comparative method in studying innate behavior patterns. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, **IV**, 221-54. **[3012]**

Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20** (4), 410-33. **[2608]**

3.8. Genética Comportamental

Alcock, J (ed.) (1993). Animal Behavior - An Evolutionary Approach, 2d ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc. **[UMa:574 ALC Ani]**

Bakker, TCM. (1986). Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.): a behaviour-genetic study. *Behaviour*, **98**, 1-144.

Benzer, S. (1973). Genetic dissection of behavior. *Scientific American*, **Dec** (1973).

Berthold, P. (1991). Genetic-control of migratory behavior in birds. *TREE*, **6** (8), 254-7. **[1161]**

Berthold, P & U Querner. (1981). Genetic basis of migratory behavior in European warblers. *Science*, **212**, 77-9.

Cade, W. (1981). Alternative male strategies: genetic differences in crickets. *Science*, **212**, 563-4.

Dawkins, R. (1989). The selfish gene. New edition. Oxford: Oxford University Press. **[bookTHD]**

Dilger, WC. (1962). The behavior of lovebirds. *Scientific American*, **Jan.** (1962).

Ehrman, L & PA Parsons. (1976). The genetics of behavior. Sunderland, Mass.: Sinauer Assoc.

Hall, JC. (1984). Genetic analysis of behavior in insects. In *Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (eds. Kerkut, GA & LI Gilbert), pp. 1-87. Oxford: Pergamon Press.

- Hotta, Y & S Benzer. (1976). Courtship in *Drosophila* mosaics: sex specific foci for sequential action patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **73**, 4154-8.
- Jacobs, J. (1981). How heritable is innate behavior? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **55**, 1-18.
- Konopka, RJ & S Benzer. (1971). Clock mutants of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **68**, 2112-6.
- Maynard Smith, J. (1989). *Evolutionary Genetics*, 1st ed. Oxford: Oxford University Press. [bookTHD,UMa:SMI Evo]
- Manning, A. (1961). The effects of artificial selection for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, **9**, 82-92.
- Partridge, L. (1984). Genetics and behaviour. In *Animal Behaviour: Genes, Development and Learning*, vol. 3 (eds. Halliday, TR & PJB Slater), pp. 11-51. Oxford: Blackwell.
- Quinn, WG & RJ Greenspan. (1984). Learning and courtship in *Drosophila*: two stories with mutants. *Annual Review of Neuroscience*, **7**, 67-93.
- Rothenbuhler, WC. (1964). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *Amer. Zool.*, **4**, 111-23.
- Trivers, R. (1985). *Social Evolution*, 1st ed. Menlo Park, California: Benjamin Cummings. [bookTHD]
- Wimer, RE & CC Wimer. (1985). Animal behavior genetics: a search for the biological foundations of behavior. *Annual Review of Psychology*, **36**, 171-218.

3.9. Ontogênese do Comportamento

- Gould, JL & P Marler. (1987). Learning by instinct. *Scientific American*, **256**, 62-73.
- Hailman, JP & AM Elowson. (1967). The ontogeny of an instinct: the pecking response in chicks of the laughing gull (*Larus atricilla* L.) and related species. *Behaviour*, **Suppl. 15**.

3.10. Optimalidade, Teoria de Jogos

- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 209-21. [605]
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.

3.11. Optimal Foraging

- Belovsky, GE. (1978). Diet optimization in a generalist herbivore: the mosse. *Theoretical Population Biology*, **14**, 105-34.
- Charnov, EL. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-36.
- Kacelnik, A. (1984). Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J. Anim. Ecol.*, **53**, 283-99.
- Pyke, GH, HR Pulliam & EL Charnov. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, **52** (2), 137-54. [1427]
- Stephens, DW & JR Krebs. (1986). *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. [bookTHD]

3.12. Vida em Grupo

- Bertram, BCR. (1980). Vigilance and group size in ostriches. *Anim. Behav.*, **28**, 278-86.
- Hamilton, WD. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311.
- Jarman, PJ. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, 215-67.
- Kenward, RE. (1978). Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 449-60.
- Krebs, JR, MH MacRoberts & JM Cullen. (1972). Flocking and feeding in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Ibis*, **114**, 507-30.
- Pulliam, HR & T Caraco. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? In *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds. Krebs, JR & NB Davies), pp. 122-47. Oxford: Blackwell Scientific Publications. [bookTHD]
- Sibly, RM. (1983). Optimal group size is unstable. *Anim. Behav.*, **31**, 947-8.
- Wirtz, P & J Löscher. (1983). Group sizes of antelopes in an east african national park. *Behaviour*, **84** (1/2), 135-56. [1959]
- Wirtz, P & M Wawra. (1986). Vigilance and group size in *Homo sapiens*. *Ethology*, **71**, 283-6. [2631]

3.13. Influência Ecológica sobre os Sistemas Sociais

- Catchpole, C, B Leisler & H Winkler. (1985). The evolution of polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **16**, 285-91.
- Emlen, ST & LW Oring. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** (4300), 215-23. [633]
- Gowaty, PA. (1981). An extension of the Orians-Verner-Willson model to account for mating systems besides polygyny. *Am. Nat.*, **118**, 851-9.
- Orians, GH. (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, **103**, 589-603. [935]
- Pleszczyńska, WK. (1978). Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting. *Science*, **201**, 935-7.
- Trillmich, F & KGK Trillmich. (1984). The mating systems of pinnipeds and marine iguanas: convergent evolution of polygyny. *Biological Journal of the Linnean Society*, **21** (1-2), 209-16. [134]
- Trivers, R. (1985). *Social Evolution*, 1st ed. Menlo Park, California: Benjamin Cummings. [bookTHD]
- Vehrencamp, SL & JW Bradbury. (1984). Mating systems and ecology. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds. Krebs, JR & NB Davies), pp. 251-78. Oxford: Blackwell Scientific Publications. [bookTHD]

3.14. Investimento Parental

- Clutton-Brock, TH, FE Guinness & SD Albon. (1982). The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 367-83. [772]
- Clutton-Brock, TH. (1991). The evolution of parental care. *Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton: Princeton University Press. [bookTHD]
- Costa, DP, F Trillmich & JP Croxall. (1988). Intraspecific allometry of neonatal size in the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 361-4. [294]
- Davies, NB & AI Houston. (1986). Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 139-54. [773]
- Houston, AI & NB Davies. (1985). Evolution of cooperation and life history in the Dunnock. In *Behavioural Ecology. The Ecological Consequences of Animal Behaviour* (eds. Sibly, RM & RH Smith), pp. 471-87. Oxford: Blackwell Scientific Publications. [bookTHD]
- Quinn, JS. (1990). Sexual size dimorphism and parental care patterns in a monomorphic and a dimorphic larid. *Auk*, **107** (2), 260-74. [833]
- Trillmich, F. (1986). Maternal investment and sex-allocation in the Galápagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 157-64. [286]
- Trivers, RL. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. Campbell, B), pp. 139-79. Chicago: Aldine. [632]
- Trivers, RL. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**, 249-64. [491]
- van Noordwijk, AJ & G de Jong. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist*, **128** (1), 137-42. [265]
- Williams, GC. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, **100**, 687-90. [475]

3.15. Seleção Sexual

- Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, **299**, 818-20.
- Andersson, M. (1986). Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution*, **40** (4), 804-16. [1011]
- Andersson, M. (1990). Evolution: a case of male opportunism. *Nature*, **343** (6253), 20. [760]
- Andersson, MB. (1994). Sexual selection. *Princeton University Press*, 599.
- Andersson, M.B. & Iwasa, Y., 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 53-8. [3327]
- Arnold, SJ. (1985). Quantitative genetic models of sexual selection. *Experientia*, **41**, 1296-310.
- Balmford, A & AF Read. (1991). Testing alternative models of sexual selection through female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, **6** (9), 274-6. [1209]
- Bradbury, JW & MB Andersson (eds.). (1987). *Sexual Selection: Testing the Alternatives*. New York: John Wiley & Sons. [extractTHD813]
- Cox, CR & BJ Le Boeuf. (1977). Female incitation of male competition: a mechanism of mate selection. *American Naturalist*, **111**, 317-35. [991]
- Hamilton, WD & M Zuk. (1984). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, **218**, 384-7.
- Heywood, JS. (1989). Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*, **43** (7), 1387-97. [649]
- Hoekstra, RF. (1990). The evolution of male-female dimorphism: Older than sex? *Journal of Genetics*, **69** (1), 11-5. [829]
- Møller, AP. (1990). Parasites and sexual selection: current status of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, **3** (5-6), 319-28. [917]
- Møller, AP. (1991). Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). 1. determinants of tail ornament size. *Evolution*, **45** (8), 1823-36. [1450]
- Read, AF. (1988). Sexual selection and the role of parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, **3** (5), 97-102. [2508]

3.16. Territorialidade

- Brown, JL. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, **76** (2), 160-9. [1100]
- Davies, NB & AI Houston. (1981). Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. *J. Anim. Ecol.*, **50**, 157-80.
- Gill, FB & LL Wolf. (1975). Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology*, **56** (2), 333-45. [954]
- Pyke, GH. (1979). The economics of territory size and time budget in the golden-winged sunbird. *Am. Nat.*, **114**, 131-45.
- Wirtz, P, S Kopka & G Schmoll. (1992). Phenology of two territorial solitary bees, *Anthidium manicatum* and *A. florentinum* (Hymenoptera: Megachilidae). *J. Zool., Lond.*, **228**, 641-51. [1972]

3.17. Evolução da Reprodução Sexual

- Bell, G. (1982). *The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Maynard Smith, J. (1978). *The evolution of sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. (1984). The ecology of sex. In *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (eds. Krebs, JR & NB Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications. [bookTHD]
- Michod, RE & BR Levin (eds.). (1987). *The Evolution of Sex - An Examination of Current Ideas*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. [extractTHD553]

Williams, GC. (1975). *Sex and Evolution*. Princeton, New York: Princeton University Press.

3.18. Selecção de Parentesco

- Grafen, A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds. Krebs, JR & NB Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD]**
- Hamilton, WD. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-16. **[554]**
- Hamilton, WD. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 17-52. **[555]**
- Hoogland, JL. (1983). Nepotism and alarm calling in the black-tailed prairie dog, *Cynomys ludovicianus*. *Anim. Behav.*, **31**, 472-9.
- Sherman, PW. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, **197**, 1246-53.

3.19. Ajuda em Aves e Himenópteros

- Brown, JL. (1987). *Ecology and evolution of helping and communal breeding in birds*. Princeton, NJ: Princeton University Press. **[bookTHD]**
- Emlen, ST. (1984). Cooperative breeding in birds and mammals. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds. Krebs, JR & NB Davies), pp. 305-39. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD]**
- Emlen, ST, *et al.* (1991). Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior: the case of alloparental helping. *Am. Nat.*, **138** (1), 259-70. **[1266]**
- Reyer, HU. (1984). Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Anim. Behav.*, **32**, 1163-78. **[2938]**
- Trivers, RL & H Hare. (1976). Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science*, **191** (4224), 249-63. **[1359]**

3.20. Evolução

- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: Murray. **[bookTHD(reprint)]**
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray. **[bookTHD(reprint)]**
- Dobzhansky, T. (1973). *Genética do processo evolutivo*. São Paulo: Editora Polígono S.A. **[UMa:575 DOB GEN]**
- Futuyma, DJ (*ed.*) (1986). *Evolutionary Biology*, 2d ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. **[bookTHD, UMa:574 FUT Evo 2ªed.]**
- Maynard Smith, J. (1975). *The theory of evolution*, 3d ed. London: Penguin Books. **[Thd,pw]-[ISBN:0-521-45128-0,354pp,£7.95-06/10/94]**
- Maynard Smith, J. (1989). *Evolutionary Genetics*, 1d ed. Oxford: Oxford University Press. **[bookTHD,UMa:SMI Evo]**
- Ridley, M. (1993). *Evolution*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[UMa:574 RID Evo]**

3.21. Ecologia Evolutiva

- Cockburn, A. (1991). *An introduction to evolutionary ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD,UMa:57]**
- Krebs, JR & NB Davies (*eds.*) (1978). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 1st ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, JR & NB Davies. (1981). *An introduction to behavioural ecology*, 1st ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD]**
- Krebs, JR & NB Davies (*eds.*) (1984). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD]**
- Krebs, JR & NB Davies (*eds.*) (1991). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD]**
- Krebs, JR & NB Davies. (1993). *An introduction to behavioural ecology*, 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. **[bookTHD, UMa: 574 KRE Int]**
- Pianka, ER. (1988). *Evolutionary Ecology*, 4th ed. New York: HarperCollins. **[UMa:574 PIA Evo 4ªed.]**
- Baerends, GP & JP Kruijt. (1973). Stimulus selection. In *Constraints on learning: limitations and predispositions* (eds. Hinde, RA & J Stevenson-Hinde), pp. 23-50. London: Academic Press.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1984). *Biologie des menschlichen Verhaltens*, 7th ed. München: Piper. **[PW]**
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1980). *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung*, 6th ed. München: Piper. **[PW]**
- Lamprecht, J. (1971). *Verhalten. Reihe "Wissen im Überblick"*. Freiburg/Brs.: Herder Verlag. **[3031]**
- McFarland, D (*ed.*) (1989). *Biologie des Verhaltens. Evolution, Physiologie, Psychobiologie*, 1st ed. Weinheim: VCH. **[bookTHD]**
- Tembrock, G. (1980). *Grundriß der Verhaltenswissenschaften. Eine Einführung in die allgemeine Biologie des Verhaltens*, 3rd ed. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. **[bookTHD]**
- Trivers, R. (1985). *Social Evolution*, 1st ed. Menlo Park, California: Benjamin Cummings. **[bookTHD]**
- Wickler, W & U Seibt. (1973). *Vergleichende Verhaltensforschung*. Hamburg: Hoffmann und Campe. **[bookTHD,PW]**

3.23. Aguns Livros Populares

- Baker, R. (1996). *As guerras do esperma. Infidelidade, conflitos sexuais e outras batalhas de cama*. Lisboa: Vega.
- Gould, SJ. (1977). *Ever since Darwin*. London: Penguin Books Ltd. **[bookTHD]**
- Gould, SJ. (1980). *The Panda's thumb*. London: Penguin Books Ltd. **[bookTHD]**
- Gould, SJ. (1981). *The mismeasure of man*. London: Penguin Books Ltd. **[bookTHD]**

- Gould, S.J. (1983). Hen´s teeth and horse´s toes. London: Penguin Books Ltd. **[bookTHD]**
- Gould, S.J. (1985). The flamingo´s smile. London: Penguin Books Ltd. **[bookTHD]**
- Lorenz, K. (1964). Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. München: DTV. **[bookTHD]**
- Lorenz, K. (1965). So kam der Mensch auf den Hund. München: DTV. **[bookTHD]**
- Lorenz, K. (1973). Die Rückseite des Spiegels. München: DTV. **[bookTHD]**

III CONTEÚDO DAS AULAS TEÓRICAS

1ª PARTE: ETOLOGIA CLÁSSICA

1. Introdução à cadeira : do que é que trata a Etologia?

Desde sempre que comportamento animal inspirou o homem e o levou a interpretações do mesmo. Lendo, por exemplo o "Livro das Saudades" de Teophilo Braga, o canto do rouxinol é descrito da seguinte forma:

"...e começou a cantar tão docemente, que de todo me levou após si o meu sentido d'ouvir. E elle cada vez crescia em seus queixumes, que parecia que, como cançado, queria acabar, senão quando tornava como que começava então, (triste avezinha), que, estando-se assi queixando, não sei como se cahiu morta sobre aquella agua."

Ou então o poema "O Rouxinol" da Viscondessa das Nogueiras, Matilde Bettencourt:

O mago cantor da noite
Inspirou-me a frouxa mente,
Nessa hora em que gorgeia
Seus amores docemente

De facto, o que a poetiza não sabia, é que o canto do rouxinol macho tem a função de manter outros machos fora do seu território. Portanto poderia ser considerado um brado de raiva contra os seus competidores pelas fêmeas, uma interpretação muito contrária à que a poetiza tinha em mente, e desprovida da componente amorosa e doce.

Etologia é a ciência que estuda o comportamento animal. Pressupondo que plantas não demonstram comportamento no sentido mais estrito da palavra, esta ciência centra-se no reino zoológico.

Os animais vivem no seu meio ambiente natural ao qual estão adaptados. A força motriz que leva a essa adaptação é o conjunto dos factores ecológicos bióticos e abióticos que actuam sobre esses animais através do processo da **selecção natural**. Normalmente, a forma mais imediata de um animal reagir ao meio que o entorna é o comportamento. Características comportamentais são consideradas normalmente como mais flexíveis em termos filogenéticos e portanto mais prontamente maleáveis pela selecção natural. Por esta razão é essencial manter sempre uma perspectiva evolutiva na análise e interpretação do comportamento. De facto Theodosius Dobzhansky disse: "Nothing in biology makes sense, except in the light of evolution" (Dobzhansky 1973). Essa frase é especialmente verdade para a Etologia e para obter uma compreensão mais aprofundada do porquê do comportamento animal.

No entanto, o comportamento animal pode ser investigado de vários pontos de vista, segundo o interesse do investigador. **Niko Tinbergen** (Tinbergen 1963), prémio Nobel de fisiologia e medicina do ano de 1973 em conjunto com **Konrad Lorenz** e **Karl von Frisch**, resumiu num conjunto de 4 perguntas os principais objectivos que um investigador poderá ter no estudo do comportamento animal:

1. Qual é a história filogenética de um comportamento?
2. Quais os mecanismos que causam directamente um comportamento?
3. Como é que um comportamento aparece e se desenvolve na ontogénese?
4. Qual a função (valor de sobrevivência) de um comportamento?

Foi a esta última pergunta que nos referimos ao enfatizar a perspectiva evolutiva na compreensão do comportamento animal.

No entanto, como os últimos anos têm sido marcados por avanços consideráveis na biologia molecular e especialmente na genética. Sendo o comportamento animal determinado por factores genéticos como qualquer outra característica fenotípica, de facto deveríamos juntar ao elenco de perguntas mais uma relacionada com a 1ª e a 3ª, mas mais específica, e assim completar o role de objectivos da etologia moderna:

Slide:



**Niko
Tinbergen**

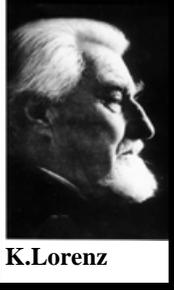
**Acetato
Tinbergen63
4 perguntas**

5. Qual é a genética de um comportamento?

No texto que se segue iremos abordar cada uma das perguntas, apresentar exemplos concretos, e discutir os problemas inerentes aos estudos que cada pergunta fomenta e resume.

A 1ª Pergunta: Filogenia

Slide



K.Lorenz

Acetato
pato real,
comportamento

Acetato
filogenia patos

Não existem **fósseis** para o comportamento, exceptuando talvez as pegadas dos dinossaúrios. Para aferir a **história filogenética** de um comportamento recorre-se à comparação entre espécies aparentadas, o chamado **método comparativo**, divulgado por Paul Harvey num livro (Harvey & Pagel 1991) relativamente recente.

O pioneiro na utilização de características comportamentais para inferir relações filogenéticas entre organismos foi **Konrad Lorenz**, igualmente prémio Nobel de 1973. Lorenz comparou o comportamento de acasalamento em várias espécies de patos (Eibl-Eibesfeldt 1987).

No pato real descreveu os elementos comportamentais básicos: (1) abanar bico, (2) erguer-se e abanar, (3) abanar cauda, (4) vocalização de um grunhido piado, (5) alçar do corpo curto, (6) olhar para a fêmea, (7) nadar abanando, (8) mostrar nuca à fêmea, (9) mostrar peito, (10) movimento para cima e para baixo. Estes elementos são mostrados normalmente numa sequência mais ou menos fixa em que os elementos 1-4 e 10 são mostrados quando vários patos machos competem pela atenção das fêmeas, enquanto que os elementos 5-9 aparecem quando do ritual de acasalamento frente à fêmea (Lorenz 1958).

A expectativa seria de que espécies aparentadas ao pato real mostrassem comportamentos semelhantes e sequências comparáveis (Eibl-Eibesfeldt 1987). A análise de filmagens feitas ao **ritual de acasalamento** de 4 espécies, a *Anas falcata*, *Anas platyrhynchos* (Pato Real), *Lophonetta specularioides*, *Anas strepera* (Frisada), mostra de facto grandes semelhanças, estando, no entanto, alguns elementos comportamentais omissos, outros menos acentuados. As fases do comportamento (1) mergulhar cabeça (e salpicar água), e (2) levantar-se estão sobrepostas um pouco nos 1^{os} dois exemplos do género *Anas*. Nos patos dos géneros *Lophonetta* e *Chaulelasmus* as fases são perfeitamente separadas e distinguíveis (Lorenz & van de Wall 1960).

Acetato,
árvore
geneal. patos

Deste tipo de análises efectuadas num número elevado de sequências comportamentais de várias espécies Lorenz obteve a seguinte árvore genealógica (Eibl-Eibesfeldt 1987), onde linhas verticais representam espécies, enquanto que linhas horizontais representam caracteres. Cruzes significam que esse elemento comportamental falta, círculos demonstram que o elemento é realçado e pontos de interrogação sinalizam a falta de informação.

Acetato
Mosca balão
fig1/p395

Um segundo exemplo de aferição de relações filogenéticas através de elementos comportamentais foi estudado em dípteros da família Empididae, as **Mosca Balão** (Kessel 1955). As espécies comparadas têm os comportamentos de acasalamento que às vezes incluem a entrega à fêmea de uma oferta matrimonial. Pelo outro lado as espécies variam no seu regime alimentar, desde estritamente carnívoras, até à nectivoria. O seu sistema de acasalamento varia igualmente, desde a corte individual até à corte comunal de vários machos numa arena, sendo a fêmea a escolher o macho mais atractivo (sistema de "lek").

As 8 espécies têm o seguinte conjunto de características comportamentais:

1. Parcialmente carnívora, solitária, **sem** oferta matrimonial
2. Parcialmente carnívora, solitário, oferta de casamento=insecto
3. Parcialmente carnívora, formando leks, oferta de casamento
4. Parcialmente carnívora, formando leks, presas atadas com seda
6. Parcialmente carnívora, formando leks, presa envolvida em seda
7. Parcialmente carnívora, formando leks, chupam a presa antes de a envolver
8. espécies nectívoras, não comem insectos: um balão é tecido a partir de um pedaço de insecto seco encontrado

Acetato
lek Empididae
fig3/p397

9. O balão está vazio *Hilara sartor*

A organização das características conforme apresentadas, deixa transparecer um sequência evolutiva lógica e historicamente plausível, na qual uma espécie carnívora sem ofertas matrimoniais, terá evoluído as ofertas matrimoniais como forma de participação energética do macho na procriação. Deste ponto de partida alguns grupos evoluíram para um modo de vida neotívoro, mantendo a reminiscência comportamental da oferta matrimonial.

No entanto a função do comportamento continua incompreendida. A oferta de uma presa poderia ser de facto a contribuição energética do macho para os seus descendentes. No entanto este comportamento poderia também oferecer protecção aos machos do canibalismo pelas fêmeas. Na interpretação dos comportamentos temos sempre de ter em atenção os interesses individuais de cada interveniente. Basicamente temos de adquirir o ponto de vista ou do macho, ou da fêmea.

A possibilidade da reconstrução de filogenias através da comparação de muitas espécies similares, pressupondo que espécies similares tenham também um comportamento similar, tem duas assunção básicas. Supõe-se que (1) o comportamento tem uma **base genética** e que (2) o comportamento é moldado pela **selecção natural**.

Deve, no entanto, ter-se em conta que existe **resistência filogenética**, e que nem sempre a solução encontrada é a melhor possível. O aparecimento de comportamentos ou órgãos complexos acontece através de inúmeros pequenos passos de mutação, selecção e adaptação. Cada novo passo tem como base o substrato fenotípico existente, não podendo fugir ao mesmo. Assumir-mos *à priori*, que todas as características de um animal estão perfeitamente adaptadas ao meio, é uma excelente hipótese de trabalho, talvez a única que permita gerar previsões testáveis. É de facto o pressuposto principal para estudar o comportamento animal. No entanto é preciso ter em mente que isso nem sempre será verdade, e que evolução é possível sem selecção natural através de deriva genética. É ainda necessário saber que as pressões selectivas existentes actualmente e portanto mensuráveis no presente, não têm de ser as mesmas que levaram à evolução da característica comportamental do nosso interesse.

Se for nosso objectivo do estudo do comportamento animal a aferição de relações filogenéticas entre organismos temos que ter em mente estes constrangimentos. Não é possível fazer experiências e provar essas relações, o único argumento utilizado é o plausibilidade dessa relação aferida.

1.1. 2ª Pergunta: Causas directas do comportamento

O comportamento tal como o observamos é o produto final de um sem número de mecanismos, desde o estado interno do animal, passando pela entrada sensorial de estímulos, a sua transformação interna através de processos nervosos e outros factores, e a resposta por via neuronal e muscular. Assim o comportamento pode ser visto de forma mecânica, em que existe uma cadeia de causas directas ou próximas que levam no seu final à execução do comportamento. A presente pergunta ou linha de investigação, procura compreender essa cadeia causal.

Gansos Cinzentos nidificam no solo (Lorenz & Tinbergen 1939), num ninho de palha e ramos. Ovos que, por alguma razão, tenham saído fora do ninho, são recuperados pelos pais através de um comportamento no qual o ovo é rolado para dentro do ninho com a ajuda da parte inferior do bico. Este comportamento é visível na maioria das aves que nidificam no solo, mas não nas arborícolas.

Acetato
"rolar de
ovo"

O comportamento em relação ao ovo depende de vários factores. Por um lado, a ave tem de estar no seu ninho. Pois não mostrará esse comportamento em ninhos alheios ou fora de um ninho. Em ninhos alheios será provável que o ovo seja predado. O tipo de comportamento que é mostrado depende do **contexto** em que a ave se encontra (=factor interno).

A gaivota argêntea, um outro nidificador de solo, tem um comportamento similar. Baerends mediu a tendência da gaivota em recuperar ovos colocados no bordo do ninho. Utilizou, além de ovos naturais, também ovos artificiais de madeira, imitando os naturais, mas variando o tamanho, a coloração e a forma. Apresentou às gaivotas dois ovos colocados simultaneamente nas bordas do ninho e registou qual a sequência em que os ovos eram recuperados. Os seus resultados mostraram que a gaivota preferia a forma natural do ovo em relação a outras formas como cilindros ou cubos. Ovos de coloração verde, não natural em ovos, obtinha a preferência mais elevada em relação a outras cores, incluindo a natural. Ovos sarapintados são sempre preferidos a ovos uniformes, sendo a preferência superior quanto menores, mais numerosas e de coloração mais contrastante as pintas. Imitações maiores eram geralmente preferidas a imitações mais pequenas. Embora Baerends tenha observado que todas as características variadas eram registadas pelas gaivotas, o seu valor relativo era distinto. A gaivota parece que quantifica cada característica ou **estímulo sensorial** de forma independente, adicionando o seu valor ao total de cada ovo (Baerends 1973; Baerends & Kruijt 1973). Esta regra é denominada de "**regra do somatório de estímulos**" ("**Reizsummenphänomen**"). Algumas combinações de características podem assim produzir ovos mais atractivos que os naturais, os ovos "**super-normais**".

Podemos então dizer que o comportamento de rolar o ovo é causado por estímulos visuais da gaivota, os quais accionam o comportamento. Logicamente, este exemplo somente quantificou parte da cadeia causal, mas seria fácil imaginar a continuação da história a descrever hormonas que determinam o estado interno da ave, mecanismos neuronais e musculares que accionam o comportamento, etc....

Este tipo de investigação que procura **factores causais** tem de superar algumas dificuldades. O comportamento é normalmente complexo e o nosso grau de entendimento das interacções neuronais, especialmente ao nível do cérebro, que levam a comportamentos, é muito reduzida. Aconselhamos a leitura dos livros de António Damásio para perceber este ponto. De facto, os avanços recentes com imagens de ressonância magnética permitem visualizar, de forma não invasiva, as actividades neuronais de animais ou humanos a efectuar comportamentos. Essa técnica está a produzir um avanço significativo deste campo. Tradicionalmente, na Etologia, trata-se muitas vezes o animal como "caixa negra", quantificando as entradas ("inputs") sensoriais, assim como a acção final que eles evocam, o comportamento, independentemente da forma como a caixa negra funciona internamente. Uma área da Etologia, a Cibernética Comportamental, explora essa vertente propondo gráficos de função, como em sistemas industriais de máquinas.

1.2. 3ª Pergunta: Ontogénese

Muitas vezes os mecanismos só são compreensíveis se tivermos em consideração o desenvolvimento do animal ao longo da sua vida, a **ontogenia**. A aprendizagem que animais mais complexos mostram é um exemplo disso.

Acetato freq.
infanticídio

Acetato
posição
embrional

Morganhos ou ratos (*Mus musculus*) matam crias, um comportamento que ocorre em várias espécies e que, durante muito tempo, foi considerado patológico. O **infanticídio em ratos** de laboratório (geneticamente iguais) foi estudado por (Perrigo et al. 1989). Ele descobriu que machos virgens muitas vezes matam crias. Mostrou ainda que este comportamento aumenta depois da 1ª ejaculação, reduzindo-se depois de 3 semanas, que coincidentemente é o tempo de gestação da fêmea. Os diversos machos diferem em relação à intensidade deste comportamento, e Perrigo interessou-se pelo porquê destas diferenças (Perrigo et al. 1989). Estudou o desenvolvimento embrionário dos morganhos e descobriu que o grau do comportamento infanticida depende do grau de exposição a testosterona dos fetos. A testosterona é produzida por fetos machos, e espalha-se por difusão no útero maternal. Assim, fetos masculinos que se desenvolvam ao lado de outros fetos masculinos, estão sujeitos a concentrações de testosterona superiores, do que fetos que ladeiem fetos femininos. O grau de exposição a testosterona reduz efectivamente a tendência infanticida, mas aumenta a propensão para agressividade intrasexual após o macho atingir a maturidade sexual. Passadas 3 semanas da 1ª ejaculação, um processo de inibição neuronal evita a possibilidade da tendência infanticida poder se dirigida às próprias crias.

Este exemplo demonstra que a explicação funcional de certos comportamentos pode depender da ontogenia.

1.3. 4ª Pergunta: Função

No entanto o mesmo exemplo poderá servir para exemplificar a 4ª pergunta de Niko Tinbergen, talvez a mais importante, o porquê do comportamento em termos evolutivos.

Somente aqueles indivíduos que se reproduzem chegam aos nossos dias. Os restantes desaparecem, sendo eliminados pela seleção natural. Os comportamentos que observamos hoje em dia são portanto aqueles que conferiram aos seus portadores alguma vantagem relativa (aos restantes membros da mesma espécie) em termos de procriação ou sobrevivência, a "fitness". Qual será então a vantagem, em termos de fitness, de um comportamento claramente negativo para espécie como o infanticídio. É importante estar ciente de que a vantagem a aferir é aquela do indivíduo que produz o comportamento, e que essa vantagem pode não ser equivalente à vantagem de outro indivíduo da mesma espécie. Isso é óbvio se a questão for averiguada do ponto de vista da cria morta ou da mãe que a perdeu.

Antes propor hipóteses quanto ao **valor adaptativo** do comportamento infanticida, é necessário conhecer algo sobre

O sistema de acasalamento de ratos na natureza é territorial, com 1 macho dominante que defende um território contra outros machos, e que o partilha com várias fêmeas. Desta forma o macho territorial monopoliza os acasalamentos com essa fêmeas para ele. Machos expostos a concentrações de testosterona mais elevadas são muito agressivos e têm por via desta agressão uma maior probabilidade de se tornarem territoriais. A maioria das crias existentes no seu território são obrigatoriamente suas, pelo que um comportamento infanticida seria detrimental à sua própria fitness. Machos expostos a menores concentrações de testosterona, pelo outro lado, não são tão agressivos e têm menores probabilidades de vir a ocupar um território. No entanto envergam por uma estratégia alternativa. Infiltram-se nos territórios e tentam conseguir acasalamentos forçados ("sneaking"). A probabilidade de sucesso deste comportamento aumenta com o número de fêmeas em estro. Pelo outro lado, uma fêmea cuja cria morra, entra em estro mais rapidamente. Assim o infanticídio aumenta a probabilidade de macho ter progénie e poderá ser considerado adaptativo. De facto, prova de que isso é verdade, é o simples facto do comportamento existir.

O que quer dizer adaptativo?

O termo "adaptativo" é um termo relativo que compara a fitness de indivíduos da mesma espécie ou população entre si. Detentores de uma variante comportamental podem ter vantagem em termos de uma sobrevivência ou em termos de um número mais elevados de descendentes que detentores de outras variantes.

Acetato
Guincho no
ninho

Tinbergen estudou em pormenor a biologia do guincho (*Larus ridibundus*). A grande maioria das aves removem as cascas dos ovos do ninho depois da eclosão dos pintos. O comportamento é só apresentado durante **30 minutos** por ciclo reprodutor (ano). Tinbergen interessou-se pela função deste comportamento (Tinbergen 1973) fig2, p157.

Acetato
Tabela ovos

O guincho nidifica no solo e ovos e pintos têm uma coloração críptica. Pelo outro lado o interior da casca do ovo é branca. Tinbergen propôs então que a remoção de uma casca branca poderia reduzir o risco de detecção do ninho por potenciais predadores. Para provar esta hipótese criou uma situação artificial sem gaiivotas, colocando ovos de galinha pintados em ninhos de palha num campo em que gaiivotas costumam nidificar. Quantificou o n.º de ovos roubados por predadores e n.º de ovos não tocados. Predadores roubam mais ovos brancos do que ovos pintados com o sarapintado natural dos ovos de gaiivota. Em 2º lugar colocou ovos de coloração natural nos ninhos e cascas brancas a distâncias variáveis do mesmo. O n.º de ovos roubados diminuiu em dependência da distância da casca de ovo. No entanto, estas experiências eram demasiado artificiais para serem prova irrefutável da hipótese avançada. Tinbergen colocou então cascas de ovo ao lado de ninhos naturais ocupados por gaiivotas. As gaiivotas removem preferencialmente certas colorações de cascas, nomeadamente as mais similares à cor natural dos ovos (branco/sarapintado). Cascas de

coloração totalmente críptica não eram removidos. A hipótese do comportamento aumentar a probabilidade de sobrevivência da postura foi provada. Portanto o porquê deste comportamento, a sua razão última ou evolutiva, é a defesa da postura e crias.

O comportamento da remoção de cascas aparece 2-3 semanas antes da gaiivota pôr o 1º ovo numa dada época reprodutiva. Contudo, a tendência de remover cascas aumenta e permanece durante todo o período de incubação. Voltando à 2ª pergunta de Tinbergen, parece ser um mecanismo hormonal a controlar a razão imediata deste comportamento.

Neste caso, a hipótese de trabalho de que um dado comportamento é adaptativo leva de facto a uma explicação plausível em termos evolutivos, e demonstra indirectamente, que o comportamento está sujeito a selecção natural, tal qual outras características fenotípicas.

Acetato
condições
evolução

2. Evolução de características comportamentais

2.1. A Selecção Natural

Segundo Darwin, o fenómeno fundamental da evolução é a existência de modificações hereditárias, surgindo ao acaso entre indivíduos de uma população, sendo as favoráveis conservadas e as desfavoráveis eliminadas através do processo da selecção natural. Para que este processo funcione e leve a evolução é necessário estarem satisfeitas certas condições, que revisamos brevemente:

1. Existe variação (fenotípica) em cada grupo de plantas e animais. Os indivíduos que compõem uma população não são idênticos (em relação à anatomia, fisiologia e comportamento).
2. Parte desta variação é hereditária
3. Descendentes são produzidos em excesso em relação aos recursos existentes.
4. Existe competição entre estes descendentes por esses recursos.
5. Os descendentes mais aptos (Darwin: "the fittest") sobreviverão ("survive - survival of the fittest"). Isto é sinónimo ao mecanismo da Selecção Natural.
6. Se as características que levaram à maior aptidão forem hereditárias, estas serão passadas à geração seguinte. Isto é a Adaptação e, simultaneamente, Evolução.

No seguimento pretende-se testar se características comportamentais estarão sujeitas a estas mesmas condições.

2.2. Variabilidade

Acetato
Thamnophis
comportam.
antipredador

Utilizando o exemplo do **comportamento antipredador da cobra de jardim** *Thamnophis* (Arnold 1984), demonstra-se que comportamento é variável, e que é necessário medir comportamento repetidas vezes para tirar conclusões. Mostra-se ainda a necessidade da estatística para inferir essas conclusões. Concretamente, o exemplo demonstra que a variabilidade entre indivíduos é superior à variabilidade comportamental do mesmo indivíduo em condições repetidas. Mostra-se ainda que variação entre famílias é maior que a variabilidade entre membros da mesma família, sugerindo que o comportamento tem de facto uma base genética e hereditária.

Utilizando o exemplo da variabilidade do **sucesso reprodutor** entre machos de iguanas marinhas (Dellinger 1991) p59 fecha-se o elo em relação a uma característica comportamental que influencia obviamente a fitness.

Mostra-se assim que existe variabilidade entre indivíduos da mesma população em relação a características comportamentais.

2.3. Excesso de Descendentes

O excesso de descendentes é brevemente discutido comparando os tamanhos populacionais que espécies como o rato, o bacalhau, e o homem atingiriam no caso de não haver mortalidade. Esclarece-se que indivíduos da mesma espécie têm necessidades muito similares e que conseqüentemente entram em concorrência por recursos e que alguns menos aptos

2.4. Hereditariedade

Pelo dito antes mostra-se que existe Selecção Natural. Para que exista Evolução deverá estar satisfeita a condição da **hereditariedade**.

Duas perguntas diferentes:

1º hereditariedade das características

2º relação característica e sucesso reprodutor

Se todos os indivíduos de uma população fossem geneticamente iguais não haveria evolução e haveria uma distribuição fenotípica igual em todas as gerações.

Acetatos
a) *Thamnophis*
b) histogramas

2.4.1. 3a) Índícios para a hereditariedade do comportamento

Com base nos trabalhos com as cobras de jardim *Thamnophis* na Califórnia (Arnold 1977) mostra-se que neonatos inexperientes oriundos de dois lugares distintos têm diferenças de preferência alimentar e que o cruzamento entre os mesmos mostra a dominância de uma preferência sobre a outra, provando que estas preferências são hereditárias.

3. Genética Comportamental: "nature vs. nurture"

A discussão dos anos 60 sobre o **binómio inato-aprendido** ou **inato-adquirido** (nature↔nurture) é relatada. Cita-se Lewontin: "Não existe nenhuma característica, seja ela morfológica, etológica, fisiológica ou citológica, a qual não possa ser modificada por selecção artificial com êxito em *Drosophila*." (Lewontin 1974). Mostra-se que o comportamento tem uma base genética, e que a selecção natural só modifica na geração seguinte se a característica for hereditária. Uma base genética não implica que a característica dependa somente da genética. Evoca-se a ontogénese como outro factor modificador submetido a efeitos do meio ambiente.

Segundo (Dobzhansky 1964) a pergunta se um comportamento é inato ou geneticamente pré-programado está errada se tomada literalmente, o que se deve perguntar é se até que ponto é que a variabilidade fenotípica tem uma base genética. Mostra-se ainda que dependência genética não é sinónimo de rigidez ontogénica.

3.1. Os efeitos dos genes

A fim de resolver a questão inato-aprendido é preciso compreender a forma como os genes codificam ou influenciam o comportamento. São dados vários exemplos de experiências para mostrar que características comportamentais são influenciadas pela selecção artificial (Bakker 1986), que elas são normalmente influenciadas por vários genes e portanto poligénicas (Cade 1981), e que existem efeitos de **pleiotropia** (Manning 1961a). Mostra-se ainda que o que os efeitos da selecção são altamente específicos em relação ao regime de selecção com nos trabalhos sobre a inteligência de ratazanas (Tryon 1942).

Acetato
aprendizagem
ratazana 2

3.2. Hereditariedade

No que se segue é definida a "**hereditariedade**" como forma de quantificar a influência genética para **características poligénicas** como é o comportamento.

1. Indivíduos do mesmo genótipo terão fenótipos diferentes ⇒ variabilidade ambiental
2. Indivíduos de genótipos diferentes variam nos fenótipos ⇒ variabilidade genética

$$\underline{\text{Fenótipo}} = \underline{\text{Genótipo}} + \underline{\text{Ambiente}}$$

$$\underline{\text{F}} = \underline{\text{G}} + \underline{\text{E}} \Rightarrow \underline{\text{V}_f} = \underline{\text{V}_g} + \underline{\text{V}_e}$$

Esta suposição pode estar errada, já que os efeitos da selecção são específicos em relação ao regime em que ocorreu. Uma complicação suplementar advém de interacções ambientais, ou seja do facto que os efeitos ambientais e genéticos não se comportam de forma aditiva.

Acetato
hereditariedade

Definição: a **proporção da variabilidade total devida à genética** é a hereditariedade = **hereditariedade ampla (h^2)**

$h^2=0$: variância genética=0 $h^2=1$: variância ambiental=0
 Teste: comparar característica em população submetida a selecção artificial entre indivíduos seleccionados e geração filial destes.
 Correlação: $h^2=1$: progénie = pais $h^2=0$: ausência de correlação

Condições

- Não existem interacções entre genótipo e o ambiente
- A variância genética é aditiva

O valor varia entre 0, no qual a variabilidade fenotípica não é causada por efeitos genéticos, e 1, em que os efeitos genéticos são responsáveis pela totalidade da variabilidade fenotípica.

A definição dada é problemática já que não tem em conta diversos efeitos como os efeitos maternos, nos quais a mãe contribui mais material não genético e não hereditário aos filhos, ou o facto dos filhos crescerem em ambientes similares aos pais, ou a existência de **epistasia** (interacção entre *loci*). A hereditariedade também não é uma característica fixa, mas sim específica para uma dada população num dado ambiente.

3.2.1. Medição da hereditariedade através da correlação entre pais e filhos

Na prática utiliza-se a hereditariedade realizada, calculada através da regressão das características parentais (valor médio) em relação às dos filhos (os termos são explicados graficamente).

$$h^2 = \frac{\text{resposta à selecção } R}{\text{diferencial de selecção } S}$$

Se de facto as características comportamentais fossem em alguns casos inatos, em outros adquiridos, o conjunto de valores numéricos de hereditariedade de muitas características comportamentais deveria ter uma distribuição bimodal. No entanto, segundo Jacobs a distribuição é unimodal (Jacobs 1981):

Acetato
Jacobs-dist. h^2

Comportamento: média- $h^2=0.3$
Morfologia e Fisiologia: média- $h^2=0.7$
razão provável do baixo valor de h^2_{comp} : (1) escolha das características, (2) valores comportamentais de animais domésticos têm pouca variância genética (3) comportamento é mais difícil de medir com precisão que características anatómicas.

(i) QI - em humanos

A existência de uma correlação maior entre os quocientes de inteligência de filhos adoptivos com os seus pais biológicos é utilizado para exemplificar o cálculo da hereditariedade e sua interpretação (Trivers 1985).

Acetato
diferençasIQ

Diferenças de QI entre gémeos idênticos são inferiores às existentes entre gémeos fraternos e irmãos. No entanto as diferenças não são muito acentuadas. Sabe-se que gémeos idênticos são muito mais similares do que outros, mesmo quando criados separadamente: p.exp.: Jack e Oskar: 1º criado nas Caraíbas, 2º na Alemanha (Trivers 1985). Algumas similaridades são acidentais, mas existe também componente genética, mesmo em inteligência (embora o tema seja algo controverso).

Sabemos que o IQ mede a reacção a um teste específico numa situação específica. Não mede inteligência (e.g. não se pode diferenciar raças ou grupos desta forma, p.exp.: brancos serem mais inteligentes que indivíduos de raça negros. Portanto o valor de h^2 reflecte essas condicionantes. Sabemos ainda que h^2 não é um valor absoluto, é uma razão, se aumentar V_G reduz-se h^2 e vice versa. Mesmo $h^2=0$ não prova que não existe hereditariedade, prova somente que a variabilidade genética é 0 (p.exp.: linhas consanguíneas). Não se pode excluir V_E nunca. Existe sempre algum aspecto não controlado.

Acetato
gato
campo visual

Exemplificado com as experiências de Blakemore sobre o desenvolvimento do campo ocular em gatos (Blakemore & Cooper 1970), mostra-se que é necessário ter em conta a ontogenia de um comportamento, e que nem sempre um comportamento completamente fixado, é de origem genética.

3.2.2. Cruzamentos genéticos

Uma forma de determinar como características comportamentais são herdadas é através do cruzamentos entre espécies, populações ou indivíduos.

Acetato
Agapornis

Dilger cruzou duas espécies de papagaios, que divergiam na forma como transportam o material de nidificação recolhido para a construção do seu ninho (Dilger 1962). O híbrido F1 resultante tinha características intermédias, tendo perdido a capacidade de executar o comportamento de forma efectiva e articulada. No entanto, com o acréscimo da experiência, os híbridos conseguem superar a desarticulação baseada na genética, aumentando a sua efectividade de transporte de material.

Supondo que a genética subjacente a comportamentos distinguíveis como diferentes em espécies aparentadas seja também diferente, o cruzamento das mesmas permite ao investigador provar que de facto o comportamento tem uma base hereditária. No entanto, espécies, mesmo aparentadas, nem sempre produzem descendentes viáveis.

Para investigar os mecanismos genéticos subjacente, é melhor cruzar indivíduos da mesma espécie, mas de populações distintas ou, melhor ainda, cruzar mutantes claramente definidas.

Rothenbuhler cruzou linhas homozigóticas de abelhas, que diferiam no comportamento de limpeza das colmeias, sendo um linha "higiénica", a outra "não higiénica" (Rothenbuhler 1964). O cruzamentos das duas linhas em pares para reconstituir heterozigotas individuais, e o cruzamento regressivo dos mesmos, permite, através de regras mendelianas, aferir se se trata de 1, 2 ou mais loci que determinam o comportamento. No caso das abelhas são 2 genes envolvidos.

Esses genes não codificam tudo o que é necessário para que o comportamento apareça, antes podem ser considerados como um interruptor que desencadeia o comportamento. No entanto o gene é responsável por diferenças de comportamento e tem portanto um papel importante no processo da Selecção Natural.

3.3. Resumo

- Factores genéticos influenciam o comportamento
- Genes influenciam muitos factores diferentes (**pleiotropia**)
- Características são influenciadas por vários genes (**poligenia**)
- Salvo algumas excepções, não sabemos quantos genes participam e como é que eles actuam sobre o comportamento
- Quando se fala do "gene para o comportamento A ou B" quer se dizer que as diferenças no comportamento entre dois animais podem ser causadas por um gene, não que esse gene determina todo o comportamento
- Exemplo (Dawkins 1989): comparação com receita de bolo: diferença numa palavra pode causar diferença no sabor, no entanto essa palavra não produz todo o bolo.

4. Ontogenia do comportamento

4.1. Aprendizagem e Maturação

A genética comportamental mostrou que características comportamentais são hereditárias e que são expressas interactivamente com o meio ambiente. A dicotomia inato - aprendido é uma falsa dicotomia, e sempre uma combinação dos dois efeitos ambiente e genética. No entanto, existem comportamentos que são executados de forma perfeita na sua 1ª execução por um dado indivíduo. Assim, o imago da abelha carpinteira *Manobia quadridens* consegue sair correctamente do seu casulo, o qual tem somente uma direcção de saída viável, embora não tenha experiência anterior ou tempo para aprendizagem.

Pelo outro lado, vários comportamentos necessitam de ser aperfeiçoados durante a vida de um indivíduo. Existem para isso, no entanto, duas possibilidades, a aprendizagem, ou seja a acumulação de experiências em interacção com o meio ambiente, e o desenvolvimento, ou seja a infra-estrutura muscular e nervosa amadurecer e tornar-se mais precisa na execução.

- Diferença: **maturação** ⇔ **aprendizagem**

As experiências clássicas na separação destas duas componentes foram efectuadas por Jack Hailman com pintos de galinha (Hess 1956; Hailman & Elowson 1967). A questão fundamental é que, quando se trata de desenvolvimento, a precisão da execução tem de aumentar, independentemente da experiência na execução do comportamento.

Aprendizagem, pelo contrário, significa adquirir experiência, por exemplo através da repetição do comportamento. Os pintos de Hailman melhoravam a precisão do seu comportamento com o avanço da idade. De seguida, Hailman equipou os pintos com óculos prismáticos que desviavam a visão para um lado, e os pintos acertavam lateralmente. Se se tratasse de aprendizagem, o efeito de óculos seria compensado. Como tal não aconteceu trata-se de **maturação**. No entanto 12 h de exercício aumentaram a precisão muito, ou seja **aprendizagem** está também envolvida.

Concluimos que é necessário considerar os estados ontogenéticos para separar efeitos considerados inatos de outros e assim compreender quais os factores que influenciam o comportamento adulto.

4.2. Imprinting sexual e reacção de seguimento

Muitos animais, em especial aves nidífugas, vinculam-se pouco após a eclosão/nascimento ao primeiro objecto a que se expõem. Exemplos são patos, porcos da Índia, e muitos outros (Gottlieb 1971). Muitos seguem mesmo objectos dissimilares dos que naturalmente encontrariam, como um ser humano ou um pato mecânico. Este comportamento levanta 3 questões:

- 1) Quais os **estímulos** importantes para que o juvenil se aproxime?
- 2) Existe algum período sensível e quando acaba?
- 3) Será que "**imprinting**" é irreversível?

A aula responde às questões colocadas em função de vários exemplos. De facto, a grande maioria de objectos pode provocar a reacção de seguimento em neonatos, no entanto, objectos mais naturais são mais efectivos em a provocar. No entanto, a resposta do neonato somente acontece durante um **período sensível** (Hess 1959). "Imprinting sexual", a aprendizagem do tipo do futuro parceiro sexual durante uma fase sensível na juventude é aprendido no mandarim, uma ave, em duas fases:

1ª fase: pouco depois de aprender a voar ⇒ aprende a reconhecer parceiros

2ª fase: consolidação durante o ritual de acasalamento ou excitação sexual (caixa de ninho)

A aprendizagem é mais rápida em relação a parceiros da **própria espécie** própria espécie. É também **reversível** durante a fase de consolidação.

O pardal de capa branca *Zonotrichia leucophrys* da Califórnia (Alcock 1975) é utilizado como exemplo da aprendizagem selectiva do canto através de chantre, facto que leva à persistência de dialectos de canto localizados.

Acetato
abelha
carpinteira

Acetatos
picar de pinto
pinto c/óculos

Acetato
fase sensível

Acetato
mandarim

No entanto, é chamada a atenção que espécies diferentes têm formas de aprendizagem e retenção dessa aprendizagem distintas, exemplificado em estorninhos, pombos e cucos.

Resumindo o anteriormente dito, a estrutura nervosa desenvolve-se em constante interação com o ambiente seguindo programas ontogenéticos que interagem com estímulos ambientais.

5. Os Sentidos e as suas capacidades

Como é que animais interagem com o meio ambiente? Um aspecto, dado implicitamente na aula anterior, tem a ver com a percepção de estímulos, a sua transformação e a sua classificação interna. Nem todos os estímulos são "**adequados**" ao órgão de sentidos em questão.

5.1. Percepção

Aqui entramos no domínio da neurofisiologia. Importante no contexto do comportamento animal, é o facto dos **animais viverem no seu próprio ambiente de estímulos**. Esse ambiente pode ser muito diverso do nosso. Por exemplo, aves podem visualizar luz UV, e algumas cobras podem "ver" infravermelhos através de "órgãos de fossa" que se encontram lateralmente em cada lado da maxila superior e assim localizar animais endotérmicos imóveis no escuro.

Morcegos-de-ferradura têm uma capacidade de audição bastante superior ao homem. Enquanto este houve no domínio de 20 Hz até 16 kHz (Schmidt 1980), os morcegos ouvem **ultra-som** até aproximadamente 80 kHz. Eles orientam-se através dos ecos recebidos, efectuam portanto **eco-localização**. A capacidade é de tal forma apurada, que podem voar r através de uma rede de nylon de 0.1mm de diâmetro e 14cm de malha sem lhe tocar (McFarland 1993). A curva auditiva do morcego-de-ferradura mostra um domínio de maior sensibilidade entre 72 e 77 kHz. Os morcegos têm ainda um cérebro altamente especializado para a análise destas frequências. Os sentidos dos seres humanos têm capacidades muito diferentes.

Como se obtém a informação sobre a capacidade dos sentidos dos animais? Em humanos este tipo de curvas podem ser obtidas através de **métodos psicofísicos**. Mas animais não nos respondem directamente, e assim temos de recorrer a animais treinados ou a medições neurofisiológicas. No entanto é necessário ter em mente, que a reacção dos neurónio nem sempre igual ao que o animal sente.

5.1.1. Teoria da detecção dos sinais

(Krebs & Davies 1993; McFarland 1993)

A maioria das interacções entre indivíduos sucedem através de comunicação, ou seja através da transferência de sinais. Sinais são emitidos por um indivíduo A e recebidos por um indivíduo B o qual modifica o seu comportamento em função desses sinais. No entanto, os animais, aliás como nós próprios, estamos sujeitos a uma vastidão de sinais. Não poderíamos responder a todos eles, pelo que têm de ser classificados e categorizados. Temos de saber isolar um sinal importante para nós de outros sinais e de ruídos de fundo sempre existentes.

Problema: erros na categorização do sinal

		RESPOSTA	
		+	-
ESTÍMULO	+	resposta certa	erros
	-	falso alarme	rejeição correcta

Factores que levam a erros são:

1. **relação sinal/ruído**
2. expectativa do sujeito
3. consequências da reacção/não reacção

A **teoria da detecção dos sinais** não assume critério fixo de sim – não, mas simplesmente que um sinal ou estímulo tem de ser distinguível do ruído de fundo, e que a magnitude do processo sensorial tem de ser maior quando inclui o sinal, do que seria sem este. O critério de detecção, que define aquela magnitude sensorial, a partir da qual o animal reconhece o

Acetato
morcêgo-de-
ferradura

Acetatos
teoria dos
sinais

efeito do
critério

sinal como tal, depende por um lado da expectativa que o animal tem (atenção selectiva) e, pelo outro lado, dos custos que a não detecção errónea do sinal comportam. Assim a não detecção de um predador poderá ser fatal. Como tal o critério de detecção será colocado a um nível mais baixo, aceitando o animal erros que, neste caso seriam a fuga espontânea. A teoria dos sinais é desenvolvida para os alunos de forma gráfica no quadro.

5.1.2. Filtração de estímulos = atenção selectiva

Acetato
Larson-avião

Acetatos
modelos de
gaivota

- 1) pinto
- 2) precisão
- 3) movimento
- 4) mvm2
- 5) mvm3

Muitos animais mostram uma atenção selectiva em relação a estímulos e sinais importantes para os próprios, como o som da voz dos pais, a imagem de busca durante a caça, etc.... experiências com modelos baseiam-se nisso. Atenção selectiva pode ser aprendida, e é adquirida cedo na ontogénese e de forma estável em relação ao ambiente. Na Etologia clássica o termo AAM (**angeborener Auslösemechanismus**) foi muito utilizado, sendo em grande parte coincidente com este fenómeno. A aprendizagem desta atenção selectiva é desenvolvida com base no exemplo do guincho e da gaivota argêntea, e nos trabalhos de Tinbergen (Alcock 1975). Os pintos destas espécies solicitam a regurgitação de comida aos pais picando no bico dos pais. Durante a juventude a precisão dos picos aumenta. Pelo outro lado, o neonato pica em direcção a qualquer ponto de alto contraste, enquanto que se torna mais selectivo com a idade, ou seja, a aprendizagem influencia a atenção selectiva.

6. Ritmos internos e migração

6.1. Ritmos e Periodicidades

Estímulos não específicos mas importantes influenciam o de forma organizadora toda a vida de animal, planta ou homem (Eibl-Eibesfeldt 1987). Neste estímulos incluem-se as periodicidades ambientais, nomeadamente as marés, os ritmos circadianos (jornaleiros), o ciclo lunar e os ciclos anuais. No seguimento abordaremos somente alguns aspectos dos ritmos circadianos e anuais.

6.1.1. Ritmos circadianos espontâneos

O ritmo dia noite condiciona quase toda a vida animal, que adapta o seu comportamento a esses ritmos (Aschoff & Honma 1959), mostrando actividade somente durante uma destas fases. A ritmicidade em animais pode ser mensurada de formas distintas, desde sensores automáticos (cápsulas de mercúrio), até à observação directa. No entanto, se animais foram mantidos sob condições de luminosidade constantes, ou em escuridão total, os ritmos mantêm-se, como evidenciam os exemplos apresentados de um rato e de um tentilhão (Aschoff & Honma 1959). A periodicidade nestes casos não é de exactamente 24 horas.

Estes **ritmos endógenos** são uma das características mais estáveis ao ambiente, estando sob influência genética (Hoffmann 1959). Ratazanas mantidas durante 16 gerações sob condições constantes continuam com o ritmo circadiano.

Acetato
condições
constantes

6.1.2. Sinais sincronizadores

Como a fase do **ritmo circadiano** se desvia ligeiramente sob condições constantes, esse ritmo tem de ser sincronizado. A luz é o "**Zeitgeber**" (=sinal sincronizador) mais importante, sendo muito preciso. No entanto existem outros sinais, como a temperatura, que não é tão precisa, mesmo em animais ectotérmicos. Em humanos, os estímulos sociais ou mesmo sinais artificiais podem ainda efectuar esse papel.

Evidência que existe mais de que um oscilador (relógio interno) a controlar os ritmos circadianos é dada no exemplo em que periodicidades luminosas cada vez mais curtas provocam em humanos uma dissociação do ritmo circadiano da temperatura corporal do ritmo de actividade. Um efeito semelhante é causado pelo "Jet-lag" que humanos que viajam sofrem.

Acetato
Zeitgeber-luz

6.1.3. Ritmos circanuais

Fenómenos similares aos ritmos circadianos existem com **ritmos circanuais**. Berthold investigou a felosa-das-figueiras *Sylvia borin*, e manteve as aves sob vários regimes de luz - escuro constantes (Berthold 1974). Em aves, os testículos crescem e são funcionais somente na fase reprodutora e são indicadores destes ritmos. Mesmo após 3 anos em condições constantes as felosas mantinham o ritmo circanual.

A relação luz - escuro serve nestes ritmos como sinal sincronizador. Esta sincronização funciona segundo Bünning: (Bünning 1967) através do reconhecimento de dias mais longos. O sistema é simples, desde que caia luz na **fase scotofila** (inverso de **fase fotofila**) da ave, esta aumenta o peso dos seus testículos (Gwinner & Ganshirt 1982).

Acetato *Sylvia*
tamanho
testicular

Acetato
Hip. Bünning

Acetato
Esturninhos

6.2. Migração

O relógio interno governa também a mudança de penas em aves e a acumulação de gordura para o outono e em preparação da migração anual. Por exemplo na felosa-das-figueiras *Sylvia borin* o peso corporal aumenta em Maio-Junho, mesmo sem estímulos ambientais. Mesmo a migração é espontânea/endógena e governada pelo relógio interno.

A migração serve para fugir à falta de alimento invernal, e escapar à mortalidade (causa última). A medição do **fotoperíodo** e a detecção de dias mais curtos é uma previsão segura do inverno próximo. O andorinhão, por exemplo, abandona a Europa já em finais de Agosto.

Acetato:
Mapa
migrações

A migração das Aves constitui um enorme feito com respeito à navegação e ao esforço de voo. As principais rotas migradoras de aves são apresentadas a nível mundial são apresentadas (Berthold 1993). O facto de aves migradoras somente porem uma postura anual de 4-5 ovos/postura, enquanto que aves residentes põem duas posturas anuais, excedendo às vezes 10 ovos/postura, indica que a migração é uma estratégia bastante segura do ponto de vista evolutivo.

6.2.1. Navegação

Para migrar são necessárias várias capacidades das aves, nomeadamente:

- **Navegação:** capacidade de determinar a própria posição em relação a um ponto fixo
- **Orientação:** a manutenção de uma direcção

O conceito de mapa e bússola (Berthold 1993) é desenvolvido com base em exemplos. São dados os diversos tipos de mapa existentes, como mapas topográficos e mapas de gradientes (cheiro, etc...).

Aves migradoras apresentam actividade nocturna no período em que deveriam migrar. A forma de medir essa actividade e a direcção da mesma em aves de gaiola é mostrada.

Para se orientarem aves e outros animais necessitam do sentido de bússola.

(i) Bússola solar

A **bússola solar** foi descoberta em 1950 por Gustav Kramer. O sol altera a sua direcção em $15^\circ/h$ ($=360/24$). Para manter por exemplo uma direcção constante para sul é preciso alterar o ângulo em relação ao sol constantemente. Essa compensação é efectuada através do **relógio interno** (Graue 1963). Se se reprogramar esse relógio interno através da alteração da fase luz – escuro por, p. ex. +6h, alteramos também a orientação da ave, a qual migra numa direcção de $+6 \times 15^\circ = 90^\circ$, ou seja voaria em direcção oeste.

(ii) Orientação pelas estrelas

Os mesmos princípios da **bússola solar** são válidos em relação à orientação pelas estrelas. Experiências efectuadas sob céus artificiais de planetário mostram que a rotação é importante. As aves procuram orientar-se por estrelas que estão aproximadamente 15° afastadas do centro de rotação. No entanto, a compensação através do relógio interno não funciona na orientação por estrelas, já que as aves podem determinar o norte pela estrela polar (Emlen 1975). Elas aprendem as constelações na juventude antes da 1ª migração, o relógio interno não é usado.

(iii) Bússola magnética

Aves e outros animais têm a capacidade de medir a inclinação das **linhas magnéticas**, não a direcção. No entanto, a inclinação está correlacionada com a latitude, permitindo dessa forma a determinação da posição latitudinal.

(iv) Mapas

Acetatos
Tentilhão
Indigo

As **rotas migratórias** não são normalmente rectas, mas seguem rumos que se alteram ao longo da rota. Mesmo em laboratório, a direcção da inquietude migratória na felosa-das-figueiras inexperiente durante a 1ª migração, corresponde à direcção que a ave tomaria se tivessem superado de facto as distâncias (Gwinner & Wiltshko 1978). Esse facto é indicador das aves possuírem, com base genética, um **mapa** relativamente grosseiro dessa rota.

Acetato
Sylvia borin
direcção mig.

Acetato
deslocação
estorninhos

Esse mapa é aperfeiçoado durante as migrações através de aprendizagem. As diferentes capacidades migratórias de juvenis e adultos no estorninho são indicadoras disso (Perdeck 1958). Essa aprendizagem não funciona da mesma forma nas diferentes espécies migradoras. Assim a cegonha aprende a rota migratória dos elementos mais velhos por imitação (Schüz 1963).

Acetato
cegonha mig.

(v) Outros mecanismos

Pombos, tartarugas, salmões e outros animais utilizam um mapa de gradientes químicos, percebidos através do cheiro.

Acetatos
Lohmann:
2. aparelho
3. Atl.Norte
isoclinas
4. Atl.Norte
5. Ascensão

6.2.2. A migração transoceânica das tartarugas marinhas

O exemplo da migração transoceânica das **tartarugas marinhas** é dado em algum detalhe, falando na bússola magnética e na possibilidade da existência de um **sistema de coordenadas** magnéticas utilizadas por estes animais através do cruzamento das isoclinas (linhas de inclinação magnética e das isodinâmicas (linhas de intensidade magnética) (Lohmann & Lohmann 1994; Lohmann & Lohmann 1996). Embora a capacidade fisiológica das tartarugas em sentirem esse sistema de coordenadas esteja provado, não é claro se o utilizam de facto no alto mar (Luschi et al. 1998).

6.2.3. Regulação próxima da migração

A tendência para migrar é em parte genética e rapidamente herdada. A toutinegra migra para a Inglaterra e passa o inverno lá. Trata-se de uma adaptação rápida a variações climáticas e recursos alimentares na Europa (Berthold 1993).

Acetato
Sel.art.

Acetatos
1. peso papa-
moscas
2. decisões

O papa-moscas-cinzento *Muscicapa striata* é migrador no continente europeu. Ele ajusta a inquietude migradora à variação no alimento e conseqüentemente do seu peso corporal. As decisões que esta ave tem de tomar durante a sua migração trans-sahariana são apresentadas detalhadamente em diagrama de fluxo segundo Biebach.

7. Motivação e Comunicação

7.1. Motivação

7.1.1. modelos clássicos

(i) mecanismo de feedback

Animais não reagem somente a estímulos externos, agem também de forma espontânea e em virtude das suas necessidades. Fala-se em **motivação** do animal. Trata-se de uma variável hipotética que acciona um comportamento sem influências externas e aumenta selectivamente a atenção e apetência para estímulos específicos.

Animais regulam a **homeostase** fisiológica através do comportamento. Para isso é necessário avaliar o estado interno correctamente, assim como avaliar as alterações futuras do estado em virtude do próprio comportamento. Tradicionalmente a manutenção de homeostase é explicada através de mecanismos de **realimentação** ("**feedback**"). Este sistema é explicado com base no exemplo da sede. A desidratação acciona apetência (=comportamento de procura) a água. Quando os estímulos correctos são encontrados (o animal vê algo para beber) activam o "comportamento final", que neste caso é beber. A motivação de beber é reduzida através da humidificação das mucosas bocais, do enchimento do estômago com água e da reabsorção de água para o sangue e líquido intercelular. Resumindo: *défice* ⇒ acciona apetência ⇒ procura de estímulo adequado ⇒ acção final ⇒ redução do *défice*.

(ii) feed forward

No entanto, o comportamento é muitas vezes anticipatório ("**feed forward**"). Tem-se fome à hora de almoço, porque pouco antes o fígado deixa de metabolizar glicogénio, sabendo que através do alimento o corpo será aprovisionado de açúcar. A variável hipotética "motivação" acciona aqui o comportamento sem influências externas, e aumenta selectivamente a atenção e apetência os estímulos específicos.

(iii) Regulação da homeostase fisiológica

São o conjunto dos processos de realimentação e de comportamento anticipatório ("**feedback**" e "**feed forward**") que regulam a homeostase corporal. Estes processos são modulados pela selecção natural, sendo adaptativo e reagido de forma flexível a alterações internas e externas.

Assim pombos privados de beber água durante 2 dias bebem em função de alterações directas da temperatura antes de ficarem desidratados (McFarland 1993). Se tiverem sido mantidos a temperaturas de 0-20°C e testados a 20°C, todos bebem a mesma quantidade, independentemente do facto do grau de desidratação do corpo. Se os pombos forem mantidos todos a 20°C e testados a temperaturas diferentes, aqueles a temperaturas mais elevadas bebem mais. Trata-se claramente de um comportamento anticipatório. Pelo outro lado os pombos aprendem a beber rapidamente mais água se se lhes der água ligeiramente salgada. Neste caso trata-se de um mecanismo de realimentação.

Conclui-se que os sistemas controladores do comportamento reagem de forma flexível, e adaptada (adaptativa) a alterações ambientais (internas e externas).

7.1.2. variáveis de estado

Em etologia clássica utilizava-se muito o termo **impulsos** ("drives") para descrever uma variável interna de energia que motiva um animal a efectuar um comportamento (Lorenz 1950). Essa energia acumular-se –ia continuamente e levaria à apetência para estímulos

Acetato
regul.beber

Acetato
beber em
pombos

específicos. Com a execução final do comportamento, essa energia acumulada descarregar-se-ia, dando início a um novo ciclo.

No entanto, nunca foi encontrado nenhum correlato fisiológico dessa variável. Por exemplo o comportamento anticipatório não seria explicável com o modelo dos impulsos. O termo impulso caiu em desuso, preferindo falar-se hoje em **variáveis de estado** (ou condição).

Acetato
fome

Considerando a fome, seria difícil considerar a mesma como um impulso, implicando que se trata de uma única variável. De facto pode-se ter fome de sal, açúcar ou outro. A fome pode então ser considerada o resultado de um conjunto de variáveis monitorizadas pelo corpo, como lípidos, carboidratos ou proteínas (McFarland 1993). O animal sente fome quando o seu estado fisiológico coincide com um ponto dentro do espaço vectorial descrito por estas variáveis de estado.

A descrição da condição do animal num **espaço motivacional** composto por variáveis individuais descreve a situação real melhor e presta-se também melhor à investigação. Pode-se mesmo combinar variáveis internas e externas. Por exemplo um eixo pode ser representado pela fome, o outro pela intensidade de um estímulo alimentar. Efectuando experiências obtém-se uma isoclina motivacional que descreve a relação entre as duas variáveis num dado animal.

A tendência comportamental nem sempre determina o comportamento directamente. Por exemplo tritões machos podem ficar quase asfixiados, quando a fêmea não aceita o espermátóforo, no entanto não interrompem o ritual de acasalamento. Parece que funcionalmente o acasalamento é mais importante que respirar.

Acetato
guppies

A principal dificuldade inerente à investigação da motivação em animais é o facto da medição das variáveis internas ser tão difícil. É igualmente difícil medir o grau de um estímulo. O exemplo do acasalamento de guppies (Baerends et al. 1955; McFarland 1993) é utilizado para mostrar como se pode medir o grau de motivação do macho em função do tamanho da fêmea.

7.1.3. Consequências do comportamento

Hoje em dia, investigar a relação causal entre motivação e comportamento não é muito usual, em 1º lugar porque motivação não é claro o que motivação é de facto, e, em 2º lugar, porque a sua medição é difícil. Provavelmente o conceito é demasiadamente reducionista. A maioria dos investigadores actuais formulam e investigam questões do tipo funcional:

- Como é que um animal pode avaliar as consequências do seu comportamento?
- Poderá avaliar os custos e benefícios entre alternativas comportamentais?

Utilizando a alimentação como exemplo, sabe-se que a busca de alimento tem custos energéticos e benefícios em termos de alimento (energia). A alimentação pode provocar um aumento do apetite (uma curta fase de feedback positivo na boca). Pode também saciar, ser regurgitado, e mesmo diminuir o apetite. Alimento dentro do estômago sacia, influencia o balanço de água, pode aquecer o corpo (SDA =acção específica dinâmica). Todos os comportamentos podem ter efeitos múltiplos e variados.

Beber, não só sacia, a sede mas reduz também, por um curto tempo, a temperatura corporal. Com base no espaço motivacional entre temperatura corporal e sede pode-se esperar que o cruzamento da trajectória das consequências de beber com a isoclina comportamental, induza uma alteração do comportamento (McFarland 1993).

Acetato
Larson
beber+termor
regulação

7.1.4. Interação entre motivações diferentes

No texto anterior limitamo-nos a observar uma única tendência comportamental. O que é que sucede se duas forem activadas simultaneamente. Se um ave for mantida numa gaiola com água e comida separados por alguma distância, pode-se observar a alternância entre os dois comportamentos. A ave sacia a sede até esta ser menor do que a fome, alterna para a comida, e sacia a fome até esta ser inferior à sede, repetindo este ciclo (McFarland 1993). Se a distância que separa comida é água for aumentada, as transições entre os dois

Acetatos
sede vs. fome
experiência

comportamentos tornam-se mais raras. Portanto os custos associados à mudança de lugar são reduzidos pelo animal em função do aumento da distância a percorrer.

7.1.5. "übersprungshandlungen" = *comportamento fora de contexto ou deslocado*

Às vezes um comportamento é interrompido na sua execução por:

- influências externas
- o não suceder do efeito esperado
- activação de outro comportamento não compatível

Em experiências (Rowell 1961) colocou-se um tentilhão numa situação de conflito entre fome e medo. Como reacção o tentilhão posicionava-se de tal forma a que as duas tendências, fome e medo, se encontrassem, em equilíbrio. No entanto, nesses pontos de equilíbrio os tentilhões apresentavam comportamentos não relacionados com o contexto, como limpeza das penas e do bico. Esses comportamentos são denominados de "deslocados". Para que ocorram são necessárias 3 condições:

- Equilíbrio entre duas tendências comportamentais
- Existência de um tempo mínimo para poder executar outro comportamento
- Existência de um estímulo externo adequado para evocar o comportamento alternativo.

Se os tentilhões forem borrifados com água e fuligem mostram esse comportamento deslocado com maior intensidade.

No entanto, o comportamento deslocado não é só evocado em situações de conflito, mas também em situações de frustração, por exemplo se o tentilhão encontrara um bebedouro vazio ou obstruído, efectuando então a limpeza da plumagem.

A **teoria da desinibição** (= **Enthemmungsteorie**) reza que, se o comportamento momentâneo A não pode ser executado, a inibição de outros comportamentos é retirada. Como a limpeza é um comportamento para o qual os estímulos estão sempre presentes e que não tem prioridade elevada, é um dos 1^{os} a se mostrarem. No caso de um desimpedimento, o comportamento A é mostrado de novo.

7.2. Comunicação

(Trivers 1985; Krebs & Davies 1993)

7.2.1. evolução de sinais - Ritualização

Se a teoria da desinibição for verdade, então o comportamento deslocado diz-nos algo sobre a situação interna do indivíduo. Em situações de conflitos motivacionais, esse conflito é normalmente visível na mímica do animal. É imaginável que estes movimentos ou respostas acidentais evoluam, ao longo da história, para sinais, utilizados na comunicação. A selecção natural favorecerá aqueles indivíduos reactores, que consigam antecipar o comportamento dos actores, através da interpretação de pequenos indícios comportamentais. Assim, se interpretarmos o facto de um cão mostrar-nos os dentes como indício da iminência de sermos mordidos, temos tempo de escapar e as nossas probabilidades de sobrevivência aumentarão. Pelo outro lado o cão terá toda a vantagem em mostrar sempre os dentes, já que a sua frequência de lutas diminuirá e conseqüentemente a sua sobrevivência aumentará. O sinal "mostrar os dentes" permanecerá como forma de **comunicação ritualizada**.

Um segundo exemplo pode ser retirado da dança de acasalamento de patos. É provável que alguns patos tenham limpado as suas penas durante essa dança, através da execução de **comportamento deslocado**. Muitos dos rituais de acasalamento em patos incluem hoje seqüências comportamentais remanescentes de movimentos de limpeza e acompanhados ou acentuados incluso por estruturas anatómicas específicas (Eibl-Eibesfeldt 1987).

Vários processos, como os descritos, podem levar a essa ritualização, ou seja a evolução de comportamentos estereotípicos acentuados em conjunto com caracteres morfológicos a ele ligados, como por exemplo (Krebs & Davies 1993):

Acetato
fuga vs aprox.

Acetatos
acasalamento
limp.deslocad.

Acetato
ritualização

1. **movimento de intenção** (aves antes de levantar voo, pombos sem isso: todo o bando levanta ⇒ perigo)
2. **comportamento ambivalente**: entre fuga e atracção
3. **reação protectora** (agressão, riso, etc.) ⇒ fechar os olhos para os proteger em caso de ataque
4. **reação autónoma**: (urinar, etc..)
5. **comportamento deslocado**
6. **reorientação comportamental**

Acetato
pickar no
chão

Através do "método comparativo" a possível sequência evolucionária de uma ritualização pode ser evidenciada, neste caso o picar no chão em fasianídeos, utilizado pelos mesmos para atracção de fêmeas (Krebs & Davies 1993).

Acetato
cão

Mesmo Darwin chegou a ponderar sobre a evolução de sinais. É da sua origem a ideia da antítese, em que um sinal evolui como postura ou movimento oposto a um sinal já existente de Darwin: (McFarland 1993). Um cão que ameaça aumenta o seu corpo através de uma postura erecta, um cão submisso reduz essa postura.

7.2.2. Perguntas funcionais

Qual a importância de mostrar a outro indivíduo a motivação própria? No caso do cão que mostra os dentes em vez de lutar de imediato a vantagem é óbvia. O risco de ferimentos é menor e a possibilidade de sobrevivência aumenta, e com ela a fitness. No entanto, um cachorrinho que mostre os dentes provavelmente não surtirá o efeito desejado, já que o sinal não estaria de acordo com a ameaça que simboliza. Tratar-se-ia de um sinal enganador.

Acetato
pardal de
Harris

Nos pardais-de-Harris a desvantagem de um sinal enganador é menos óbvia (Krebs & Davies 1993). Os machos desta espécie sinalizam dominância territorial (e sexual) através da coloração da plumagem (Mancha negra assinala dominância). Porque é que machos subdominantes não imitam este sinal, a adquirem maior acesso a fêmeas. A razão é que machos dominantes estão sujeitos a maior pressão por parte de outros machos e têm constantemente de se afirmar. A dominância tem custos, como gastos energéticos superiores. No entanto, subdominantes pintados artificialmente com a coloração dominante não atingem dominância. Só após terem sido também injectados com testosterona, e assim assumirem um comportamento dominante, é que eles conseguiram mais fêmeas. Portanto, um sinal por si só não é suficiente. Ele tem de ser complementado por um comportamento correspondente. Pelo outro lado os animais artificialmente dominantes, perdem muita energia na luta, e não sendo de facto superiores, incorrem numa mortalidade elevada e/ou numa reprodução futura reduzida.

7.2.3. Sinais enganadores e mimetismo

Portanto custos obrigam a honestidade, muito como muitas obrigam a uma condução melhor. No entanto existe muita "desonestidade" no reino animal.

Acetatos
olhos em
borboletas
Larson

As pintas em forma de olho nas asas de borboletas são um exemplo entre muitos. A borboleta poderá com eles assustar uma ave predadora e escapar. Outros sinais como este de comunicação interespecífica existem. A mosca *Eristalis*, muito comum na Madeira, imita abelhas. Até agora nenhum estudante, mesmo quando se lho diz, se atreveu a tocar no bicho sem o professor o fazer antes. Neste caso trata-se de um exemplo de Mimetismo: existem dois tipos, o **mimetismo Batesiano** em que um animal inofensivo, como a mosca, imita um animal venenoso ou perigoso, e o **mimetismo Mulleriano**, na qual várias espécies nocivas têm a mesma aparência. Na Madeira a borboleta *Danaus plexibus* é um exemplo.

7.2.4. Canais de comunicação

Acetato
canais

Acetatos
chapim real
Larson

A **comunicação** não é só acústica ou visual, existem também canais olfatórios, tácteis. Basicamente todos os sentidos podem ser utilizados para sinalizar algo a um receptor. Mas qual é que é o canal a escolher? Cada canal tem de facto vantagens e desvantagens resumidas no acetato.

Espectrogramas do chapim-real mostram, por exemplo, que animais de áreas abertas utilizam vocalizações de frequência superior, repetem mais rapidamente o canto, e têm um espectro maior de frequências (Krebs & Davies 1993). Sons com estas características são menos atenuados pelo vento, o principal obstáculo à comunicação nas pradarias. Pelo outro lado, a frequência dominante utilizada por pardais de floresta, 2 kHz, tem também aquela frequência menos atenuada num habitat cheio de obstáculos físicos. A frequência da comunicação é portanto modulada de forma a otimizar o seu efeito, o de chegar ao receptor.

2ª PARTE: ECOLOGIA COMPORTAMENTAL

8. Otimidade: o princípio economicista

8.1. Territorialidade

Comunicação deve ter uma função. Qual então a função do canto das aves?

Acetato
altifalantes e
Chapim real

8.1.1. Distribuição no espaço?

Chapins reais machos defendem uma área de bosque à volta do seu ninho contra outros machos (Krebs et al. 1978). Se um desses machos for removido, o seu território é ocupado de imediato. John Krebs substituiu os machos que removeu por altifalantes que tocavam gravações do canto. Territórios com altifalantes que emitiam um canto elaborado eram ocupados mais lentamente do que territórios com único tipo de canção e estes mais lentamente do que territórios sem canto. O canto elaborado é portanto um afugentador eficaz. Através do canto os machos mantêm a distância entre si. Para que servirá uma distribuição equitativa das aves?

8.1.2. Protecção de Predadores?

Um dos recursos limitantes do chapim-real é a falta de locais de nidificação. Com a distribuição de caixas de nidificação é possível aumentar a densidade dos machos artificialmente. Krebs testou isso e observou que caixas muito próximas entre si eram evitadas. Porquê? A densidade de nidificação está relacionada com o risco de predação. No chapim real o risco aumenta com a proximidade dos ninhos, os quais são mais detectáveis para as aves de rapina. No entanto, noutras espécies, como no airo, a relação densidade versus risco é ao contrário. Nesse caso a defesa conjunta aumenta a probabilidade de sobrevivência dos ninhos mais próximos.

Acetato
distâncias
inter-terr.

risco de
predação

O exemplo do chapim real mostra que o canto tem uma função e que essa função está ligada à sobrevivência, embora de uma forma indirecta. Essa forma de raciocínio é usual na ecologia comportamental. Assume-se que um comportamento evoluiu e que de alguma forma, aqueles que o demonstram têm uma probabilidade de sobrevivência maior que aqueles que o não fazem, ou seja, assume-se que o comportamento é adaptativo. Depois é necessário demonstrar cada passo desse raciocínio.

8.1.3. Ideal Free Distribution (IFD)

Uma forma de determinar a função de um comportamento é quantificar os benefícios de cada alternativa comportamental, numa analogia à estimativa de custos e benefícios nas ciências económicas. Modelos matemáticos servem para gerar resultados esperados, para o caso de animais seguirem certas regras. No caso de se observar que animais conformam às expectativas geradas pelo modelo, a probabilidade é elevada, que as suposições incluídas nesse modelo sejam verdadeiras. Um desses modelos matemáticos é a **distribuição ideal livre** ou "**ideal free distribution**", aqui aplicado ao comportamento territorial dos chapins. Em geral este modelo aplica-se a situações de competição por recursos.

Acetato
ideal free
distribution

Os chapins-reais competem entre si pelos territórios. Suponhamos que a população de chapins é grande e que portanto não existe limite ao número de competidores. Quanto maior a densidade de machos, menos cada macho obterá do seu território. A densidade poderia aumentar de tal forma, que talvez compense ir para uma área menos boa, mas com menos competidores e assim obter tanto, ou mais, do que machos num território bom com muitos competidores. Esta relação pode ser demonstrada de forma gráfica (Fretwell 1972). A partir do ponto "a" o benefício no habitat inferior é igual ao do superior. Novos competidores irão ocupar ambos os habitats. De facto existem áreas de qualidade diferente para o chapim real na Inglaterra. Os habitats preferidos são os carvalhais. Arbustos e sebes são considerados habitats menos bons. As aves que não conseguem ocupar um território nestes dois tipos de habitat, envergam por uma estratégia de "floaters", vagueando entre ambos os habitats, sem no entanto ocupar territórios.

Resumindo, as aves distribuem-se pelo habitat, de forma a que cada indivíduo obtenha uma parte equitativa dos recursos. Indicativo disso, é o facto de áreas com mais recursos terem maior densidade. A este tipo de distribuição chama-se "ideal free distribution". É **ideal**

porque os animais têm informação completa sobre todos os recursos. É **livre** porque os animais são livres de ir para onde querem.

Acetato
afídeos

Um outro exemplo de uma distribuição ideal livre são afídeos (Krebs & Davies 1993). Fêmeas da espécie *Pemphigus betae* produzem galhas em folhas, alimentando-se da seiva. A quantidade de seiva ingerida determina o número de descendentes gerados pelo afídeo partenogeneticamente. Se a mesma folha é colonizada por outro afídeo, a seiva disponível para cada um é menor. Pelo outro lado existem folhas maiores e menores, ou seja com mais ou menos seiva. Os afídeos distribuem-se nas folhas de forma a que em média o sucesso reprodutor dos afídeos seja igual, independentemente de estarem 1, 2 ou 3 afídeos em cada folha, obtendo assim uma distribuição ideal livre.

Acetatos
1. Milinski
2. daph/peixe

O último exemplo de uma distribuição livre é dada pelos trabalhos já clássicos de Manfred Milinski (Milinski 1979). Se num aquário contendo um cardume de 6 esgana-gatos (*Gasterosteus aculeatus*) for introduzida comida (daphnias) em dois pontos adjacentes a taxas diversas o cardume de peixes subdivide-se de acordo com o quociente dessas taxas. De facto a teoria da distribuição ideal livre aplica-se na perfeição a este exemplo. No entanto esta aparência ilude. A quantificação não das médias, mas sim da quantidade exacta que cada peixe obtém, resulta em que peixes bons em competir obtêm mais daphnias. Temos assim uma distribuição despótica frente à pipeta, peixes de baixo nível hierárquico alternam mais (Milinski 1984). Neste caso temos em realidade uma mistura de **IFD** e "**Resource Defence**" ou seja um sistema competitivo em que animais afastam outros de recursos importantes.

8.1.4. Dicotomia custo-benefício

Acetato
econ. territor.

Territórios têm algo que ver com a monopolização de recursos. Por recursos existe normalmente competição. No entanto somente poderemos manter recursos os quais possamos defender contra competidores. Brown (Brown 1964) introduziu a ideia da defensibilidade económica. Para defender um recurso existem **custos** (gastos de energia e tempo, risco de ferimentos, etc.) e **benefícios** (alimento, fêmeas, etc.). O comportamento territorial será seleccionado sempre que os benefícios sejam maiores do que os custos. A dificuldade na comparação reside no facto de custos e benefícios terem de ser medidos na mesma moeda, preferencialmente em **fitness**. No entanto, em alternativa, utiliza-se muito o gasto energético. O modelo gráfico de Schoener (Schoener 1983) mostra como os custos aumentam com o tamanho do território a defender, enquanto que os benefícios não aumentam da mesma forma como os custos. Pode-se assim calcular um tamanho de território óptimo, o qual maximiza a **relação custo/benefício**. No entanto, alterações da forma da curva podem, facilmente, alterar os resultados obtidos do modelo.

Acetatos
sunbird:
1600 flores
custo/benef.

Aves do sol defendem territórios contendo flores que lhes proporcionam néctar. A defesa é mais assídua quanto mais flores existirem. Embora o tamanho do território varie de 6.5-2300m² o número de flores defendido situa-se numa média de 1600 flores (Gill & Wolf 1975). O tempo de alimentação reduz-se com o aumento da reserva de néctar nas flores. Ao defender as flores contra outros nectívoros a ave aumenta o volume que lhe está disponível em cada flor. O tempo poupado pode ser utilizado em descanso ou na patrulha do território. Os **gastos energéticos** das várias actividades das aves foram medidos em laboratório:

Alimentação: 1000cal/h
Descanso: 400cal/h
Defesa territorial: 3000 cal/h

Um aumento do néctar de 2 para 3 µl faz a ave poupar 1.3h de alimentação (Gill & Wolf 1975), gastos agora a descansar, o que se traduz em 1000cal*1.3h-400cal*1.3h=780 cal poupadas. Este aumento deve-se à defesa territorial, tendo a ave gasto 0.28 h/dia nessa actividade e gastando consequentemente 728cal. Assim o lucro líquido é de somente 780-728=52cal, mostrando que o território é apenas **economicamente defensível**.

Existe um patamar superior em que não compensa defender o território devido a (1) um número elevado de intrusos e consequentemente custos de defesa proibitivamente altos; (2) o dono não ser capaz de beber todo o néctar disponível, não poupando de facto tempo.

Acetato
Pyke

No raciocínio efectuado, supusemos implicitamente que a ave irá maximizar o lucro energético líquido por dia (lucros – gastos). No entanto as aves poderiam maximizar outros parâmetros, como o tempo de descanso/dia e assim evitar predadores ou maximizar a energia despendida/dia. O **balanço energético** óptimo foi calculado para as 3 hipóteses por (Pyke 1979) e o resultado condiz neste caso com a hipótese da maximização do lucro líquido energético.

Acetato
beija-flor

Na sua **migração** para a América Central, beija-flores-de-Rufus (*Selasphorus rufus*) interrompem a viagem para se alimentarem. Nessas fases defendem territórios durante alguns dias. O tamanho do território é ajustado de forma a maximizar a taxa de aumento de peso. No entanto, é espantoso que gastem somente 20% do tempo à procura de alimentação, e 75% a descansar (Carpenter et al. 1983). Se estas aves maximizam o lucro energético, porque é que não comem mais? Em cálculos deste tipo é necessário sempre ter em consideração os **limites fisiológicos**. Ao se alimentarem os beija-flores enchem o bucho. Embora a taxa de absorção de glucose pelo estômago seja muito rápida, a condicionante aqui é a velocidade de esvaziamento do bucho para os intestinos. Demora 4 minutos para esvaziar ½ de 100ml de alimento do bucho. Entre refeições o tempo de descanso médio é também de exactamente 4 minutos, tempo em que as aves aparentam estar a descansar, mas em que de facto estão a digerir o néctar.

A ideia da **defensibilidade económica** para explicar o **comportamento territorial**, e especificamente, os tamanhos territoriais observados mostrou que territórios têm uma função (alimento). Vários tamanhos podem ser otimizados. A ideia de comparar custos e benefícios levam assim a uma melhor compreensão da territorialidade.

8.2. "Optimal Foraging"

Imaginemos um estorninho durante a temporada de reprodução à procura de alimento num prado. Esta ave depara-se com o problema de saber quando voltar ao ninho para alimentar a sua prole e com quanto alimento? Aves estão adaptadas para alimentarem os seus descendentes de forma eficiente, melhorando a sua fitness. Por isso Kacelnik (1984) supôs que os estorninhos maximizariam a taxa de entrega de alimento ao ninho (E/t). Construiu alimentadores artificiais que colocou a distâncias variáveis do ninho e quantificou o número de larvas de insecto que cada estorninho recolhia, antes de voltar ao ninho. Quanto maior a distância do alimentador, tanto maior o número de insectos recolhidos antes de voltar (Kacelnik 1984). Pode-se representar o problema de forma teórica com o tempo no eixo horizontal e o n.º cumulativo de presas encontradas no eixo vertical. O número de presas encontradas diminui com o tempo de busca ("**diminishing returns**"). A tangente AB representa a taxa teórica máxima de entrega de presas aos pintos no ninho. O início dessa tangente depende da distância do ninho do local de alimentação. Quanto mais longe, maior a carga que o estorninho deverá recolher antes do seu regresso. O ponto de contacto da tangente com a curva de carga é o **valor marginal**, daí o nome deste teorema "**marginal value theorem**". Quando comparado, o comportamento real de estorninhos segue as previsões do modelo teórico. Estorninhos maximizam o número de presas a levar ao ninho.

Acetato
carga em
estorninhos

8.2.1. Moeda otimizada

O mesmo tipo de raciocínio aplica-se a abelhas que recolhem néctar em flores distantes da colmeia. No entanto, como um bucho pesado aumenta os custos de voo da abelha, poderemos fazer duas previsões distintas. As abelhas poderiam maximizar :

- 1) o **benefício energético líquido** por unidade de tempo (como em estorninhos) ou
- 2) a **eficiência energética** (energia ganha/energia gasta) independentemente do tempo.

De facto as abelhas comportam-se segundo a 2ª hipótese, regressando sem o bucho completamente cheio afim de reduzir os custos de voo.

Qualquer que seja a estratégia comportamental adoptada e a "moeda" maximizada por um dado indivíduo, o factor mais importante a maximizar é o sucesso reprodutor vitalício, melhor, a fitness.

8.2.2. O teorema do valor marginal

O modelo denominado de **teorema do valor marginal** aplicado à carga dos estorninhos ou das abelhas e a forma gráfica de o resolver aplicam-se também a outras situações de **benefícios diminuídos**. Um exemplo são as moscas *Scatophaga stercoraria* estudadas por Geoff Parker (Parker 1978). As fêmeas destas moscas depositam os seus ovos em bostas de vaca. Os machos competem pelas fêmeas quando da sua chegada ao lugar de oviposição e acasalam com elas. A mesma fêmea pode acasalar mais de uma vez. Nesse caso o 2º macho fertiliza até 80% dos ovos (testado através da irradiação de machos), dependendo da duração da copulação. Quanto mais tempo acasalar, maior a percentagem de ovos fertilizados. Afim de evitar isso, o 1º macho guarda a fêmea "mate guarding" por algum tempo, sentando-se em cima dela até à oviposição.

A questão é saber quanto tempo é que o 2º macho deverá acasalar. A percentagem de ovos que ele fertiliza durante a copula reduz-se com o tempo (=benefícios diminuídos). Este gráfico de tempo de copulação versus proporção de ovos fertilizados é o análogo à carga dos estorninhos. Se o macho copular durante muito tempo, perde oportunidades de encontrar mais fêmeas. O análogo à distância do ninho nos estorninhos é aqui o tempo de busca de uma nova fêmea e o tempo de a guardar. A previsão deste modelo gráfico coincide aproximadamente com o tempo real que os machos copulam.

8.3. **Conflitos não racionais: Teoria dos Jogos e Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE="ESS")**

Estratégias comportamentais podem ser comparadas em termos da **fitness** que conferem aos indivíduos que as utilizam, sempre que essas estratégias tenham uma base genética. A fitness é assim a moeda comparativa com a qual podemos, utilizando **raciocínios economicistas**, explicar alguns fenómenos difíceis de compreender de outra forma.

Nik Davies e Tim Halliday (Davies & Halliday 1978) estudaram sapos, *Bufo bufo*, em lagos ingleses. Os sapos fêmeas depositam as suas posturas nesses lagos, estando os machos à espera para os fertilizarem. Daí a razão dos sexos estar altamente desviada a favor dos machos sendo a ser de 3m:1f. Os machos competem por acesso às fêmeas e muitas chegam a ter até 6 machos a querer acasalar com elas, tentando agarrá-la em "amplexos". Em 21 casos registados 4 fêmeas morreram afogadas. Qual a vantagem evolutiva deste comportamento para o macho, se a fêmea é o recurso que garante o sucesso reprodutor?

Uma forma de analisar estas situações é a de adoptar o ponto de vista de cada um dos intervenientes. Do ponto de vista da fêmea perder a vida é claramente detrimental para a sua fitness e consequentemente deveria desenvolver mecanismos para evitar este assédio. Do ponto de vista do macho a análise já não é tão simples. Analisemos se um macho que encontra uma fêmea que já tem um macho em amplexos deveria tentar afastar esse macho saltando para cima do par?

Acetato sapo-acasalamento

⇒ quadro



Se o macho resolve não se intrometer não obterá nenhum lucro em fitness. No entanto, no caso de o tentar tem uma possibilidade, mesmo que remota, de conseguir afastar o outro macho e fecundar uma postura. Essa probabilidade calcula-se determinando por observação a probabilidade de cada um dos comportamentos no lago. Saltando a fitness média desse comportamento é a adição da probabilidade de conseguir fecundar a fêmea e das probabilidades de perder a luta com o outro macho e da fêmea se afogar. Na "moeda" do n.º de ovos fecundados resulta:

$$\text{salto: } \alpha \cdot 1 + \beta \cdot 0 + \gamma \cdot 0$$

$$\text{sem salto: } 0$$

É claro que enquanto esse macho tenta desviar o outro macho da fêmea não pode procurar outras fêmeas. Assim é necessário comparar a probabilidade de fecundar a fêmea presente com a probabilidade de poder fecundar outra durante o tempo da interacção. No caso desta probabilidade ser menor a α , o macho deveria sempre saltar e tentar a sua sorte. É claro que a decisão do macho depende da razão dos sexos no lago, ou seja depende da probabilidade de encontrar fêmeas alternativas.

Utilizando este tipo de raciocínio "economicista" é possível explicar um comportamento, como o afogamento da fêmea, que de forma qualitativa não nos é compreensível. Este tipo de raciocínio é o da **teoria dos jogos**, uma teoria matemática para a **análise estratégica de conflitos**.

É claro que os sapos não utilizam calculadora e que tomam as suas decisões de forma não racional. A suposição de racionalidade inerente aos nossos cálculos matemáticos funciona porque a acção da Selecção Natural seleccionou os sapos a comportarem-se correctamente em cada situação, ou seja a demonstrarem uma **pseudo-racionalidade** em relação à moeda sucesso reprodutor.

Esta teoria possibilita-nos calcular **do ponto de vista do indivíduo** a solução melhor para **situações de competição e conflitos**. O exemplo mais clássico, embora artificial, é o **jogo pombo-falcão** (Maynard Smith & Price 1973).

⇒quadro

Neste jogo confrontam-se dois indivíduos que utilizam estratégias comportamentais distintas, "falcão" e "pombo", entendendo-se por estratégias padrões de comportamento hereditário completo (o animal não precisa efectuar cálculos). Estas estratégias são definições de formas de agir para cada situação. O falcão luta sempre utilizando as armas ao seu dispor, ao contrário do pombo que só ameaça e nunca luta. O jogo representa o confronto de 2 indivíduos que utilizam estas estratégias e lutam por algum recurso. Trata-se de um modelo matemático do conflito. Se w representa o valor do recurso pelo qual se luta, e c os custos de ser ferido poderíamos anotar os resultados de cada confronto. Repetindo esses confrontos inúmeras vezes, seriam de esperar os seguintes resultados, resumidos em forma de **matriz de lucros e débitos**:

	falcão	Pombo
Falcão	$\frac{1}{2}(w-c)$	w
Pombo	0	$\frac{1}{2}w$

$$c > w$$

Num confronto de um falcão com outro, este ganharia em metade dos casos, ficando com w , na outra metade dos casos perderia incorrendo no custo c . Em média ganharia $\frac{1}{2}w - \frac{1}{2}c$ conforme a matriz indica. Num confronto de falcão com pombo seria o falcão a ficar com o recurso w . Um pombo não lutaria contra um falcão e teria portanto nem benefício nem custo e no caso de enfrentar outro pombo teria um probabilidade de $\frac{1}{2}$ para ficar com o recurso. Se $w=200$ e $c=2000$ a matriz resultante seria a seguinte:

	falcão	pombo
Falcão	-900	200
Pombo	0	100

$$w = 200$$

Representando esta matriz benefícios e lucros de **fitness**, e sendo a proporção de falcões na população f e a de pombos $(1-f)$, podemos calcular a fitness média de um pombo como

$$P_{\text{pombo}} = f \cdot 0 + (1-f) \cdot 100$$

e de um falcão como

$$P_{\text{falcão}} = f \cdot (-900) + (1-f) \cdot 200$$

O que aconteceria a um falcão numa população de pombos ($f \approx 0$ e $(1-f) \approx 1$)? Esse falcão confrontar-se-ia somente com pombos e arrecadaria em cada encontro um equivalente a 200 de fitness. Os pombos no entanto ganhariam em média 100 por cada encontro. Consequentemente a proporção de falcões iria aumentar em relação aos pombos. No caso de

um pombo numa população de falcões esse pombo lucraria $P_p=0$. Cada falcão no entanto perderia a fitness de $P_f=-900$. Consequentemente seriam os pombos a aumentar neste caso. No exemplo é a estratégia mais rara que tem vantagens. A fitness esperada de cada indivíduo depende da estratégia da maioria dos outros membros da população, o que se denomina de **selecção dependente da frequência (frequency dependent selection)**.

Mas qual seria o ponto de equilíbrio? Seria aquela proporção de pombos e falcões em que cada estratégia teria a mesma fitness média ($P_{\text{falcão}} = P_{\text{pombo}}$). Resolvendo esta igualdade utilizando os valores da matriz obtém-se $f=0.1$. Portanto, numa situação de 10% de falcões e 90% de pombos nenhuma estratégia aumentaria em proporção relativamente à outra. Esta situação denomina-se de **evolutivamente estável** (em inglês **evolutionary stable strategies** ou **ESS**), já que nenhuma destas estratégias pode invadir a população.

Tratando-se de estratégias comportamentais, a denominação de "falcão" e "pombo" pressupõe que cada indivíduo utilize uma **estratégia pura**. No entanto, um mesmo indivíduo poderia numas situações utilizar uma estratégia e noutras outra, ou seja poderia utilizar uma **estratégia mista**. Nesse caso e na situação de ESS cada indivíduo utilizaria as estratégias na proporção estável.

Embora o modelo seja artificial, o seu raciocínio e conclusões podem ser utilizados para explicar algumas situações reais. Em bois almiscarados morrem 15-20% dos machos em cada época de acasalamento devido a lutas rivais. Porque é que não lutam de forma ritual? A razão é que uma estratégia "falcão" entre "pombos" teria vantagens. Portanto a luta de vez em quando tem de ser real.

O modelo torna-se mais interessante incluindo competidores desiguais ou com **assimetrias**. Assim um jogo em que os competidores podem ser donos (1) ou invasores (2) de um recurso e em que exista, para além da estratégia falcão e pombo uma terceira estratégia "burguês", o qual luta se for dono de um recurso e retrocede no caso de o não ser, resulta em que as estratégias falcão-pombo já não são estáveis mas tão somente a do burguês. Esta última é portanto uma estratégia que, quando adoptada pela maioria dos membros de uma população, não pode ser invadida por qualquer outra estratégia do jogo, denominada de **estratégia evolutivamente estável** ou **ESS**.

	1	2
falcão	lutar	lutar
burguês	lutar	retroceder
(paradoxo)	retroceder	lutar
pombo	retroceder	retroceder

9. Vida em Grupo

Utilizando as ferramentas e formas de raciocínio do capítulo anterior poderemos agora analisar o comportamento de animais, neste caso concreto a **vida em grupo** e o **comportamento social**.

Os agrupamentos dos animais podem ser classificados de acordo com a motivação dos indivíduos que as compõem:

1. **Agregação** (abutres sobre carcaça, bichos da conta ou caracóis em lugares húmidos) o interesse primário não é o de estar em grupo, todos indivíduos são atraídos pelo mesmo factor.
2. **Grupos abertos**: (cardumes de peixes, bandos de canários, etc...) o indivíduo tem interesse no grupo, mas não em relação aos indivíduos que o compõem.
3. **Grupos fechados**: (normalmente grupos familiares) o indivíduo interessa-se pelos indivíduos do grupo.

Mas quais são as vantagens em termos evolutivos para os animais formarem grupos? Quais as vantagens de vida em grupo?

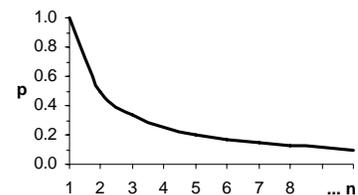
9.1.1. Vigilância

Embora grupos sejam mais visíveis e portanto mais susceptíveis de serem encontrados por predadores, os elementos do grupo podem partilhar a **vigilância** e assim detectar um predador mais cedo, como em avestruzes (Bertram 1980). Em grupo cada indivíduo gasta menos tempo com a vigilância e tem conseqüentemente mais tempo para se alimentar. No seu todo, a vigilância partilhada dos elementos de um grupo é mais eficaz do que um indivíduo solitário. Que isso é efectivo demonstram as experiências com um fura bardos treinado de Kenward (Kenward 1978). O fura-bardos tem menos sucesso quando ataca bandos maiores de pombos e isso é causado porque bandos maiores detectam o predador a maior distância e levantam voo mais cedo.

9.1.2. Diluição: "selfish herd" de Hamilton

Uma segunda razão para viver em grupo é que a probabilidade de cada indivíduo ser capturado por um predador durante um ataque diminui com o aumento do tamanho de grupo de forma geométrica, o chamado **efeito de diluição**. O termo inglês "selfish herd" aponta para as vantagens do efeito de diluição.

Os insectos aquáticos de superfície *Halobates robustus* ou alfaiates, vivem em grupo, e são predados em Galápagos por sardinhas. Como os alfaiates não conseguem olhar sob a superfície e detectar os seus predadores, o efeito de vigilância desaparece. Mesmo assim cada indivíduo tem uma menor probabilidade de ser depredado devido ao efeito de diluição (Foster & Treherne 1981).



⇒quadro

Acetato
sardinha e
alfaiate

Acetato
leões

Acetato
Larson

9.1.3. Outras razões para vida em grupo

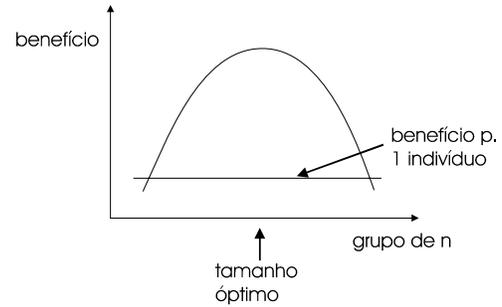
Existem outras razões que beneficiam os indivíduos que compõem um grupo, nomeadamente:

- **Defesa do grupo conjunta**: boi almiscarado vs lobos
- **Caça em grupo**, leão, cão-hiena
- **Defesa da Presa/Utilização da Presa**: hienas, etc...
- **Encontrar comida**: aves de inverno, um par de olhos vê menos que muitos

Acetato
bando de aves

9.1.4. Tamanho de grupo ótimo

No entanto, viver em grupos grandes podem ter efeitos negativos para os indivíduos que os compõem. Os indivíduos por exemplo concorrem entre si por recursos como o pasto em herbívoros. O risco de contrair doenças também é maior em grupo. Havendo vantagens e desvantagem para a vida em grupo, pode-se perguntar qual o **tamanho de grupo ótimo**.



Os estudos de Pulliam e Caraco (Pulliam & Caraco 1984) demonstram como o tamanho de bandos de pássaros, como mais predadores aumenta o tamanho ótimo, porque as aves aumentam a sua vigilância, enquanto que um aumento de alimento diminui esse tamanho, já que pássaros dominantes são mais agressivos em relação aos seus conspecíficos.

O tamanho ótimo é aquele em que em média cada indivíduo obtenha o máximo de recursos com o mínimo de riscos. No entanto o tamanho dos grupos no ambiente natural é superior ao tamanho ótimo calculado. A razão é que o benefício que um indivíduo solitário obtém ao se juntar a um grupo de tamanho ótimo é muito elevado e o prejuízo para os indivíduos que já integravam o grupo relativamente baixo. Daí que indivíduos solitários tenham a tendência a se juntarem a grupos já existentes, aumentando o tamanho para além do tamanho ótimo (Sibly 1983).

⇒quadro

9.1.5. Limites ecofisiológicos para tamanho de grupo

No entanto existem outros factores a condicionarem o tamanho de grupo. Em antílopes africanos o tamanho corporal está correlacionado com o tipo de alimento e a estrutura social e consequentemente o tamanho de grupo (Jarman 1974).

Espécies pequenas têm uma taxa metabólica alta por unidade de peso, necessitando de alimento rico em proteínas como o são frutos e rebentos. Como esse tipo de alimento se encontra em florestas e disperso, a alimentação em grupo não compensa. Animais que cheguem subsequentemente já não podem usufruir do mesmo recurso. Assim estes animais vivem de forma solitária e escapam a predadores escondendo-se. Para acasalar os machos defendem territórios à volta de esses recurso, que sendo localizados, são defensíveis contra outros machos e atraentes para fêmeas.

Em contraste, espécies grandes têm uma taxa metabólica por unidade de peso menor. Alimentam-se de plantas pobres em proteínas e são menos selectivas. Este tipo de alimento é abundante e a sua monopolização não compensa. O que o macho pode monopolizar são as fêmeas e consequentemente estes grupos formam haréns. Contra predadores fogem ou defendem-se em grupo.

Espécies intermédias têm uma ecologia e organização social intermédia.

Acetatos
antílopes

- 1) tam. grp.
- 2) cont. prot.
- 3) efeito pastoreio

10. Conflito Sexual, Razão dos Sexos e Selecção Sexual

10.1. Razões para Conflito Sexual: Anisogamia

O acasalamento, os rituais para tal, a própria reprodução e os cuidados parentais eram e são muitas vezes visionados como comportamentos harmoniosos com a intenção de propagar os respectivos genes. Embora algumas aranhas fêmeas comam o macho após o acasalamento, em princípio a reprodução era vista como a persecução de interesses comuns aos dois sexos. Hoje em dia já não persiste esta visão, e normalmente tem-se em conta a existência de conflitos de interesse entre os parceiros sexuais. Os sexos são vistos como alianças difíceis em que cada parceiro tenta maximizar o seu próprio sucesso reprodutor. Colaboram porque os genes dos dois passam à geração seguinte através dos descendentes comuns. No entanto tentam prosseguir esses objectivos com o menor investimento possível, pelo que o aprovisionamento do zigoto ou os cuidados parentais são possíveis pontos de desacordo. A origem do conflito reside já na assimetria entre os sexos quanto ao aprovisionamento dos propágulos.

É explicada a origem da reprodução sexual e dos dois sexos desde a **isogamia** à **anisogamia**. O provimento diferencial de espermatozoides e oócitos é visto como base para a limitação do número de descendentes potenciais em fêmeas e da capacidade reprodutora masculina potencialmente ilimitada.

Estes factos são por sua vez utilizados para fundamentar a selecção sexual, sendo o sexo cujo investimento é maior mais procurado, enquanto que os elementos do sexo oposto **competem** por ele. Os alunos são confrontados com pontos de vista menos habituais, como a possibilidade de definir a reprodução sexual como **parasitismo dos oócitos pelos espermatozoides**.

10.2. A Razão dos Sexos (Fisher, 1930)

10.2.1. o sucesso reprodutor esperado e a razão dos sexos

Se um macho tem uma capacidade reprodutora ilimitada, porque é que existem tantos? Em princípio bastavam poucos machos para fertilizar muitas fêmeas. No entanto a razão dos sexos na maioria das populações está perto de um macho para cada fêmea. O aluno é de novo levado a ter de pensar em termos de vantagens individuais, fazendo o contraponto com a selecção de grupo. Para compreender a argumentação é necessário partir do ponto de vista de cada um dos intervenientes, machos e fêmeas. Se por cada 20 fêmeas existisse somente um macho, este fertilizaria todas as fêmeas e teria uma fitness vinte vezes superior à média das fêmeas. Assim, a produção de um filho numa população de fêmeas seria amplamente compensada em termos de fitness. O mesmo argumento justificaria a vantagem de ter filhas numa população de machos. A razão é que cada descendente tem exactamente um pai e uma mãe. Assim **o sexo mais raro tem uma maior fitness esperada** e pais que produzam o sexo raro têm mais descendentes. Esta força faz com que a razão dos sexos, mesmo quando desviada, volte a 1:1, sendo essa a situação de equilíbrio.

A **razão dos sexos estável** é aquela em que o sucesso reprodutor médio dos pais conseguido através de filhos e através de filhas seja igual

10.2.2. investimento parental

Cada indivíduo tem uma **quantidade limitada de energia para a reprodução**. Essa energia pode ser gasta na produção de machos ou de fêmeas. Se a fitness esperada de cada sexo for igual o número de descendentes produzidos de cada sexo deverá ser também igual. Se, no entanto, o macho for maior para poder lutar, e portanto custar mais em termos de investimento energético dos pais, e se a fitness esperada continuar a ser igual para cada sexo, será mais efectivo produzir o sexo "mais barato". Desta forma o bolo energético disponível poderá ser utilizado para obter mais contravalor em fitness.

A **razão dos sexos estável** é aquela em que o investimento parental em filhos iguala aquele efectuado em filhas

Acetato
sra-wespa

10.2.3. competição local por parceiros

Existem várias outras razões para um desvio da razão dos sexos de 1:1. Um exemplo é a competição entre irmãos por acesso à mesma fêmea, quando somente um dos irmãos pode ter sucesso. Do ponto de vista da fitness da mãe os filhos que não conseguem acasalar são um investimento desperdiçado. Para ela seria melhor produzir mais filhas. Trata-se de um exemplo de **competição local por parceiros** ou "**local mate competition**", situação que ocorre quando os concorrentes são aparentados. É dado o exemplo do afídeo vivíparo *Acarophenox* (Hamilton 1967), em que a mãe produz um filho e até 20 filhas, sendo estas fertilizadas ainda dentro da mãe pelo irmão, o qual morre antes de nascer. Um outro exemplo desenvolvido é a vespa parasitoide *Nasonia vitripennis* (Werren 1980), que deposita os seus ovos em pupas de moscas. Uma pupa de mosca serve para vários ovos. A 1ª fêmea a encontrar a pupa produz mais filhas devido à competição local. Na 2ª fêmea a encontrar a mesma pupa a razão do sexo dos seus descendentes depende da relação numérica entre os seus ovos e os da 1ª fêmea. Quanto menor essa razão, mais machos esta produz, já que estes podem acasalar com filhas da 1ª fêmea.

10.2.4. competição local por recursos

Em mamíferos a fêmeas muitas vezes não emigram, formando-se clãs à volta de matrilineas. No caso de limitação de recursos como a comida, nem todas as fêmeas terão energia suficiente para se reproduzirem, ou seja vai existir uma limitação do investimento em reprodução entre todas as fêmeas aparentadas. Nestes casos somente uma fêmea se reproduz. O prosímio africano *Otolemur crassicaudatus* produz uma razão dos sexos desviada a favor de machos (Clark 1978) já que o valor para a fitness da mãe de uma filha é reduzido quando esta tem poucos recursos ou concorre mesmo com a reprodutora. No entanto a razão dos sexos pode ser invertida a favor das fêmeas, se as supranumerárias ajudarem a reprodutora a criar os seus descendentes, como acontece em muitas aves.

10.2.5. condição da mãe

Outras razões para desvios da razão dos sexos equilibrada sucede em animais com dimorfismo sexual, em que um dos sexos é energeticamente mais caro a produzir. Se uma mãe pudesse prever os recursos ao seu dispor, e se soubesse que o ano corrente seria bom, poderia investir no sexo mais caro, contrariando o mencionado no ponto sobre o investimento parental. Em anos pobres deveria fazer o reverso. De facto, em veados (Clutton-Brock et al. 1984), mães dominantes com acesso preferencial aos melhores alimentos, produzem ligeiramente mais filhos. Estes serão posteriormente machos de sucesso, uma vês que cresceram bem amamentados e sob condições óptimas.

10.2.6. razão dos sexos na população

As razões apontadas fazem parte, no seu conjunto, da **teoria sobre a razão dos sexos** na população a "**sex allocation theory**" (Charnov 1983). Quando a população diverge de uma razão de 1:1 ocorre uma alteração compensatória até que a razão volte a 1:1.

Um problema específico é colocado pela população de tartarugas marinhas da espécie *Caretta caretta* no Atlântico Norte, a mesma população que passa a sua fase juvenil na Madeira. Tartarugas marinhas têm uma determinação do sexo através da temperatura de incubação dos ovos. Certas temperaturas produzem fêmeas, outra machos. De facto as principais praias reprodutoras para esta espécie, na Florida e na Carolina do Norte, produzem 86% de fêmeas no momento da eclosão o que equivale a uma razão de 1:6 (Hopkins-Murphy 2000 comunicação pessoal) e (Mrosovsky 1994). Na população adulta a razão é aproximadamente de 1:2 devido a mortalidade diferencial. Não se percebe ainda as razões concretas que levam a uma razão de sexos tão desviada, ficando-se mesmo na dúvida

se ela é adaptativa e explicável pelas teorias apresentadas, ou se se trata de algum imperativo fisiológico sujeito a outras pressões selectivas.

No entanto a teoria apresentada explica muitos dos desvios observados. Outros problemas que podem e foram abordados desta forma são a divisão de recursos energéticos pelas gónadas dos dois sexos em espécies hermafroditas simultâneas como a garoupa da Madeira *Serranus atricauda* ou o momento óptimo para a mudança de sexo em hermafroditas sequenciais como o sargo *Diplodus sargus*.

10.3. Selecção Sexual

Foram necessários mais de 100 anos para que a teoria de Darwin sobre a Selecção Sexual fosse aceite, plausível e testável. A combinação dos factos de fêmeas investirem mais do que os machos e de uma razão dos sexos perto de 1:1, significa na prática que os machos normalmente competem pelas fêmeas. A pressão selectiva sobre machos para a aquisição de parceiros sexuais é elevada e o benefício pode-o ser também. A este fenómeno chama-se, desde Darwin, de Selecção Sexual:

Selecção sexual: selecção sobre características que aumentam o sucesso de acasalamento

Distinguem-se dois tipos de selecção sexual, a **selecção intrasexual**, em que membros do mesmo sexo competem uns com os outros pelos parceiros e a **selecção intersexual**, em que a competição é indirecta através de características que melhorem a atractividade do próprio para o sexo oposto.

A intensidade ou força da selecção sexual depende da intensidade da competição por parceiros. Esta depende de dois factores. Em primeiro lugar do número de parceiros disponíveis para acasalamento em cada momento, uma razão que se denomina de razão dos sexos operacional.

Razão dos sexos operacional "operational sex ratio": a razão do número de fêmeas receptivas com o número de machos sexualmente activos em cada momento no tempo.

Quando as fêmeas não estão sincronizadas no seu estro, existem menos parceiros disponíveis em cada momento, e a selecção sexual é mais intensa. Em segundo lugar depende da diferença em esforço reprodutor entre os sexos. Aquele que mais investe é o sexo mais procurado. Assim a selecção sexual é mais forte em espécies com diferenças acentuadas de investimento parental como o são as espécies **poligínicas**. A intensidade da selecção sexual é facilmente visível graficando o sucesso reprodutor contra o número de descendentes para ambos os sexos. Diferenças significativas entre as curvas de cada sexo indiciam selecção sexual mais intensa (Andersson & Iwasa 1996).

Os mecanismos pelos quais a selecção sexual actua são a procura de parceiros, rivalidade de resistência, competição directa, escolha do parceiro, coerção, competição de esperma e infanticídio (Andersson 1994; Andersson & Iwasa 1996).

10.3.1. Procura de Parceiros

A capacidade de localizar parceiros rapidamente antes dos potenciais rivais é importante para aumentar a própria fitness. Existem duas possibilidades: (1) maturação ou emergência cedo na vida, ficando os machos sexualmente activos antes das fêmeas como em muitos peixes **protândricos**, e (2) rápida localização de parceiros favorecendo a evolução de órgãos sensoriais muito desenvolvidos como em borboletas nocturnas, ou uma memória espacial e mobilidade desenvolvida.

10.3.2. Rivalidade de resistência

A rivalidade de resistência favorece aqueles indivíduos que conseguem permanecer mais tempo reprodutivamente activos num território ou numa arena de acasalamento, aumentando significativamente o número de acasalamentos. Um exemplo são as iguanas marinhas, em que somente machos que permaneçam no território mais de 25 dias têm um número elevado de acasalamentos (Dellinger 1991).

10.3.3. Competição directa

A forma mais óbvia e mais conhecida de actuação da selecção sexual é através da **competição directa**, cuja forma mais conhecida é a luta directa entre machos utilizando armas especializadas como as hastes em veados. As características que são favorecidas por este mecanismo são um tamanho grande e força e o consequente dimorfismo sexual, desenvolvimento de armas, agilidade ou sinalização de ameaça. Em competidores inferiores são seleccionadas estratégias alternativas de acasalamento, e outras formas de evitar a competição directa. Este mecanismo envolve riscos elevados para os contestatários como o ferimento e muitas vezes a morte.

10.3.4. Escolha de parceiros

Sendo as fêmeas que aprovisionam o zigoto, cada acasalamento representa um **maior risco** de perda/ganho de fitness para estas. Ao contrário dos machos, um acasalamento falhado em fêmeas (e.g. espécie errada) representa uma proporção grande do sucesso reprodutor vitalício perdida. Consequentemente as **fêmeas são mais selectivas em relação aos parceiros**. No entanto a escolha de parceiros pode também ser importante para machos, especialmente se existe uma variabilidade grande na qualidade dos potenciais parceiros. Isso acontece em animais de crescimento indeterminado como peixes e répteis, nos quais a fertilidade da fêmea depende do seu tamanho corporal.

Este mecanismo selecciona características comportamentais e morfológicas que atraíam e estimulem o parceiro. É aqui que se inserem as características sexuais secundárias exageradas dos machos, as quais podem ser inclusive detrimenais à sobrevivência do mesmo, e que levaram Darwin a propor a Selecção Sexual. No entanto a escolha do parceiro pode ter como base algum recurso que este tenha e que seja atractivo para o parceiro e importante para a reprodução, como o são alimento, territórios e lugares de nidificação. Competidores inferiores desenvolvem estratégias alternativas de acasalamento, como o é a copula forçada.

Os benefícios de uma escolha acertada podem ainda ser genéticos e conferirem aos descendentes genes bons, ou não genéticos, conferindo aos descendentes boas condições de desenvolvimento.

(i) Benefícios não genéticos

Fêmeas da Rã de boi dos EUA (*Rana catesbeiana*) escolhem machos com bons territórios. Estes territórios proporcionam maior sobrevivência à postura, já que contém menos tremátodos predadores e uma melhor temperatura de desenvolvimento. Um outro exemplo é a alimentação nupcial nos dípteros *Hylobitacus apicalis* em que os machos dão um insecto como oferta nupcial à fêmea antes desta aceitar acasalar. Este insecto representa energia que será utilizada para aprovisionar os ovos, tornando-os de melhor qualidade com mais probabilidades de sobrevivência.

(ii) Benefícios genéticos

Os benefícios genéticos da escolha dos parceiros é bastante óbvia, já que as características genéticas boas de um bom parceiros irão passar aos descendentes. Esta qualidade genética aumentará a habilidade de sobrevivência, competição e reprodução da prol. Experiência com *Drosophila* (Partridge 1980) mostraram que um acasalamento forçado produz descendentes menos viáveis do que a livre escolha do parceiro.

(iii) Características sexuais exageradas: hipóteses de Fisher e de Zahavi

Desde Darwin que tem sido difícil explicar a evolução de adornos exagerados como os detêm as aves-do-paraíso ou mesmo o pavão-real. A selecção sexual veio a proporcionar

Acetato
nupcial gift

uma explicação, no entanto tinha dificuldades em explicar a razão da preferência das fêmeas por machos com características exageradas. Estas características são prejudiciais à sobrevivência do macho que tem dificuldade em escapar a predadores ou mesmo a se alimentar.

Existem muitos exemplos de correlações como as do sucesso de acasalamento versus tamanho da característica ou preferência da fêmea. No entanto uma correlação não é uma prova de uma relação causa-efeito. Para tal são necessárias experiências. As mais famosas são as que experimentalmente aumentam e diminuem as características sexuais secundárias, neste caso o comprimento da cauda de aves-viúva (Andersson 1982). Machos de cauda longa têm uma clara vantagem em número de acasalamentos, independentemente de outras variáveis como a constituição genética. Trata-se claramente de uma preferência inata das fêmeas. Na felosa-dos-juncos (*Acrocephalus schoenobaenus*) a característica preferida é a complexidade e elaboração do canto dos machos. A preferência existe somente em fêmeas receptivas. No entanto, fêmeas cuja receptividade foi artificialmente activada através da implantação de estradiol, também demonstram preferência na mesma direcção, implicando que a preferência das fêmeas é genérica e tem uma base genética (Catchpole et al. 1984).

características elaboradas/exageradas são seleccionadas por serem atractivas p/fêmeas

Hipótese de Fisher (Fisher's runaway process)

O principal problema em explicar a existência de características sexuais secundárias elaboradas não é a manutenção destas em espécies que já os têm, mas sim como é que essa evolução se iniciou. Foi R. Fisher o primeiro a propor uma teoria plausível. O processo inicia-se com alguma característica que mostra a qualidade do macho como manobrar melhor em voo com uma cauda longa. Uma condição é que essa característica tenha uma base genética e que os filhos a obtenham. Uma fêmea que escolha um macho com estas características terá filhos melhores. Se essa preferência da fêmea também tiver uma base genética, os descendentes terão sempre os dois genes: o da característica masculina e o da preferência feminina e estes genes serão herdados em conjunto, ou seja estão associados ou covariantes. Desde que a preferência da fêmea não seja por uma certa medida da característica masculina, mas sim do tipo "quanto maior melhor", o processo inicia-se com características cada vez mais exageradas. Este processo só poderá ser parado através da selecção natural, se a redução na sobrevivência de portadores de característica ainda mais exageradas for reduzida.

Hipótese do macho deficiente (Zahavi)

Amotz **Zahavi** (Zahavi 1975; Zahavi 1977) propôs uma explicação distinta. Em primeiro lugar argumentou que características exageradas como a cauda do pavão são um obstáculo à sobrevivência do portador, o que a anterior teoria já tinha reconhecido. O inovador foi ele sugerir que as fêmeas escolhem machos precisamente por eles serem portadores de uma característica prejudicial, um "**handicap**". A ideia é que um macho que consiga sobreviver no dia a dia apesar desse handicap deve ter bons genes, ou seja o handicap é um sinal fidedigno e não usurpável da qualidade genética do macho. **Bons genes** são aqui genes que aumentam a sobrevivência e reprodução, mas não a atractividade sexual. Um outro factor importante é que essa característica só é desenvolvida, quando o macho está em boa condição física.

A versão mais estudada do modelo de Zahavi é a de **Hamilton e Zuk** - (Hamilton & Zuk 1982). Nesta versão o handicap são as doenças e parasitas. A **exibição sexual** do macho tem de ser um **indicador honesto da resistência** a estas. De facto doenças e parasitas são ubíquitos e ambos evoluem constantemente em relação aos seus hospedeiros. Para manter a resistência também o hospedeiro tem continuamente de evoluir defesas, senão todos os machos de uma população teriam os mesmos genes de resistência.

Evidências

A diferença entre as hipóteses de Fisher e de Zahavi reside no facto de em Fisher a característica ter somente efeito sobre a atractividade, não podendo estar correlacionada com aspectos utilitários, enquanto que em Zahavi isso não é o caso. No entanto ambas as teorias não são mutuamente exclusivas.

O estudo de Andreas Pape Møller na andorinha-das-chaminés *Hirundo rustica* (Møller 1988; Møller 1989; Møller 1990)] é um dos melhores testes da teoria de Hamilton e Zug. *Hirundo rustica* é uma espécie insectívora, monógama, que nidifica em estábulos em colónias. Têm dimorfismo sexual e os machos apresentam penas alongadas da cauda que são indicadores sexuais secundários. Depois da migração invernal, quanto mais cedo os machos se acasarem, tanto maior será a sua fitness. Fêmeas preferem machos de caudas longas e estes são os primeiros a acasalar. Os ninhos desta espécie são parasitados por ácaros hematófagos. Møller mostrou a existência de uma correlação entre o tamanho da cauda e a resistência a estes parasitas. Machos de cauda longa são menos parasitados. Esta resistência tem uma base genética, já que os descendentes de machos de cauda longa também são resistentes, mesmo sendo criados experimentalmente em ninhos com muitos parasitas. Pelo outro lado pintos parasitados crescem menos, pelo que a resistência se traduz directamente em benefícios de fitness para os seus portadores. Estas experiências são consistentes com as teorias de Zahavi e de Hamilton-Zug.

10.3.5. Coerção

Fala-se de coerção (Clutton-Brock & Parker 1995) quando um animal utiliza ameaças ou a força para aumentar a probabilidade de acasalamento com o próprio e não com outro. O sequestro, intimidação, e a copula forçada ou violação pertencem a esta categoria. Este mecanismo selecciona características semelhantes à que a competição ou luta selecciona e também pode produzir adaptações morfológicas específicas.

10.3.6. Competição de esperma

Um mecanismo de selecção sexual menos visível é a competição de esperma, ou seja aquela competição que permite o próprio esperma a ter uma maior probabilidade de fertilizar a fêmea. Os métodos variam desde o guardar da fêmea "mate guarding", o sequestro, o acasalamento frequente, a remoção de esperma de acasalamentos anteriores, até à produção de tampas genitais, tudo para evitar que rivais possam fertilizar com o parceiro. Este mecanismo selecciona características morfológicas como órgãos copulatórios especiais, espermatozoides capazes de anular espermatozoides rivais ou a produção de esperma abundante.

Libélulas da espécie *Orthetrum cancellatum* têm um pénis com pincel removedor de esperma do acasalamento anterior. Alguns acantocéfalos parasíticos do intestino de ratos produzem e colocam mesmo um cinto de castidade à fêmea. O tracto genital desta é cimentado. No hemíptero (*Xylocoris maculipennis*) a copula normal é traumática sendo injectada no corpo da parceira. Aí nada por meios próprios no corpo até encontrar o tracto genital e os oócitos. A título de curiosidade, esta mesma estratégia é utilizada na competição directa contra outros machos, os quais também são injectados com espermatozoides. Nestes o esperma viaja até aos testículos, sendo involuntariamente utilizado no acasalamento seguinte. A inseminação traumática, incluso de machos, parece também acontecer em lulas gigantes (Norman & Lu 1997). Salamandras da espécie *Ambystoma maculatum* colocam os espermatóforos, pacotes de esperma e tecido nutritivo, por cima das dos competidores, de forma a que a fêmea utilize os seus e não os outros.

(i) Mate guarding

Uma fêmea pronta a acasalar representa um recurso importante para o qual a competição é mais intensa. O mesmo acontece com uma fêmea que acabou de acasalar, se um acasalamento posterior poder vir a pôr em causa o primeiro em termos de fertilização. Uma solução adoptada por muitas espécies é o guardar a fêmea durante algum tempo denominado de "**mate guarding**". Esse guardar pode ser pré-copulatório como em anfípodos do género *Gammarus* que permanecem sobre a fêmea durante vários dias até estar pronta a acasalar após a muda, ou a pega-rabuda *Pica pica*, um corvídeo em que os machos guardam as fêmeas no período anterior e durante a oviposição. A roda das libélulas não é mais que um

**Acetato
mate guarding**

guardar após a copula (Krebs & Davies 1993). Um exemplo anunciado anteriormente foi o das moscas *Scatophaga stercoraria* estudadas por Geoff Parker. Esta estratégia, como já analisado, envolve custos em forma de tempo perdido a procurar outros parceiros.

10.3.7. Infanticídio

Em princípio o infanticídio somente é eficaz quando aumenta a fitness de quem comete o acto. Em mamíferos como os leões e os murganhos a morte de uma cria faz com que a fêmea entre em cio ou estro mais rapidamente. Se houver uma probabilidade de que o infanticida possa acasalar com essa fêmea, então, do ponto de vista do macho, o infanticídio compensa em termos de fitness. As características favorecidas neste mecanismo de selecção sexual são os mesmos que em competição directa, ou seja dimorfismo sexual, tamanho corporal, armas e agilidade. O parceiro evoluirá formas para se defender contra estes actos.

10.3.8. Conflito sexual - decisões de acasalamento

Sendo as fêmeas aquelas que investem normalmente mais, são estas as que deverão ser mais selectivas em relação na escolha do parceiro. Pelo outro lado os machos desenvolveram várias estratégias para fugir a essa escolha. Nas moscas escorpião de Geoff Parker os machos forçam cópulas sem oferta nupcial, enganando a fêmea que perde esta fonte de energia suplementar para os seus descendentes. A vantagem é do macho já que evita caçar as presas. Estas moscas roubam presas em teias de aranha e 65% adultos morrem no processo. Pelo outro lado o macho também perde algo, já que o número de ovos que a fêmea produz será menor.

Os acasalamento múltiplos são muitas vezes vantajosos para os machos que podem assim ganhar fitness. Para a fêmea essa estratégia pode ser boa na medida que ela divide o risco por vários machos e aumenta a variabilidade da prole, mas pode igualmente ser negativo como nas mosca de Parker ou nos sapos, que podem morrer afogadas no processo.

Como veremos mais tarde o investimento parental é outra fonte de discórdia entre os parceiros sexuais. De facto cada sexo pode explorar o outro, reduzindo o seu investimento unilateralmente. O parceiro fica com a decisão de investir mais ou menos crias irão sobreviver.

O conflito sexual pode pois ser visto como essencial na selecção sexual e como uma corrida evolutiva de adaptação e contra-adaptação em cada um dos sexos.

10.3.9. Funções dos rituais de acasalamento

Permanece então a dúvida quanto à função dos **rituais de acasalamento**. Por um lado estes permitem ao sexo que escolhe verificar as qualidades dos potenciais parceiros. Uma segunda função é o isolamento reprodutor entre espécies, como foi demonstrado no canto das rãs. A antiga visão de que estes rituais serviam para sincronizar os parceiros parece assim ultrapassada.

11. Esforço Reprodutor e Investimento Parental

11.1. Teoria do Investimento Parental

11.1.1. Definição (Trivers (1972))

Como já dissemos, a razão fundamental para a selecção sexual é o investimento diferencial dos sexos nos descendentes, tendo evoluído a partir da **anisogamia**. Um maior número de gâmetas masculinas concorrem por poucos gâmetas femininas. O **macho** está **limitado pelo número de acasalamentos e não pelo número de gâmetas** produzidos. A **fêmea**, pelo contrário, está **limitada pelo número de gâmetas produzidos, e não pela fecundação dos mesmos** (Bateman 1948). O **investimento nos descendentes é a variável** que controla:

Seleccção Sexual
Razão dos Sexos
Sistema de Acasalamento

No entanto a definição é pouco clara do que é **investimento**? Poderia ser a energia despendida, tempo gasto, probabilidade de mortalidade. O reverso da medalha de investimento são os **custos**? Também aqui não está claro quais os custos da reprodução.

Os machos de certos gafanhotos produzem espermátóforos grandes e nutritivos (Gwynne 1981). As fêmeas comem esses espermátóforos e utilizam-nos para aprovisionar os ovos. Como os espermátóforos podem ter tamanhos até 27% do peso dos machos, as fêmeas competem entre si pelos machos, preferindo os maiores com os espermátóforos maiores, existindo uma **reversão do papel dos sexos**. Em situações de pouco alimento, o valor do espermátóforo aumenta. Nessa situação, os machos não aceitam fêmeas pequenas, já que estas produzem em média posturas menores em 60%.

Quando um pai ou uma mãe transferem recursos ao descendente, como alimento, energia ou defesa) fala-se de esforço reprodutor.

Esforço reprodutor

Entende-se por esforço reprodutor ou parental o conjunto de recursos que uma mãe ou pai transferem ao seu descendente = "**reproductive effort**=parental effort"

Este termo utiliza a energia como moeda de medição do investimento. No entanto os pais não investem somente energia, mas também tempo, e correm possivelmente riscos como serem mais vulneráveis a predadores. Estes riscos não são quantificáveis em termos de energia gasta, mas sim em termos de sobrevivência, e, em consequência disso, em termos de fitness futura.

O conceito do **Investimento Parental "Parental investment"** foi originalmente definido por Williams (Williams 1966) tendo sido redefinido de forma mais precisa por (Trivers 1972). O conceito define a divisão e distribuição de recursos para a produção e aprovisionamento dos descendentes, medindo os custos para os pais em termos de fitness futura perdida devido a esse investimento.

A definição de Trivers (1972) de investimento parental

Todo o investimento num descendente individual, que aumente a probabilidade de sobrevivência desse descendente (e o sucesso reprodutor próprio) à custa da habilidade de investir noutros descendentes é denominado de investimento parental ou "parental investment"

Esta definição **inclui** os gastos metabólicos nos gâmetas, assim como também a amamentação ou alimentação destes, a protecção contra inimigos e qualquer outra actividade em benefício directo do descendente. No entanto, a definição **não inclui** o esforço gasto na procura dos membros do sexo oposto antes do acasalamento ou na subjugação dos

Acetato
gafanhoto

competidores do mesmo sexo, portanto não inclui características evolucionadas através da **selecção sexual**.

Os pais efectuam esforço reprodutor, na espera de um benefício que é o sucesso reprodutor. Normalmente quanto maior o esforço actual, tanto maior será esse sucesso (Trivers 1972). Haverá um ponto em que esforço já não aumenta a fitness, pelo que a curva é suposta ser sigmoideal com um aumento gradual no início da reprodução devido ao crescimento das gónadas, etc., seguido de um aumento mais rápido, e um abrandar do aumento por ineficiência com a da procura de alimentação acima de um certo limite. A teoria do investimento parental baseia-se agora na ideia de que o aumento do esforço actual reduz o sucesso reprodutor futuro. Por exemplo se um animal morrer após (e a causa) do elevado esforço reprodutor tem um **valor reprodutor residual (VRR)** de zero. Quanto maior o esforço actual, tanto menos resta para esforço futuro, já que a energia disponível para a reprodução é limitada. O sucesso reprodutor residual reduz-se em função do esforço actual. Essa redução denomina-se de **custo da reprodução**. Importante é manter os dois conceitos de **investimento parental** e **esforço reprodutor** separados. Defender uma postura pode não custar energia mas incluir um alto risco de mortalidade. Segundo a definição de Trivers seria considerado uma investimento alto, tendo no entanto um esforço e gasto energético baixo.

Na otária *Arctocephalus gazella* (Costa et al. 1988) as fêmeas grandes parem crias maiores e têm portanto um esforço reprodutor maior até à parturição e, como amamentam, também após o parto. Será que isso representa um investimento maior? Existem explicações alternativas. Fêmeas maiores poderiam ter maior facilidade de conseguir alimento, e portanto terem crias maiores. De facto o esforço relativo, ou seja a percentagem do peso do neonato em relação ao peso mãe é inferior em otárias grandes.

A **Seleccção Natural** actua sobre **consequências do esforço** energético dos pais sobre fertilidade e sobrevivência dos **pais** e também dos **filhos**. Somente o **investimento parental (=IP)** mede as consequências para a história de vida do indivíduo.

11.1.2. Formas em que esforço actual reduz o sucesso reprodutor futuro

A teoria do investimento parental assenta sobre a proposta de que o esforço actual reduz o sucesso reprodutor futuro. É óbvio que se o animal morrer devido à reprodução perde o todo sucesso reprodutor futuro. No entanto em animais iteropares, que se reproduzem várias vezes durante a vida, tem de haver um balanço entre a energia gasta na presente época reprodutora, e nas seguintes. Em aves que perfazem uma migração de inverno, por exemplo, um animal que tenha gasto todas as suas reservas na reprodução, provavelmente chegará à época seguinte exausto e, no melhor dos casos, não se poderá reproduzir. De facto as componentes da Fitness sobrevivência e fertilidade podem ser reduzidas através do esforço reprodutor actual, os denominados **custos da reprodução**. Podem-se distinguir custos da reprodução directos e indirectos.

(i) Custos da reprodução directos

Custos directos são aqueles que incidem directamente sobre o indivíduo que se reproduz e se evidenciam de imediato. Um exemplo seria o caso de uma ave que é ferida ou morre devido à defesa da sua postura contra predadores. No chapim-real mostrou-se que os pais correm riscos maiores quando as posturas são mais valiosas, seja por conterem mais pintos ou pintos de maior idade. Existe pois uma correlação entre os custos que os pais estão preparados a pagar e o valor da postura actual (Curio & Regelmann 1987).

(ii) Custos da Reprodução indirectos = custos de absorção

Custos indirectos são aqueles que não são visíveis directamente, mas absorvidos pelos pais, evidenciando-se mais tarde. Por exemplo um esforço reprodutor elevado pode produzir uma fertilidade inferior no ano reprodutor seguinte, um crescimento menor durante o ano, ou aumentar a mortalidade durante a migração.

11.1.3. Medição do Investimento Parental e principalmente dos Custos

A medição dos custos reprodutores nem sempre é fácil, especialmente porque os custos podem assumir formas bem distintas.

Acetato
A.gazella

(i) Redução da Fertilidade Futura

A redução da fertilidade futura tem sido demonstrada em alguns casos. O mais óbvio é a alimentação de parte da progénie com o que se denomina de **ovos tróficos**, ovos especialmente depositados como alimento. É o caso da rã *Dendrobates pumilio* (Weygoldt 1980), um anfíbio trepador que deposita os seus ovos em axilas de bromeliáceas. A falta de alimento aí existente força os pais a terem de aprovisionar os girinos, neste caso com ovos especialmente depositados para o efeito. Nesta situação a redução da fertilidade futura da mãe está clara.

(ii) Correlação positiva entre Esforço e Sobrevivência

Acetato
Iguanas

Muitas vezes a medição de custos reprodutores é difícil. Em 3 anos de observação de iguanas marinhas na ilha de Santa Fé nas Galápagos Dellinger (Dellinger 1991) não encontrou nenhuma correlação entre os gastos energéticos de iguanas marinhas e correlatos de esforço reprodutor, como o seja o número de dias que um macho guarda o território, ou o número de anos seguidos que uma fêmea nidifica. Algumas fêmeas nidificaram todos os três anos, outras só dois anos seguidos e outras somente nidificaram uma vez. Os 3 grupos não sofreram mortalidades distintas, nem cresceram com taxas diversas. O que acontece é que os indivíduos se distinguem na capacidade de investimento nos descendentes e ajustam o seu comportamento a essas capacidades. Desta forma não sofrem as consequências de um esforço exagerado sob a fitness futura.

No estorninho *Sturnus vulgaris*, uma ave migradora, Trillmich encontrou mesmo uma situação oposta. Em 3 anos de medição, os pais que criavam mais pintos tinham também a maior probabilidade de sobreviver à migração. O número de pintos criados por cada casal estava positivamente correlacionado com a probabilidade de regresso ao mesmo local de nidificação.

Acetato
vanNoordwijk
&deJong

Esta situação foi explicada de forma teórica e gráfica por van Noordwijk e de Jong (van Noordwijk & de Jong 1986). Dentro de uma população indivíduos diferem geralmente em qualidade, seja através de diferenças de experiência, capacidade ou condição física. Devido a isso a quantidade de recursos de que dispõem também difere. Se por exemplo cada indivíduo utilizar 50% da energia de que dispõe na reprodução, então obter-se-ia uma correlação positiva entre a energia gasta na reprodução e aquela gasta para a manutenção do corpo. Essa correlação far-nos-ia pensar de que não existem custos da reprodução. No entanto, se compararmos, não indivíduos da mesma população, mas sim as médias de populações distintas, a mesma correlação será negativa, já que cada população incluirá indivíduos de alta e de baixa qualidade. No entanto as populações irão diferir na quantidade per capita de recursos disponíveis. Aquela com mais recursos irá investir uma percentagem superior na reprodução, aquela com menos recurso em média uma percentagem inferior, perfazendo assim uma correlação negativa entre energia gasta em reprodução e em sobrevivência, e sugerindo a existência de custos da reprodução. Para determinar custos da reprodução é portanto necessário comparar indivíduos com capacidades similares, uma tarefa difícil de efectuar à priori.

Acetato
Clutton-Brock

Tim Clutton Brook estudou durante muitos anos veados em ilhas escocesas (Clutton-Brock et al. 1983). Efectuando uma análise retrospectiva dos seus dados descobriu que em cada grupo etário as fêmeas lactantes sofrem uma mortalidade superior às fêmeas sem cria. Também a fecundidade futura de lactantes é inferior quando a densidade populacional aumenta, ou seja, os recursos se tornam mais escassos. Com recursos em abundância não puderam ser detectados custos.

11.2. Previsões da Teoria: Conflito sobre Esforço e Investimento

Se o investimento parental é tão precioso e necessário, **deveria haver concorrência** pelo mesmo. De facto existem três tipos de conflitos entre os intervenientes:

Conflito entre pais: "Parent-Parent Conflict"

Conflito entre pais e filhos: "Parent-Offspring Conflict"

Conflito entre irmãos: "Offspring-Offspring Conflict"

11.2.1. Conflito entre pais: "Parent-Parent Conflict"

O conflito reside no facto de, embora ambos os pais precisem de descendentes para assegurar a sua fitness, o ideal seria poder conseguir essa fitness com o mínimo de esforço. Assim para um macho o ideal poderia ser acasalar com inúmeras fêmeas, deixando os cuidados parentais a cada uma delas. Para a fêmea, pelo contrário, o ideal poderia ser acasalar com um macho e deixar a prol com este, enquanto ela se reabastece para uma nova postura e um novo acasalamento. O conflito ocorre sobre a subdivisão do investimento entre os sexos. Em veados somente a fêmea efectua o investimento parental, o macho limita-se a concorrer com outros machos pelo domínio do harém e a acasalar, não aprovisiona os seus descendentes. Na maioria das aves, pelo contrário, ambos os sexos criam os pintos conjuntamente. Estão realizadas portanto várias soluções para este conflito.

A definição do Investimento parental faz com que esta variável seja extremamente difícil de medir em casos reais, já que implica ter informação sobre o futuro de cada indivíduo reprodutor. Assim os trabalhos publicados medem normalmente **esforço** em vez de **investimento**, o que pode causar problemas de interpretação.

No milhafre-da-Florida, ambos os sexos participam na criação e aprovisionamento dos pintos (Beissinger 1987; Beissinger & Snyder 1987). O macho alimenta a fêmea antes da postura dos ovos, ajuda a incubar e aquecer ovos e pintos e alimenta os pintos tanto como a fêmea. Pouco antes dos pintos aprenderem a voar, um dos parceiros deserta, podendo ser tanto a fêmea como o macho. O desertor terá uma boa hipótese de acasalar de novo o que aumentaria significativamente a sua fitness. O parceiro que permanece terá que investir mais 2-5 semanas de esforço, até os pintos aprenderem a se alimentar. Não foi ainda clarificada a razão do parceiro tolerar essa deserção. No entanto, se este também abandonar o ninho, perderá toda a sua fitness do ano, um custo demasiadamente elevado. Pelo outro lado a deserção somente sucede em anos de abundância de alimento, mostrando que as soluções do conflito estão intimamente relacionadas com os recursos e como tal com a ecologia.

(i) Sistemas de Acasalamento

As soluções encontradas para o conflito entre pais diferem nas diversas espécies. Em parte isso é devido à ecologia, em parte devido a condicionantes fisiológicas ou anatómicas. Um resultado visível dessas soluções divergentes são os sistemas de acasalamento.

Tipos de sistemas

Sistemas de acasalamento podem ser subdivididos nas seguintes categorias, sendo mais comuns entre os grupos assinalados.

⇒quadro

Monogamia	Macho e fêmea formam uma ligação por tempo variável ou mesmo vitalícia. Muitas vezes ambos cuidam de ovos e crias. Existe em muitas aves, e em especial em aves marinhas;
Poliginia	O macho acasala com várias fêmeas, enquanto que as fêmeas somente com um macho. O macho poderá associar-se a várias fêmeas em simultânea (poliginia simultânea) ou em sequência (p. sequencial). Normalmente é a fêmea a prover os cuidados parentais. Existe em muitos mamíferos e alguns répteis.
Poliandria	Trata-se da situação oposta à poliginia, ou seja a fêmea acasala com mais de um parceiro em simultâneo ou sucessivamente. Neste caso é normalmente o macho a cuidar da prol. Existe em algumas aves limícolas.

Promiscuidade Tanto o macho como a fêmea acasalam repetidamente com indivíduos distintos. Ambos os sexos podem cuidar da prol.

Poligamia é o termo oposto a monogamia englobando poliginia, poliandria e promiscuidade. Os termos não são estanques, mas servem como referência.

Ecologia e sistemas de acasalamento

O tipo de sistema depende de vários factores, sendo os mais importantes a ecologia e a filogenia.

Em aves o sucesso reprodutor depende em grande parte do aprovisionamento dos pintos no ninho. Dois pais aqui podem alimentar o dobro dos pintos que um e ambos podem aumentar a sua fitness mantendo-se juntos. Em aves marinhas a fidelidade a longo prazo, muitas vezes vitalícia, é seleccionada, já que um factor importante para o sucesso reprodutor é a experiência conjunta dos pais. Aves que nidificaram conjuntamente em anos anteriores, independentemente da idade, têm um sucesso reprodutor superior (Coulson 1966; Coulson & Thomas 1985).

De facto a **monogamia** é seleccionada quando, por si só, cada um dos parceiros consegue criar menos de metade dos filhos que conseguiria criar em conjunto com o parceiro. Se essa limitação for retirada, como acontece em aves que se alimentam de sementes e frutos com o excesso deste alimento durante a época primaveril, é normalmente o macho a desertar o casal. Nestes casos um único parceiro pode alimentar os pintos. O macho deserta devido a duas razões. (1) O macho tem a primeira oportunidade de desertar devido à fertilização interna. A fêmea é que permanece com os ovos. (2) Com a deserção o macho tem a oportunidade de aumentar o seu sucesso reprodutor mais do que a fêmea em circunstâncias semelhantes.

Nos mamíferos a fêmea tem por razões filogenéticas uma maior predisposição para cuidar da prol, já que tem a seu cargo a gestação e a amamentação. O macho pouco pode contribuir para estas tarefas, que não seja a defesa da fêmea e dos filhos após o nascimento. De novo o macho tem maior oportunidade de desertar. Assim a maioria dos mamíferos têm um sistema de acasalamento poligínico.

Embora a maioria das espécies de peixe tenham fertilização externa, alguns grupos têm fertilização interna. Com fertilização interna, é normalmente o macho que terá a primeira oportunidade de deserção, e, de facto, é normalmente a fêmea nestes casos a cuidar da prol. Com fertilização externa ambos os parceiros teriam oportunidades de deserção iguais. No entanto em peixes os cuidados parentais são muito rudimentares, tratando-se normalmente de defender a postura contra predadores, de a limpar, ou de a prover com água oxigenada. Na maioria dos casos é o macho que cuida. A razão parece ser o facto dos machos poderem atrair mais fêmeas se forem territoriais. Coincidentemente com a defesa do território defendem também a postura, pelo que o custo desta defesa é menor para machos do que para fêmeas (Krebs & Davies 1993).

Potencial poligínico e poliginia de defesa de recursos (Emlen & Oring)

A ecologia e a distribuição dos recursos de forma temporal e espacial são variáveis importantes na determinação dos sistemas de acasalamento (Emlen & Oring 1977). A ideia é simples. Se um macho conseguir monopolizar fêmeas ou algum recurso atractivo para estas, então terá acesso preferencial a acasalamentos. A ideia subjacente é a da defensibilidade económica já discutida no ponto 8.1.4 quando falávamos dos custos da territorialidade. Fêmeas distribuídas de forma equitativa no espaço não são monopolizáveis, como acontece nos pequenos veados africanos de que falámos anteriormente.

Otárias e elefantes marinhos alimentam-se no mar mas procriam em terra. Para isso juntam-se em praias, estando as fêmeas concentradas em espaços restritos. Em consequência, um macho poderá facilmente ocupar uma parte desse espaço como território e manter outros machos for a do mesmo. Como contrapartida obtém um acesso preferencial às fêmeas. Fala-se neste caso de um alto **potencial poligínico** nesta espécie. Em geral, quanto mais localizados forem os recursos, maior a oportunidade para poliginia, e maior o potencial poligínico.

Acetato
tb peixes

Acetato
Emlen&Oring

O bico-cruzado-de-larício, um passeriforme, necessita de lugares de sol/protecção da chuva como zonas para nidificar (Pleszczynska 1978). Os machos ocupam territórios com essas características. Fala-se neste caso de **poliginia de defesa de recursos "resource defence polygyny"**.

A distribuição localizada das fêmeas, em vez de ser no espaço, pode ocorrer no tempo. Assim sapos têm um período de acasalamento "explosivo" de somente 2 semanas por ano. Devido à escassez de tempo disponível, um macho consegue no máximo acasalar com 2 fêmeas. Nesta situação as fêmeas são pouco monopolizáveis e o potencial poligínico é menor. No sapo-boi dos EUA, pelo contrário, o período de acasalamento é de 6 semanas, e cada macho consegue até 6 fêmeas.

Poliginia de defesa de fêmeas

Em espécies poligínicas com harém a vantagem para o macho é óbvia. É mais difícil entender porque é que as fêmeas aceitam permanecer no harém e acasalar com o macho dominante. Para fêmeas o assédio contínuo por machos força-as a se terem de defender, especialmente quando não estão receptivas, ocupando-lhes valioso tempo que poderiam utilizar em outras actividades como se alimentarem. Uma hipótese é que as fêmeas procuram machos dominantes para se protegerem de outros machos. De facto esta **poliginia de defesa de fêmeas "female defence polygyny"** traz protecção contra outros machos e contra predadores às fêmeas e sucesso reprodutor para machos. Não existem outros interesses comuns.

Leks = Arenas de acasalamento

Nos sistemas de poliginia discutidos até ao momento, os machos competem pelas fêmeas directamente (defesa de fêmeas) ou indirectamente (defesa de recursos). Num terceiro sistema os machos agrupam-se e defendem reduzidos territórios de acasalamento que não contêm recurso nenhum. Os machos anunciam-se às fêmeas com rituais visuais, acústicos ou olfactórios elaborados. As fêmeas visitam normalmente os diversos machos escolhendo um para acasalar. Alguns machos conseguem monopolizar a maioria dos acasalamentos. Um exemplo são as iguanas marinhas (Dellinger 1991), embora a maioria dos exemplos sejam oriundos de aves (Clutton-Brock 1991b; Wiley 1991). Foram propostas 4 razões que levam os machos a se agregarem. (1) Os machos agregam-se em áreas em que a probabilidade de encontros com fêmeas seja mais alta. (2) Os machos agregam-se porque um grupo é mais chamativo para fêmeas do que indivíduos singulares. (3) Os machos agregam-se porque as fêmeas preferem certos locais ou os próprios machos para acasalarem. De facto as únicas vantagens para a fêmea em acasalar em grupo são ou (a) um acasalamento seguro de predadores e/ou machos competidores, ou (b) benefícios genéticos através do acasalamento com o macho mais vigoroso.

Sistemas de acasalamento variáveis

Em algumas espécies a interrelação de ecologia e sistema de acasalamento é mais visível. Na ferreirinha-comum (*Prunella modularis*) ambos os sexos defendem territórios, no entanto somente contra indivíduos do mesmo sexo. O tamanho dos territórios femininos é determinado pela densidade alimentar. Quanto maior esta for, tanto menor o território. Em machos o tamanho do território é determinado pela competição com outros machos. Um maior número de machos significa que os territórios serão mais pequenos.

Consequentemente, os territórios dos machos e das fêmeas sobrepõem-se. Os machos acasalam com todas as fêmeas cujo território solape com o próprio. O mesmo acontece com as fêmeas que se acasalam com todos os machos com os quais têm áreas territoriais comuns.

Formam-se assim distintos sistemas de acasalamento, variando entre monogamia, poliginia, e poliandria. Os machos monógamos alimentam crias mais, os poligínicos dividem esse seu cuidado parental entre a prole das várias fêmeas, investindo mais na postura maior, os machos poliândricos ajudam na alimentação da sua prole em função da probabilidade de paternidade que detêm. Estes últimos, no entanto, não ajudam na alimentação e podem mesmo matar a prole, caso o macho principal os mantenha afastados da fêmea (Houston & Davies 1985; Davies & Houston 1986). A fêmea, pelo contrário, evita esse comportamento do

macho secundário (β) com acasalamentos extra-casal ("**extra pair copulation**" **EPS**) furtivas. Assim o macho secundário pensa que assegura alguma paternidade e consequentemente ajuda na alimentação. Muito raramente os estatutos de macho secundário e primário revertem-se. Nesses casos o antigo macho secundário alimenta as crias mais e o antigo primário menos. Isso demonstra que os machos poderiam cooperar mais na alimentação das sua crias do que fazem na realidade.

11.2.2. Conflito entre pais e filhos: "Parent-Offspring Conflict"

(i) Teoria

No conflito sobre o esforço parental cada um dos pais pretende reduzir o seu esforço à custo do parceiro, sem por em risco a sobrevivência dos descendentes. Essa energia ganha pode depois ser investida em mais descendentes. De facto os progenitores deverão dar aos seus filhos somente o necessário para que eles se possam também reproduzir, gastando a restante energia em mais descendentes. No entanto do ponto de vista dos filhos, quanto mais os pais lhe derem quanto melhor. Estabelece-se assim um **conflito entre pais e filhos sobre quantidade e duração do esforço parental**, em inglês "**parent-offspring conflict**".

A razão primordial relaciona-se com o número de cópias dos genes que entram na geração seguinte em função do investimento parental, ou seja da redução da fitness futura. Existem duas formas de transmissão dos próprios genes para a geração seguinte: por reprodução própria, ou através da reprodução de parentes com um factor de parentesco r a chamada **selecção de parentesco**. Na maioria dos animais os filhos são portadores de 50% dos genes do progenitor e irmãos estão relacionados entre si também com 50%. Cada unidade de investimento parental dada por um progenitor vale do ponto de vista do filho 100% já que subsidia a totalidade dos seus genes. Se os pais derem essa unidade a irmãos, o valor seria de somente 50%. Do ponto de vista dos pais cada unidade de investimento parental somente subsidia 50% do gene paternos (Trivers 1972; Clutton-Brock 1991a). Sendo o valor de cada unidade de investimento superior para os filhos que para os pais, o resultado é que os filhos pretendem obter mais investimento dos pais do que estes estão dispostos a dar.

(ii) Efeitos sobre fitness da mãe

mãe ganha

O resultado deste conflito pode reverter em favor ou desfavor de cada interveniente. Fêmeas de urso-grizzly no Alasca têm uma fertilidade anual de 1-3 crias. Cada cria requer no entanto um esforço de 1-2 anos até se tornar independente. Através de um modelo matemático pode-se provar que, em termos de maximização de fitness, uma mãe em anos de escassez de alimento beneficia em abandonar a cria e esta morrer, do que arriscar a própria vida tentando alimentá-la (Tait 1980). Trata-se de um conflito grave entre gerações, que, no entanto, é ganho pela mãe. Nestes casos as mães abandonam a cria pouco depois da hibernação.

mãe perde/ganha? Depende

Em macacos-rhesus o conflito entre mãe e filho dura até 30 semanas. Com o avanço do tempo o filho permanece cada vez menos tempo em contacto corporal com a mãe. Existem duas possíveis explicações. (1) O filho é cada vez mais independente ou (2) mãe afasta filho. De facto é a mãe a afastar filho e a actividade de rejeição materna aumenta com a idade. O filho não aceita isso passivamente e tenta continuamente aproximar-se da mãe (Hinde 1977).

consequências do conflito

Aquelas fêmeas de macacos-resus que se conseguem livrar dos seus filhos mais cedo, entram em estro mais cedo, proporcionando-lhes uma clara vantagem de fitness sobre mães mais lentas (Simpson et al. 1981).

Qual, no entanto, a consequência para os filhos? Em experiências de alimentação artificial de pintos do chapim-real, o experimentador simulou ser um progenitor generoso ou um progenitor avaro. Alimentava os pintos com uma pinça quando piavam por comida,

Acetato
Trivers P-O

Acetato
Rhesus monk.
1-3

Acetato
rejeição
materna

deixando-os pedir mais tempo na experiência "avara". Em ambos os casos a gaiola continha sempre uma tigela com alimento. Pintos que tinham de pedir muito até obterem comida do experimentador aprendiam a alimentar-se de forma independente muito mais cedo. Desta forma, sem prejuízo visível para a prol, os pais podiam embarcar numa segunda postura mais cedo, aumentando a sua fitness (Davies 1978).

11.2.3. Conflito entre irmãos: "Offspring-Offspring Conflict"

(i) Teoria

No **conflito entre irmãos "offspring-offspring conflict"** sobre o esforço parental, cada um pretende uma cota parte maior do que o irmão, tanto em quantidade como em duração. De novo a razão deste conflito reside na **selecção de parentesco**, uma vez que um irmão só partilha metade dos genes. Assim o benefício do esforço parental é avaliado em 100% para o próprio, mas somente em 50% para o irmão.

O conflito entre irmãos ocorre normalmente em simultâneo com o conflito de cada um com os pais. Do ponto de vista dos pais cada filho tem o mesmo valor. Os filhos dão-se a si próprios mais valor do que ao irmão e têm interesse em reduzir concorrência. De facto, o resultado deste conflito é muitas vezes mortal para parte dos filhos. Gansos-patolas põem sempre dois ovos. No entanto, somente um pinto sobrevive, com raras excepções. Em hienas, o fratricídio é comum, nascendo as crias já com dentes aguçados com os quais matam irmãos concorrentes (Hofer & East 1995).

(ii) Exemplo: otárias de Galápagos (Trillmich)

Ursos-marinhos-de-Galápagos *Arctocephalus galapagoensis*, uma espécie de otária, têm um ciclo reprodutor anual (Trillmich 1990). No entanto o período de dependência duma cria é de 2-3 anos. Com uma idade de 8-12 meses as crias começam a alimentar-se por meios próprios, mantendo uma dependência parcial até final do 2º ano de idade. Devido ao este tempo longo de dependência, a mãe tem normalmente uma segunda cria enquanto ainda amamenta a primeira, produzindo um conflito entre irmãos por lactação. Do ponto de vista da mãe ambos os filhos têm um valor semelhante, embora o mais velho represente mais investimento efectuado. O conflito é directo com o mais velho a afastar o mais novo dos peitos e o mais novo berrando por obter a defesa da mãe. Normalmente a mãe separa os filhos e mostra mais agressividade contra o mais velho (Trillmich 1986). O filho mais velho tenta afastar o neonato da mãe e do leite. Se o neonato está afastado ou quieto a mãe deixa o mais velho mamar. Se o neonato chama ou se aproxima a fêmea mostra agressividade contra o mais velho.

As consequências do conflito dependem da ecologia e dos recursos disponíveis (Trillmich & Dellinger 1991). Em anos pobres o filho mais velho luta com veemência. Nesses anos 80% dos neonatos morrem à fome durante o primeiro mês de vida. Os restantes morrem nos 2-5 meses seguintes. Em anos bons a concorrência entre irmãos é mais atenuada e somente morrem 50% dos neonatos com irmãos mais velhos. Em anos muito bons como o de 1985 quase todas as crias sobreviveram, já que as crias com um ano de idade já se conseguiam alimentar de forma independente. Os neonatos têm assim acesso completo à lactação.

A resolução do conflito depende do peso das crias e principalmente da mais velha. Quanto maior o peso do filho mais velho tanto maior a sobrevivência do mais novo. Animais mais pesados podem alimentar-se melhor já que têm uma capacidade mergulho maior. Pelo outro lado a taxa de crescimento das crias depende fortemente do aprovisionamento pela mãe. Em anos bons a mãe regressa mais cedo do mar com mais leite, e passa mais tempo a amamentar.

Este exemplo das otárias é também bom para distinguir os termos esforço e investimento parental. Em anos bons as otárias têm mais recursos disponíveis e podem alimentar mais as crias, sem que isso signifique muito esforço de caça extra. As crias crescem mais rapidamente a tamanhos superiores e alcançam a independência mais cedo. Os custos da reprodução da mãe não sofrem aumento. Nestes anos as mães têm uma fertilidade mais elevada, e 50% das mães com cria do ano parem no ano seguinte. Em anos pobres isso só acontece a 25% das mães. Consequentemente um **esforço mais elevado** dos anos bons significa, de facto, um **investimento parental menor**.

Embora esforço e investimento estejam muitas vezes interligados os termos são distintos. Em termos de **evolução das estratégias reprodutoras** o **importante** é o **investimento**

parental e não o esforço. A maioria dos exemplos dados estão em sintonia com teoria. No entanto existem muitos exemplos em que isso não é o caso.

12. Seleccção de Parentesco e Altruísmo

12.1. Seleccção de Parentesco

12.1.1. O coeficiente de parentesco

Todos os organismos foram seleccionados para passarem às gerações futuras um máximo de cópias dos seus genes. Como já mencionado, existem dois métodos para o conseguir. O primeiro, advogado mais intensamente nesta cadeira, é através da própria reprodução. Um segundo método, mencionado na aula anterior, funciona através da reprodução de parentes. Como estes detêm com uma certa probabilidade cópias dos genes do primeiro portador, qualquer filho destes terá também alguns dos genes originais.

Quadro
Cálculo de r

È portanto importante especificar qual a probabilidade existente, entre parentes, de serem portadores de um mesmo gene. A forma de cálculo mais fácil é gráfica, através de árvores genealógicas invertidas, relacionando todos os ancestrais comuns dos indivíduos em causa. Cada bifurcação significa uma meiose e uma probabilidade de 0.5 que uma cópia de um gene particular passe. Para L bifurcações a probabilidade do gene passar será de 0.5^L . Para calcular r , o **coeficiente de parentesco**, basta calcular o somatório sobre todas as vias possíveis de transmissão: $r = \sum 0.5^L$. Assim avós e netos estão relacionados por $r=1(0.5)^2=0.25$, irmãos por $r=2(0.5)^2=0.5$, e primos por $r=2(0.5)^4=0.125$.

Se genes podem passar à geração seguinte através de parentes, então a ajuda a esses parentes representa um benefício em termos de fitness, pesado pelo coeficiente de parentesco. Compreende-se assim que comportamentos altruístas, como o de ajudar os pais a criarem um irmão poderá ser seleccionado. O processo de favorecimento de características benéficas para a sobrevivência e reprodução de parentes foi denominado de **seleccção de parentesco** ou "**kin selection**" por Maynard Smith (Maynard Smith 1977).

Embora tanto irmãos como filhos tenham um coeficiente de parentesco com o próprio de 0.5 e consequentemente ajudar a um irmão ou irmã ou ajudar os próprios filhos é indiferente em termos de cópias de genes a entrarem na geração seguinte, em termos de comportamento estas duas vias são diferentes, pelo que convém distinguir os termos **fitness directa** para aquela componente da própria fitness conseguida através de descendência, e **fitness indirecta**, para aquela conseguida ajudando a parentes não descendentes. O somatório de ambas as vias resulta na **fitness inclusiva** ou "**inclusive fitness**" (Hamilton 1964a; Hamilton 1964b).

12.1.2. A regra de Hamilton

Para que uma acção altruísta possa ser seleccionada e o seu gene aumentar de frequência na população, o benefício ao dador pesado pelo factor de parentesco menos os custos sofridos deverão ser positivos: $rB-C > 0$ ou $B/C > 1/r$ segundo a **regra de Hamilton**. Uma outra forma desta formula relaciona o grau de parentesco do dador com os seus descendentes $r_{\text{próprio}}$ com o dos descendentes do beneficiário r_{parente} : $B/C > r_{\text{próprios}} / r_{\text{parente}}$. Para um indivíduo que tenha a escolha entre criar a sua própria prol ou ajudar a criar os seus irmãos a formula resultaria em $B/C > 0.5/0.5$. Isto significa que o gene altruísta somente seria seleccionado, se devido à ajuda fossem produzidos mais irmãos do que o próprio produziria em filhos.

12.2. Altruísmo

12.2.1. Exemplos de altruísmo

Acetato
esquilos

Altruísmo é definido como qualquer acção que aumente o número de descendentes vitalício de outro indivíduo, à custa dos próprios.

Esta definição segue de perto a definição do investimento parental, mas note-se que a medida são o número de descendentes e não a fitness. É preciso também notar que nem toda a **cooperação** envolve altruísmo, como no caso do **mutualismo**. Muito do comportamento, e em especial aquele sob selecção de parentesco, é geneticamente altruísta, sendo as desvantagens em termos de descendentes próprios contrabalançadas por vantagens em termos de fitness para o actor. O sacrifício próprio, pelo outro lado, é considerado genética- e fenotipicamente altruísta.

O trabalho de Paul Sherman sobre os esquilos-de-Belding *Spermophilus beldingi*, inclui bons exemplos para comportamentos altruístas. Esta espécie vive em grupos matrilineais em tocas subterrâneas. Os principais predadores são as aves de rapina, e o primeiro esquilo a avistar uma assobia. O problema é que quem assobia poderá ser detectado com maior facilidade pelo predador, enquanto que os restantes membros do grupo, avisados, escapam. Fêmeas tinham maior probabilidade de emitir os assobios de alarme, e estavam ainda mais propensa a o fazer, se tivessem parentes chegados próximo de si (Sherman 1977).

Quadro

A ave *Tribonyx mortierii* tem uma razão dos sexos desviada a favor dos machos. Existem assim fêmeas que acasalam com um e com dois machos. Neste último caso os machos ajudam na alimentação dos pintos. Muitas vezes estes machos são irmãos, pelo que, segundo o exposto, obterão vantagens de fitness através desse comportamento altruísta. Definamos o número de filhos criados por um casal macho-fêmea como N_1 e o de um trio N_2 . Num trio cada macho obterá o benefício $\frac{1}{2}N_2$, e a matriz de benefícios será:

<i>Benefício para:</i>	<i>Comportamento do macho dominante</i>	
	cooperador	egoísta
Macho dominante	$\frac{1}{2}N_2$	N_1
Macho subordinado	$\frac{1}{2}N_2$	0

Para o subordinado o benefício será de $B = \frac{1}{2}N_2 - 0$ já que isolado não teria descendentes. O dominante teria N_1 filhos sozinho. Partilhando a fêmea ele terá $\frac{1}{2}N_2$ filhos e os custos devido à partilha serão os filhos que teria sozinho menos os que o subordinado obteve ou seja $C = N_1 - \frac{1}{2}N_2$. Segundo a regra de Hamilton o comportamento altruísta aumenta se $B > Cr$ com r sendo o grau de parentesco com os filhos do macho subordinado. Se os machos do trio forem irmãos, então $r = 0.25$ e a equação resolve-se para $\frac{3}{4}N_2 > N_1$. No caso dos machos não terem parentesco, então $r = 0$ e a resolução seria $\frac{1}{2}N_2 > N_1$, ou seja, em conjunto os dois machos teriam de produzir mais do que o dobro dos filhos que o macho egoísta poderia produzir sozinho.

12.2.2. Como reconhecer parentes

**Acetato
agressão entre
irmãos**

Se o comportamento difere em relação ao grau de parentesco, então parentes deveriam ser reconhecidos como tal. Muitos animais utilizam regras simples como a de tratar todos os indivíduos dentro do seu ninho como parentes. Aves aceitam sem problema pintos estranhos colocados no seu ninho. A probabilidade de existirem estranhos no ninho, como os cucos, é mínima. Uma elaboração desta regra seria a de aprender que indivíduos, com os quais se partilhou uma parte da juventude, como parentes. Os esquilos-de-Belding são um exemplo. Em experiências de cruzar juvenis desta espécie entre tocas e mães, Holmes e Sherman descobriram que indivíduos que cresceram juntos lutavam menos, independentemente do seu grau de parentesco genético (Holmes & Sherman 1982).

No entanto, irmãos genéticos, mesmo quando criados por mães e em tocas diferentes, eram menos agressivos do que animais não relacionados que também não tinham crescido juntos. Parece portanto existir um mecanismo de reconhecimento genético, independente da

experiência e aprendizagem. Este processo, cujo mecanismos ainda não foi desvendado, foi cunhado de "**phenotypic matching**" ou **comparação fenotípica**.

Esta capacidade de reconhecimento genético existe também em muitos invertebrados. As fêmeas da abelha *Lasioglossum zephyrum* nidificam em túneis subterrâneos, ficando a entrada guardada por uma abelha guardiã. Esta permite a entrada somente a companheiras de ninho e não a estranhas. De forma experimental foram produzidas abelhas com graus de parentesco muito diversos. Quando testados contra a abelha guardiã, esta permitia menos vezes a passagem de parentes mais distantes, conseguindo discriminar diferenças subtis de grau de parentesco (Greenberg 1979).

12.3. Mutualismo e Manipulação

Nem sempre os intervenientes de uma acção de cooperação são aparentados e portanto sujeitos a selecção de parentesco. Uma hipótese de explicação é o mutualismo. São considerados como **mutualismo** aqueles casos em que ambos os indivíduos obtêm vantagens de uma **cooperação**, pelo que esta já não seria considerada de altruísta. Lavadeiras *Motacilla alba* defendem territórios de alimentação invernais e às vezes dois indivíduos juntam esforços. Neste caso a poupança de tempo e energia na defesa do território é superior aos custos devidos à partilha do alimento, tratando-se de um caso de mutualismo. Outros exemplos são a caça em grupo por leões, e o tamanho de presa maior que este tipo de caça permite sobrepasa os custos da partilha da carne da presa. Normalmente leões são aparentados, pelo que se trata em simultâneo de um caso de mutualismo e de selecção de parentesco.

Alguns casos de cooperação ou de altruísmo são de facto casos de **manipulação**. Assim o cuco, depositando o seu ovo em ninho alheio, está de facto manipulando os donos do ninho a alimentarem uma cria de outra espécie. Este tipo de **parasitismo de ninho** existe também entre membros da mesma espécie. Algumas fêmeas de estorninhos retiram um ovo de outros ninhos e substituem-no por um próprio, poupando assim o esforço parental.

12.4. Reciprocidade

Quando o benefício para o receptor de um acto de cooperação é maior do que o seu custo para o dador, e desde que esse acto seja retribuído numa altura posterior, ambos os participantes irão beneficiar, em termos de fitness, dessa interacção (Trivers 1971). Esta situação é denominada de **reciprocidade**. Se A ajudar a B hoje, então B ajudará A amanhã. Este tipo de interacção é comum em sociedades humanas e é regulamentado através de dinheiro e legislação. De facto a reciprocidade é uma forma de mutualismo, em que o benefício para o cooperando não é imediato. O problema da reciprocidade é a possibilidade de enganar, ou seja B nega-se a retribuir a ajuda a A.

12.4.1. O dilema do prisioneiro

Imaginemos dois ladrões, Afonso e Bento, apanhados perto da cena do crime pela polícia, mas sem provas directas da sua participação no crime. A polícia interroga-os em separado e propõe-lhes serem ilibados em caso de confessarem e culparem o outro. Se ninguém confessar ambos serão presos por um ano por porte ilegal de arma. Se os dois confessarem e acusarem o companheiro, então ambos serão presos por 10 anos. Se, no entanto, um confessar e implicar o outro, mas o outro não confessar, o delator será libertado, enquanto que o companheiro terá de servir a pena máxima de 20 anos.

Trata-se de novo de um exemplo da **teoria dos jogos** denominado de **dilema do prisioneiro** e a matriz de lucros seria a seguinte:

Quadro

		B	
		Confessar (cooperar)	Não confessar (não cooperar)
Confessar (cooperar)		R=10	S=0

A	Confessar (cooperar)	R=10	S=0
	Não confessar (não cooperar)	T=20	P=1

Neste jogo existem duas estratégias, confessar e não confessar, e os lucros são de facto penalidades. Cada prisioneiro escolhe uma de duas estratégias, e a matriz enumera as penalidades que Augusto receberia.

A melhor solução "irracional" para este jogo seria ninguém confessar, já que isso minimizaria o somatório de penalidades para ambos. No entanto esta estratégia comportaria um alto risco para cada um deles e os dois ponderam bem o caso. O prémio de escapar ileso seria tentador e alguém poderia delatar o outro para obter esse prémio. Devido a isso o raciocínio de Augusto poderia supor que Bento confessa. Nesse caso a sua melhor estratégia seria de confessar também, pois isso reduziria a sua pena a somente 10 anos e não 20.

Este resultado contra-intuitivo de que a acção racional individual resulte em que ambos os intervenientes piorem a sua situação, teve um impacto muito forte nas ciências sociais e, depois, na biologia. Muitas interacções humanas do mundo moderno têm alguma semelhança com este jogo, por exemplo o problema da sobrepeça, corrida ao armamento e outras.

Na ecologia comportamental este modelo é utilizado por exemplo para explicar as condições que podem levar a **reciprocidade** e cooperação entre indivíduos não relacionados, substituindo na matriz a palavra confessar por cooperar. As penalidades seriam nesse caso os lucros em fitness. A **estratégia evolutivamente estável** seria de não cooperar, já que um mutante cooperador numa população de egoístas não teria hipótese de se reproduzir, e receberia 0 fitness segundo a nossa matriz de lucros fictícia. No entanto um não-cooperador (fitness=20) entre altruístas (fitness=10) aumentaria rapidamente em frequência. Assim uma população com uma mistura de estratégias evoluiria rapidamente para uma população de egoístas. Esta conclusão será verdadeira sempre quando $T > R > P > S$ e $R > \frac{(S + T)}{2}$. O dilema é que embora um indivíduo possa beneficiar de cooperação mútua, poderá ganhar ainda mais se explorar a boa vontade dos cooperadores.

Como então poderá evoluir cooperação estável? A resposta está na repetição do jogo *ad infinito*. Nesse caso a melhor solução para este jogo é jogar o que foi cunhado em inglês de "**tit for tat**". Essa estratégia implica cooperar na primeira volta do jogo. A partir daí o jogador adoptará sempre a estratégia que o contraente jogou na volta anterior. Desta forma a não-cooperação é penalizada de imediato, havendo no entanto "perdão" rápido depois de mais uma volta do jogo. "Tit for tat" é uma **ESS** subsistindo e ganhando em ambientes com misturas de muitas estratégias (Axelrod 1984). Em consequência, a reciprocidade é viável desde que (1) não-cooperadores sejam reconhecidos como tal e haja interacções posteriores com o mesmo indivíduo, e (2) a probabilidade de reencontrar o mesmo indivíduo seja suficientemente alta.

12.4.2. Exemplos

Muitos peixes são hermafroditas simultâneos, um exemplo sendo a garoupa da Madeira, *Serranus atricauda*. O peixe tropical *Hypoplectrus nigricans* é também hermafrodita. Estes peixes juntam-se em pares e trocam alternadamente pequenos pacotes de ovos, que são fertilizados pelo respectivo parceiro. A razão para este comportamento deve-se à possibilidade de enganar. Sendo ovos mais custosos do que espermatozoides, cada peixe preferiria actuar como macho e não fêmea. A maneira de garantir que ambas as funções sexuais, de fêmea e macho, possam ser executadas, é jogando o jogo repetidas vezes. Se o parceiro, após a troca de ovos fertilizada por ele, não oferecer também ovos para fertilizar, a interacção é interrompida. Os peixes jogam de facto tit-for-tat (Fisher 1980).

Um outro exemplo são as alianças em macacos. Embora a maioria destas seja entre parentes, acontece que algumas existem entre indivíduos estranhos. O tempo que estes indivíduos passam a catar-se mutuamente, aumenta a probabilidade de ajuda em casos de perigo, como o ataque por outros machos.

Em babuíns *Papio anubis* alguns machos guardam fêmeas até estas entrarem em estro e poderem acasalar. Outros machos não aparentados e sem fêmea formam coalizões e um destes envolve o macho guardião numa luta, enquanto o outro acasala com a fêmea. Em situações posteriores os papéis serão inversos, conseguindo-se a reciprocidade. De facto, o macho lutador incorre em graves riscos de ferimento ao distrair o macho guardião, não tendo nenhuma oportunidade de acasalar nessa ocasião e ficando dependente da reversão dos papéis (Packer 1977).

12.5. Resumo

Altruísmo actua para aumentar o número vitalício de descendentes produzidos por outro indivíduo, à custo da própria fitness. Cooperação pode evoluir por 4 razões: (1) selecção de parentesco envolvendo altruísmo genético, (2) mutualismo, (3) manipulação e (4) reciprocidade.

13. Eusocialidade

13.1. Definição

Exemplos extremos de altruísmo e cooperação são encontrados nos insectos sociais ou melhor **insectos eusociais**, nos quais um grande número de indivíduos chega a desistir da própria reprodução em prol dos parentes. Esse facto foi visto como um paradoxo com a teoria da selecção natural, que pressupõe que os indivíduos sejam seleccionados para aumentar a sua fitness.

A **eusocialidade** é definida por 3 condições: (1) os descendentes são cuidados em cooperação de mais indivíduos para além da mãe, (2) existem castas estéreis, e (3) têm gerações sobrepostas, de forma a que irmãos possam cuidar de irmãos mais novos.

Eusocialidade evoluiu em três ordens de insectos várias vezes de forma independente: (1) nos **himenópteros** ou seja abelhas, vespas e formigas, (2) nos **isópteros** ou seja térmitas, e (3) nos **homópteros** ou seja afídeos.

13.2. Ciclo de Vida e Haplodiploidia

O ciclo vital destes insectos começa com o voo nupcial da rainha que é fertilizada por um ou mais machos. Na formiga *Myrmica rubra* a rainha perde as asas e funda uma colónia nova, escavando um buraco no chão e começando a pôr ovos. Estes transformam-se em larvas e trabalhadoras adultas. Esta primeira postura de descendentes são alimentados exclusivamente através das reservas da própria rainha. Depois de adultas as trabalhadoras começam a cuidar das posturas posteriores, suas irmãs e irmãos. Embora os trabalhadores sejam fêmeas, são estéreis e não se reproduzem, não desenvolvendo nem asas nem ovários maduros.

A colónia cresce durante vários anos, sendo todos os ovos produzidos pela rainha, até que, na espécie retratada, depois de aproximadamente 9 anos, são produzidos uma nova geração de machos e fêmeas reprodutivos e alados. Himenópteros são **haplodiploides**. As trabalhadoras e as prospectivas rainhas são produzidas através de ovos fertilizados e portanto diploides. A diferença é que as larvas para se tornarem rainhas e não trabalhadoras, necessitam de uma alimentação especial. Os machos haploides são produzidos através de ovos não fertilizados. Os seus espermatozoides não passam por uma divisão meiótica anterior, sendo portanto cópias fieis do genoma do macho.

As formas reprodutoras aladas deixam a colónia para o seu voo nupcial e fundam novas colónias. A colónia retratada continuará por mais alguns anos até à morte da rainha e subsequente morte dos trabalhadores.

Cada espécie de himenóptero apresenta algumas variações a este padrão. Em algumas espécies as colónias são fundadas por mais do que uma rainha, em outras as trabalhadoras não perderam por completo a capacidade de pôr ovos.

Térmitas, pelo outro lado, são diploides como os vertebrados. Nos afídeos é, até ao momento, conhecido um só exemplo de eusocialidade. No entanto este grupo alterna entre gerações partenogénicas e gerações sexuais, sendo no entanto diploide.

13.3. Manutenção e Origem da Eusocialidade

13.3.1. Coefficientes de parentesco

Qual a vantagem para os intervenientes de uma vida social? Se a cooperação e o altruísmo são suportados por relações de parentesco, revisemos o cálculo do **coeficiente de parentesco** no caso haplodiploide.

Machos são haploides e os seus espermatozoides têm todos a mesma constituição genética, são iguais. A probabilidade de uma filha partilhar o mesmo gene com o pai é consequentemente de 1. Fêmeas são diploides e a probabilidade de uma filha partilhar o mesmo gene com a mãe é de 0.5, devido à meiose. À semelhança do dito quando falamos de selecção de parentesco, a forma de cálculo mais fácil é gráfica, através de árvores

Quadro

Acetatos
r
haplodiploide

genealógicas invertidas, relacionando os indivíduos para os quais queremos obter o grau de parentesco por linhas. Para obter o coeficiente de parentesco do indivíduo A e B, desenhamos uma linha que se inicia em A passando pelos ancestrais comuns, até chegar a B, e repetindo isso para cada uma das vias possíveis. Com a mãe a filha A partilharia 0.5 dos genes e a mãe com a filha B também 0.5. Consequentemente, pela via materna, A partilharia com B $0.5 \times 0.5 = 0.25$ dos genes. Com a pai a filha A partilharia 0.5 dos genes, o pai no entanto partilharia todos os seus genes com B obtendo-se pela via paterna a partilha de $0.5 \times 1 = 0.5$ dos genes. O somatório destes valores daria o coeficiente de parentesco entre as duas irmãs haplodiploides $r = (0.5 \times 0.5) + (0.5 \times 1) = 0.75$ (Krebs & Davies 1993). Destes cálculos resultam os seguintes valores de parentesco entre familiares próximos:

	mãe	pai	irmã	irmão	filha	filho	primos (via irmã)
fêmea	0.5	0.5	0.75	0.25	0.5	0.5	0.375
macho	1	0	0.5	0.5	1	0	0.25

Qual então a vantagem em ajudar, de acordo com a **regra de Hamilton**? Teríamos de medir os benefícios da ajuda e comprá-los com os custos, tudo em termos de número de descendentes.

13.3.2. Análise dos custos e benefícios de ajudar

Tendo em atenção os valores da tabela, uma trabalhadora partilhará $\frac{3}{4}$ dos seus genes com uma irmã, com uma potencial filha, no entanto, somente $\frac{1}{2}$. Consequentemente o seu benefício em termos de fitness é superior ao ajudar a criar irmãs do que se ela própria começasse a procriar. A haplodiploidia equivale a uma predisposição para a evolução da eusocialidade.

Pelo outro lado uma trabalhadora é também mais aparentada com uma irmã ($r=0.75$) do que com um irmão ($r=0.25$). Como tal deveria preferir ajudar a criar irmãs e menos os irmãos e isso na relação de $0.25/0.75$ ou 1:3. De facto Trivers e Hare mostraram que muitas colónias produzem descendentes reprodutores numa razão dos sexos de 3:1 (Trivers & Hare 1976). Se na população reprodutora existem 3 fêmeas para cada macho, o **valor reprodutor** dos machos é três vezes superior que o das fêmeas.

Segundo Hamilton ajudar será vantajoso sempre que a razão K dos benefícios versus custos exceda $1/r$. No caso dos himenópteros os benefícios para uma trabalhadora são o número de irmãs criadas com a sua ajuda e os custos o número de filhos que não produziu devido à ajuda. Pelo outro lado **r é a razão do grau de parentesco com as irmãs versus o parentesco com os filhos não criados**. Através do cálculo de r podemos obter o valor crítico de K, a partir do qual ajudar é vantajoso. O grau médio de parentesco de uma trabalhadora com irmãs reprodutoras calcula-se como a produto da fracção de fêmeas reprodutoras na colónia ($3:1 = \frac{3}{4}$) com o seu valor reprodutor (1) e o seu grau de parentesco com a trabalhadora ($\frac{3}{4}$), resultando em $(\frac{3}{4} * 1 * \frac{3}{4})$. Por analogia o parentesco com irmãos seria $(\frac{1}{4} * 3 * \frac{1}{4})$. O parentesco médio da trabalhadora com os entes reprodutores da colónia daria

$$\text{ajuda: } (\frac{3}{4} * 1 * \frac{3}{4}) + (\frac{1}{4} * 3 * \frac{1}{4}) = 12/16 = 0.75$$

No entanto, se esta trabalhadora hipotética resolveria criar filhos reprodutores próprios, então o parentesco com estes seria

$$\text{filhos: } (\frac{3}{4} * 1 * \frac{1}{2}) + (\frac{1}{4} * 3 * \frac{1}{2}) = 12/16 = 0.75.$$

O resultado significa que, se a razão dos sexos for 3:1 ajudar não traz vantagens nenhuma em termos de fitness para a trabalhadora, mas também não traz perdas. A manutenção da eusocialidade estaria garantida. No entanto não a sua origem.

13.3.3. Origem da Eusocialidade

Porque é que existe eusocialidade então? A resposta parece residir no valor reprodutor. Se a razão dos sexos na população não fosse 3:1 mas sim 1:1, o valor de cada sexo seria igual. Nesse caso os graus de parentesco calcular-se-iam como

$$\text{ajuda: } (\frac{3}{4} * 1 * \frac{3}{4}) + (\frac{1}{4} * 1 * \frac{1}{4}) = 5/8 = 0.625$$

e em ter filhos como

$$\text{filhos: } \left(\frac{3}{4} * 1 * \frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{4} * 1 * \frac{1}{2}\right) = 1/2 = 0.5.$$

O valor crítico da regra de Hamilton $r = (\text{parentesco via ajudar})/(\text{parentesco via filhos}) = 0.625/0.5 = 5/4$ e consequentemente K seria $4/5$. Isso significaria que uma trabalhadora teria de ajudar a criar somente 4 irmãs por cada 5 filhos perdidos.

Como então poderia o valor dos descendentes reprodutores ser distinto de 3:1. Existem em himenópteros primitivos ciclos de vida distintos, denominados de bivoltinos, em que existem duas gerações anuais que alternam entre uma razão de sexos desviada a favor de machos e uma desviada a favor de fêmeas. Representantes são as abelhas halictinas. Neste grupo as fêmeas hibernam já fertilizadas e produzem a primeira geração na primavera. Esta geração primaveril produz então a geração estival, mas alguns machos da 1ª geração sobrevivem para acasalar com fêmeas da 2ª. Devido a esta sobreposição de gerações, as fêmeas deveriam produzir na 1ª geração um excesso de machos, já que estes são mais valiosos em termos de fitness. Na 2ª geração, pelo contrário, como o acasalamento das fêmeas está parcialmente garantido pelos machos mais velhos, são o recurso limitante e portanto mais valiosas. A razão dos sexos alterna a favor das fêmeas. Nestas condições a haplodiploidia favorece a eusocialidade, já que o valor reprodutor de cada sexo será igual.

Sendo a haplodiploidia uma pré-disposição genética para ajudar, não é a causa desta. Duas hipóteses foram propostas para explicar o aparecimento da eusocialidade partindo do pressuposto estado ancestral de um himenóptero parasitoide solitário: (1) a de filhas ficarem em casa e ajudarem a sua mãe a criar as irmãs e (2) de irmãs partilharem o mesmo ninho, sendo uma das irmãs dominante na produção de ovos como actualmente existente na vespa *Trigonopsis cameronii*. Em ambos os casos os principais factores ecológicos a favorecerem a família a ficar em grupo são a defesa contra predadores e parasitas. Uma defesa comunitária é mais efectiva. Pelo outro lado a escassez de lugares apropriados para construir um ninho, ou ao contrário, a construção de um ninho muito elaborado, levam um grupo a ter vantagens selectivas sobre indivíduos solitários.

II CONTEÚDO DAS AULAS PRÁTICAS

O objectivo das aulas práticas de Etologia é familiarizar o aluno com as técnicas de **medição de comportamento** nas suas várias vertentes, e introduzi-lo à **formulação de questões e hipóteses** relevantes para a matéria e testáveis com a metodologia aprendida. Enquadra-se neste âmbito o “design experimental”, ou seja a construção de experiências e metodologias adequadas para responder às hipóteses formuladas de início.

Devido a estes objectivos as aulas práticas necessitam de alguma informação teórica, que é intercalada com aulas efectivamente práticas. Estas aulas teóricas não se enquadram no fluxo de matéria da parte teórica propriamente dita, pelo que são dadas no horário prático.

1. Vídeo: "Stimulus Response" - o circuito reactivo

1.1. Objectivos

Pretende-se, com esta aula, familiarizar o aluno com perguntas a colocar e a responder em Etologia. O vídeo (The Association for the Study of Animal Behaviour 1996) trata essencialmente de perguntas do tipo mecânico, as quais são respondidas mediante observação directa ou manipulação experimental. O vídeo enfoca ainda alguns aspectos aplicados da investigação etológica, assim como aspectos relacionados com a ética no trabalho com animais.

Os alunos deverão discutir em aula o vídeo e os problemas por ele abordados, podendo mesmo interrompê-lo para tal.

São introduzidas as regras éticas para a investigação em comportamento animal, publicadas pela Sociedade para o Estudo do Comportamento Animal do Reino Unido (The Association for the Study of Animal Behaviour 1991; Stamp Dawkins & Gosling 1996). Estas regras estão disponíveis para serem fotocopiadas pelos alunos.

Esta aula é introdutória ao estudo do comportamento animal, os alunos não necessitando de entregar um relatório para ser avaliado.

2. Introdução à medição de comportamento

2.1. Porquê medir comportamento?

2.1.1. Introdução

Comportamento geralmente é exclusivo a animais, em plantas não se fala normalmente em comportamento. Animais usam a sua liberdade de movimento e interacção com o ambiente biótico e abiótico para se **adaptarem ao meio**.

Adaptações:	busca de alimento evitar predadores encontrar local propício para viver atrair/encontrar parceiros sexuais cuidar dos descendentes
Investigar:	função diversidade comportamental valor adaptivo influência da experiência individual evolução do comportamento etc. ...

Existem várias razões para estudar o comportamento, desde a investigação médica com benefício directos para humanos, mas normalmente o benefício não está tão directamente visível. No entanto os animais podem ser modelos convenientes e eticamente aceitáveis para estudar processos e princípios gerais e muitas vezes com resultados aplicáveis ao homem. Estudos do tipo “Kaspar Hauser”, em que indivíduos são criados sem contactos com conspecificos, são extremamente úteis para distinguir capacidades inatas de adquiridas, mas não são eticamente toleráveis em humanos. Animais podem ser bons modelos servindo de exemplo o desenvolvimento do canto em aves ou as capacidades de orientação no mar de tartarugas marinhas. Também não se pode descorar que animais podem ser simplesmente objectos atractivos para o investigador.

Subsiste a visão de que o estudo básico do comportamento animal não tem utilidade prática e que é uma perda de tempo. No entanto o exemplo do estudo sobre a agressão serviu para compreender-mos este fenómeno também em humanos. Foram propostos dois modelos concorrentes:

1. modelo: A agressão é acumulada e é descarregada (Konrad Lorenz):
⇒ Previsão: para evitar agressão deve-se promover oportunidades para descarregar a agressão de forma inofensiva (filmes, etc...).
2. modelo (hoje aceite e demonstrado): As oportunidades para comportamento agressivo aumentam com a agressividade (Hinde 1982)
⇒ Previsão: para controlar a agressão deve-se evitar situações que a provoquem.

Sabemos, em alguns casos, o mecanismo do comportamento (sentidos, nervos, músculos, etc..). Para quê medir o resultado - o comportamento? Por analogia, o conhecimento do número de vezes que uma letra se repete num livro não nos diz nada sobre o seu conteúdo! O conhecimento do mecanismo, não nos diz nada sobre as razões últimas, o porquê. Somente conhecendo o comportamento dos animais, podemos conservá-los no seu habitat, lidar com eles, domesticá-los, criá-los, combatê-los, em geral interagir com eles.

Sendo o conhecimento do comportamento tão importante, estas aulas práticas terão como objectivo iniciar o aluno na medição comportamental, incluindo todas as fases preparatórias da pergunta à escolha das técnicas de medição apropriadas, até à análise dos dados e sua interpretação.

2.2. Generalidades

2.2.1. Perguntas em comportamento

Qualquer medição começa pela pergunta que queremos responder. São repetidas as 5 questões de Tinbergen.

2.2.2. Níveis de análise/observação

Importante é definir o grau de detalhe que se pretende obter ao responder à pergunta proposta. Esse grau varia desde o estudo da complexidade de um sistema social até ao detalhe espacial dos movimentos de um único indivíduo. Normalmente um elevado grau de detalhe comporta algum obscurecimento de problemas mais gerais, no entanto a resposta exacta depende da pergunta. Um elevado grau de detalhe também pode ser custoso em termos de tempo de observação necessários, e tem de ser balanceado com o tempo disponível para obter resultados.

2.2.3. espécie a estudar

Devemos escolher a espécie a estudar. De novo a escolha depende da pergunta. Os seguintes factores deverão ser tidos em conta:

1. Acessibilidade (espécie visível e comum, período de actividade)
2. Tolerância ao observador
3. História de vida (e.g. vida longa/curta)
4. Conhecimentos prévios (ecologia, genética, comportamento)
5. Relação problema a estudar \leftrightarrow comportamento da espécie (não estudar voo em peixes)
6. Representatividade da espécie para problemas gerais

2.2.4. Local/tipo de estudo

A escolha do local mais apropriado do estudo reverte-se também de importância. Em geral um estudo visa **testar entre hipóteses opostas**, existindo dois tipos básicos de investigação em etologia: **experimental** e de **observação**.

Estudos de campo:

Os animais estão adaptados ao seu meio natural e só aí é que o seu comportamento natural poderá fazer sentido. No entanto trabalho de campo cria dificuldades, começando pela incontrolável meteorologia.

Laboratório

Em laboratório as variáveis que podem influenciar o comportamento podem ser estandardizadas e limitadas em número, pelo que hipóteses contrastantes podem ser mais claramente separadas. Dificuldades residem no custos mais elevados de manutenção de laboratórios e animais e na possível não representatividade dos resultados para o comportamento natural no objecto de estudo.

Existem ainda **estudos mistos**, em que experiências controladas podem ser efectuadas no campo ou em situações semi-naturais através da manipulação de determinadas variáveis. É descrito o exemplo do estudo do esforço parental no caranguejo *Metopaulias depressus* (Diesel 1992) com manipulações experimentais em situação de campo.

Um outro ponto importante é o design experimental. É necessário sempre ter grupos de controlo, e pensar nas variáveis dependentes e independentes, e nos efeitos não controlados, efeitos de ordem. Estes pontos ficarão mais claros no decorrer das aulas.

2.2.5. Diferenças individuais

Indivíduos variam no comportamento: Artefacto ou estorvo? De facto a variabilidade comportamental pode ser o ponto de interesse e os estudos mais modernos enfocam justamente esta variável. Exemplos são a comparação entre sexos, idades, situações, etc.

Existe variabilidade entre indivíduos, entre situações diferentes num mesmo indivíduo, temporal, espacial, etc. ...

2.2.6. Ética e bem-estar animal

Informam-se os alunos dos seguintes dois guias mais actuais neste domínio:

The Association for the Study of Animal Behaviour 1991. Guidelines for the use of animals in research. *Anim. Behav.* **41**: 183-186.

Stamp Dawkins, M., and Gosling, M. 1996. Ethics in research on animal behaviour. *In Anim. Behav. Edited by Association for the Study of Animal Behaviour. Academic Press, London.* pp. 64.

As perguntas mais importantes a colocar-nos antes de um estudo comportamental são as seguintes, cujas respostas deverão ser cuidadosamente contrabalançadas:

- 1º: Qual a importância dos resultados esperados (para os seres humanos, ciência, etc. ...)
2º: Qual o sofrimento que isso deverá causar

2.2.7. Antropomorfismo

Um problema com o qual o investigador tem de aprender a lidar é a interpretação do comportamento animal com base na própria experiência cognitiva e de vida. Essa tendência é difícil de controlar, tomando às vezes formas muito subtis. O investigador tem de se autocontrolar e ter esse perigo sempre presente.

2.2.8. Passos a seguir no estudo do comportamento

Segundo (Martin & Bateson 1994) um estudo deve seguir os seguintes passos:

1. Pergunta
 geral, mais específica: dita metodologia subsequente
 informação pela literatura
2. Observação preliminar e formulação de hipóteses
 processo criativo, descrição
 hipóteses: actualização através da literatura
3. Fazer previsão a partir da hipótese
 hipóteses claras geram previsões claras
4. Escolher método de medição e variáveis
 nesta aula
5. Colher dados
 nas aulas seguintes
6. Análise, utilizando ferramentas apropriadas (exploratória, confirmatória:
 estatística!!!!)
 tb. nas aulas seguintes

2.2.9. Antes da medição

(i) Observação preliminar

Antes de **medições quantitativas** é imperativo incluir um período de **observação informal**:

- É a base para a formulação das hipóteses.
- Produz uma maior familiaridade com o sujeito, sendo a base para a escolha das variáveis a medir e dos métodos mais apropriados

Os dados destas observações preliminares não devem ser incluídos nos resultados, devido entre outras razões ao efeito de treino do observador e à deriva de observador. É importante também o investigador familiarizar-se com o sujeito da sua investigação através de **observação informal** e através de **trabalhos publicados**.

(ii) Descrição do comportamento

Tipos de descrição:

1. **Estrutura** física e/ou temporal (postura, movimentos do sujeito: anda, dorme, voa)
2. **Consequências** do comportamento (e.g. efeitos dos actos: obtém comida, escapa predador)
3. **Relação espacial** (a posição relativa é importante: aproxima-se, afasta-se)

Acetato
passos

É dado o exemplo do acto de ligar a luz (consequência) e de pressionar o interruptor com o polegar (estrutura). A descrição pela **estrutura** inclui normalmente **muito detalhe**, e leva capacidade do observador rapidamente ao limite. Daí optar-se muitas vezes pela descrição pela **consequência**, que é mais **económica**. No entanto deve-se ter alguma cautela. Algumas das **presumidas consequências** podem estar erradas, pelo que os nomes a dar a cada categoria devem usar terminologia neutra. Por exemplo a categoria "vocalização de angústia" implica uma interpretação, enquanto que "piar" seria neutro.

(iii) Categorias de registo

O **comportamento é um fluxo contínuo de movimentos e acontecimentos**. Para o medir deve ser dividido em **unidades discretas** ou **categorias**. Categorias podem ser unidades mais ou menos naturais como grunhir ou picar, ou **padrões de acção**, sob os quais se subentende uma **sequência comportamental altamente estereotipada**. A escolha das categorias depende da pergunta a que se quer responder. Como linhas gerais para a escolha deve-se escolher um **número suficiente de categorias** para descrição do ponto de interesse e para obter alguma informação de fundo. A escolha de categorias a mais rapidamente leva o observador ao limite da sua capacidade. Deve-se **definir cada categoria claramente**, e as categorias devem ser exclusivas. As definições devem ser anotadas de forma **inambígua**. Categorias deveriam ser **independentes** e portanto não devem medirem a mesma coisa. Devem ser ainda **homogéneas**, ou seja todas as componentes devem ter as mesmas propriedades. Iniciantes na observação comportamental normalmente medem categorias a mais. Pelo outro lado, em caso de dúvida é melhor medir um pouco mais do que o necessário sem perder o objectivo inicial de vista, já que muitas vezes é impossível voltar atrás para incluir uma variável esquecida. Na escolha de categorias é útil o **etograma**, uma **listagem dos principais comportamentos e suas frequências relativas**, sendo que esta fase deverá ser efectuada quando se inicia a observação de uma espécie nova. Muitos etogramas também já se encontram publicados.

2.2.10. Tipos de medidas

Definem-se quatro tipos básicos de observações comportamentais: **latência**, **frequência**, **duração**, e **intensidade**.

(i) Latência, Frequência, Duração e Intensidade

Latência

Definição: Tempo até à 1ª ocorrência do comportamento (relativo ao início da sessão ou apresentação de estímulo)
 Exemplo: Caixa de Skinner, rato carrega interruptor 6 min após início.
 Problemas: num período experimental, o comportamento pode não ocorrer. É explicado como se calcula a média da latência nestes casos.

Frequência

Definição: vezes que um padrão comportamental ocorre por unidade de tempo (taxa)
 Exemplo: Caixa de Skinner, n.º de vezes que rato carrega interruptor:
 $60x/30\text{min}=2/\text{min}$
 Problemas: Este é o tipo de observação mais frequente. Deve-se sempre relatar a unidade de tempo.

Duração

Definição: duração: tempo que dura uma única ocorrência de um comportamento
duração total: somatório da duração de todas as ocorrências de um comportamento durante um período em unidades de tempo/tempo de observação ou % do tempo de observação (proporção)
duração média: tempo que uma única ocorrência demora em média. Calculável dividindo duração total pelo número de ocorrências.
 Exemplo: observação da lactação de uma cria por 60min, nos quais a cria lactou por 3,10,1,1,1min: duração total = 16min, proporção $16/60=0.27$, duração média $16/5=3.2\text{min}$
 Problemas: frequência e duração = medidas mais comuns; tipo de medida depende da pergunta (duração de uma interacção social enfatiza a **continuação**, frequência enfatiza o **início**).

Intensidade

- Definição: depende
Índice de intensidade fácil: Taxa local = número de actos por unidade de tempo (n.º de passos, n.º de colheradas, etc.)
- Exemplos: amplitude/velocidade de um movimento de braço, intensidade sonora (db) de uma vocalização
- Problemas: exige normalmente equipamento de medição e análise mais especializado.

*(ii) Eventos vs. estados**Eventos*

- Definição: Padrões comportamentais de duração relativamente curta
- Exemplo: movimentos discretos do corpo, vocalizações (no. de vezes que cão ladra em 10min)
- Tratamento: Como pontos no tempo \Rightarrow mede-se frequências de ocorrência

Estados

- Definição: Padrões comportamentais de duração relativamente longa
- Exemplo: actividades prolongadas, posturas corporais, medidas de proximidade (sentado, deitado, a correr): duração total do tempo passado a dormir por um cão (por 24h)
- Tratamento: Como duração (média, total ou %). O início e fim de um estado podem ser registados como eventos.

(iii) Agrupamento de comportamentos

- Definição: Padrões comportamentais que ocorrem em agrupamento temporal
- Exemplo: picar de pintos (ver acetato)
- Tratamento: quando discretos, fácil de visualizar. Quando não, pode-se utilizar um critério estatístico (distribuição da frequência dos intervalos deve ter vários picos se houver agrupamentos).
- Outra possibilidade: log-survivorship analysis: condições:

(iv) Preferência e resposta diferencial: testes de escolha

Nestes casos mede-se a resposta e/ou a intensidade da mesma em relação a um estímulo apresentado. Deve-se definir antes o tipo de estímulo (animal, audio, visual, cheiro, temperatura, etc...), e como apresentar estímulo (de forma sucessiva, simultânea, etc...). Deve-se ainda definir quantas vezes se vai testar o animal experimental (1, 2 ou mais, testar vários indivíduos). Na análise quantifica-se a taxas de resposta, ou seja a percentagem de reacções no total de todas as respostas.

(v) Definição de grupo

Como animais podem estar a distancias distintas uns dos outros, a definição do que queremos denominar de grupo deve ser decidida antes de um estudo. Um forma de definir um grupo por critérios mais exactos é, em observação prévia, quantificar a distribuição no espaço dos animais e medir as proximidades relativas destes ao seu vizinho mais próximo "**nearest neighbour distance**". Se a distribuição destes valores for bimodal poder-se-á definir como grupo aqueles animais que se situem perto da primeira moda. É importante **deixar explícito e escrito como se definiu os grupos**, já que isso nem sempre é óbvio para um observador ou leitor.

(vi) Hierarquias de dominância

Indivíduos pertencentes a um grupo não são todos iguais. Alguns têm acesso preferencial a recursos diversos, em detrimento de outros. Essa estrutura é denominada de **estrutura de dominância e subordinação** dentro de um grupo. A sua medição faz-se através da quantificação do número de vezes que um animal toma o lugar ou suplanta outro, sendo os resultados apresentados em forma de matriz como no exemplo dado.

(vii) Índices de associação

Além de grupos estarem muitas vezes hierarquizados, animais individuais têm muitas vezes preferências por certos outros indivíduos, com os quais se relacionam mais. Um exemplo notório é a ligação entre cria e mãe. Essa associação entre membros de um grupo pode ser quantificada mediante a medição do número de vezes que indivíduos A e B são

<p>Acetato Matriz de dominância</p>

vistos em conjunto, calculando-se o **índice de associação**:

$$I.A. = \frac{N_{AB}}{(N_A + N_B + N_{AB})}$$

Este índice pode ser calculado para todos os pares de indivíduos do grupo.

(viii) Manutenção de proximidade

Alguns animais passam mesmo muito tempo juntos a exemplo de uma mãe e sua cria. Uma pergunta interessante a responder será até que ponto a proximidade dos dois é devida aos movimentos de um só membro do par, em vez do outro (quem segue quem). Mede-se então as vezes que um indivíduo se aproxima ou afasta, enquanto que o outro não se move, e compara-se essas frequências segundo o **índice de proximidade**:

$$P_A = \frac{U_A}{(U_A + U_B)} - \frac{S_A}{(S_A + S_B)}$$

com U_A = n.º de ocasiões em que o par se uniu por causa de A (e resp. p/B)

e S_A = n.º de ocasiões em que o par se separou por causa de A

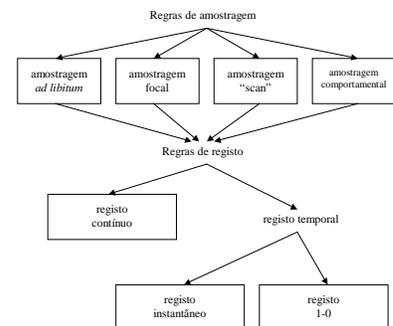
Este índice varia entre -1.0 a +1.0.

2.2.11. Métodos de registo

Acetato
Regras registo

Uma vez definidas as perguntas a serem respondidas e as variáveis a serem observadas e quantificadas, deve-se decidir qual a melhor forma de observar os animais e de registar os dados (Martin & Bateson 1994). Têm de ser tomadas duas decisões:

- 1) Qual o indivíduo(s) a observar e quando?
Esta decisão é tomada nas definições das **regras de amostragem**.
- 2) Como registar o comportamento. Devem ser definidas **regras de registo**.



(i) Regras de amostragem

Amostragem Ad libitum

Definição: Amostragem **sem limitações sistemáticas** de quem e onde amostrar.
 Problema: Tendência a amostrar comportamentos e indivíduos mais visíveis (comportamentos raros não são registados ou são **subestimados**)
 Utilidade: Para observações **preliminares**.

Amostragem Focal

Definição: Amostragem do comportamento de um **animal individual (indivíduo previamente determinado)**, registo de **várias categorias** comportamentais, registo de alguns aspectos de **indivíduos vizinhos** ao qual um comportamento do animal focal é dirigido)
 Problema: O animal focal pode desaparecer do campo de visão. Deve-se registar essa fase como tempo morto ou não visível. Deve-se ter em conta que algumas actividades podem ocorrer somente nessas alturas em locais escondidos, como por exemplo acasalar em toucas. A perseguição do indivíduo focal pode levar à possibilidade de interacção com o observador, que deve ser evitada.
 Utilidade: Técnica mais usual de amostragem.

Amostragem "Scan"

Definição: Amostragem de um **grupo** de indivíduos, onde o comportamento de cada um é rapidamente julgado, passando-se a observar o seguinte. Utiliza-se a técnica da **amostragem instantânea** para cada indivíduo (termos não são sinónimos).

- Problema: Só se consegue observar um n.º reduzido de categorias simples e fáceis de discernir. Comportamentos mais crípticos podem ser subestimados
- Utilidade: Médias comportamentais sobre vários indivíduos, comparação de grupos de animais, etc..... Pode ser utilizado em conjunto com a observação focal (Expl. Iguanas)

Amostragem comportamental

- Definição: Observação de um **grupo**, registando a ocorrência de uma **única categoria comportamental** em conjunto com a **identidade dos indivíduos** envolvidos
- Problema: Registo somente de actividades sobressalientes
- Utilidade: Registo de comportamentos raros como lutas e acasalamentos

(ii) Regras de registo

Existem duas maneiras básicas para registar dados comportamentais, o **registo contínuo**, e a **registo temporal**. Cada um destes tipos de registo pode ser subdividido em variantes.

Registo contínuo

- Definição: Registrar **todas as ocorrências**. Fazer um levantamento exacto e completo do comportamento através de frequências reais, durações, horas de início e fim de actividades. Este tipo de registo é muitas vezes efectuado através de análise de imagens de vídeo.
- Problemas: Para eventos e estados devem-se registar **frequências reais**, ou seja o número de eventos que acontecerem durante todo o tempo de observação. Para estados devem-se registar **início e fim** de cada um e calcular durações. Cuidado em **não incluir** as durações de **comportamentos em que início ou fim não foram observados**.
- Utilidade: Importante quando o objectivo são **sequências de comportamentos**. É necessário contrabalançar o grau de detalhe da observação e exactidão das medidas de início e fim.

Registo temporal

Trata-se de um **registo periódico**. Definem-se duas variantes: **registo instantâneo e registo 1-0**.

Registo instantâneo

- Definição: Neste tipo de amostragem o tempo de observação é subdividido em **intervalos de amostragem**. No fim de cada intervalo o animal é observado e regista-se se um comportamento ocorre ou não. O número de ocorrências é expresso como percentagem do total de intervalos de amostragem.
- Problemas: O problema com este tipo de amostragem é o volume de informação ser menor, tendo, no entanto, a vantagem de se poderem observar mais indivíduos. É necessário também balançar o n.º de categorias comportamentais a registar com o n.º de indivíduos a observar, de forma a não sobrecarregar o observador. Comportamentos raros não podem ser aferidos desta maneira.
- Utilidade: Esta forma de registo usa-se para quantificar categorias comportamentais fáceis de discernir. Em especial tem aplicabilidade no registo directo do comportamento de vários animais. Desta forma garante-se que se está a comparar animais em situações semelhantes. Por exemplo Dellinger (Dellinger 1991) observou cada 5 min. o comportamento de machos territoriais de iguanas marinhas em registo instantâneo. Foi assim possível um único observador registar o comportamento de 9 machos em simultâneo, podendo-se comparar o desempenho de cada um. Muito prática resultou ser a utilização de temporizadores, “beepers”, que apitam cada x minutos. Alguns modelos de relógios CASIO têm essa capacidade.

Registo dual 1-0

- Definição: Trata-se de uma variante do registo instantâneo, com a diferença que o comportamento não é aferido no instante da observação, sendo registado se esse comportamento ocorreu durante o intervalo de observação antecedente.

Problemas: Este tipo de amostragem não é muito usual, sendo mesmo desaconselhado por alguns autores. As frequências obtidas não são frequências verdadeiras, e é necessário ser-se cauteloso na interpretação dos resultados

3. Medição de comportamento I: observação de baratas

3.1. Objectivos

Pretende-se, com esta aula, familiarizar o aluno com as dificuldades inerentes à observação do comportamento e sua quantificação, utilizando como modelo um sistema simples: o comportamentos de higiene em baratas ou outros insectos. Os alunos deverão conduzir a investigação por si só, ou seja, deverão formular as perguntas e hipóteses e testá-las mediante observação. O comportamento dos animais deverá ser subdividido em categorias comportamentais.

Perguntas possíveis incluem: Como é que o comportamento de limpeza está organizado; Será que todos os movimentos de limpeza são efectuados com a mesma frequência; Será que os movimentos são efectuados em sequência aleatória, ou têm alguma sequência fixa; Existem diferenças comportamentais entre diferentes indivíduos; Qual a função deste comportamento?

3.2. Material

Cronómetros, papel e lápis

Baratas recolhidas pouco antes e mantidas num terrário com serradura ou aparas
frascos de 2 ou mais litros de volume, com papel ou serradura no fundo, para observação
papel de cozinha para servir de rolha aos frascos e para outros fins
giz e um pouco de lixa grossa

3.3. Métodos

Os alunos devem juntar-se dois a dois, um observador e um anotador. Os papéis devem ser trocados durante o decorrer da aula

1. Observe os animais a ser utilizados na aula. Habitue-se à sua anatomia, tente distinguir os sexos, observe os seus comportamentos dentro do terrário
2. Introduza 1 animal dentro do frasco de observação. Defina categorias de comportamento. Tente já anotar o comportamento. Não movimente o frasco, para não interferir com o animal.
3. Defina um plano de observação utilizando os conhecimentos adquiridos em (1-2). Tente levantar questões e hipóteses que lhe parecem relevantes. Desenhe um "Check-sheet" no qual depois irá anotar as observações.
4. Discussão entre todos do procedimento a seguir.
5. Introduza um animal novo no frasco e inicie o cronómetro. Comece de imediato a anotar o comportamento. Não interfira com o comportamento. O período de observação é de 15 minutos.
6. Repita as observações com outros animais num tubo novo.
7. Tente montar uma experiência simples, para provar que certos comportamentos são para "limpeza".
8. Observe de novo 15 minutos
9. Discussão geral sobre os resultados obtidos e as ilações a tirar.

3.4. Literatura

(Dawkins & Dawkins 1976; Monaghan & Turner 1991)

4. Introdução ao tratamento de dados e estatística em etologia

4.1. Introdução

Esta aula teórica, dada no horário das práticas, tem por função repetir alguma da matéria da cadeira de Bioestatística enfocando aqueles testes e métodos necessários para a análise de dados comportamentais. É dada menos atenção à exactidão matemática, sendo focado mais o ponto de vista do utilizador. O aluno já tem de ter **conhecimentos prévios**. É necessário **consultar apontamentos** da cadeira biostatística e demais **literatura**. A razão desta revisão prende-se com o facto de que os dados recolhidos em análises comportamentais são normalmente de tamanho reduzido, sendo necessário recorrer a análise estatística não-paramétrica. A maioria dos alunos normalmente não tem prática nestas análises, sem as quais, no entanto, esta cadeira fica com os seus objectivos comprometidos.

4.1.1. Livros e programas informáticos

Os dois livros principais de consulta para esta aula são: (Siegel 1959; Zar 1984). Para além destes aconselha-se ainda a consulta (Sokal & Rohlf 1981; Hoaglin et al. 1983; Mosteller & Rourke 1993). O programa Excel da Microsoft é suficiente para a maioria dos problemas, desde a introdução de dados à análise. Para análises mais complexas existem muitos programas no mercado, um dos melhores sendo o SPSS (SPSS Inc. 1997). Convém sempre também consultar o livro básico destas práticas (Martin & Bateson 1994).

4.2. Tipos de dados

Existem as seguintes escalas:

4.2.1. Escala de intervalo e razão

A distância numérica entre os valores é conhecida.

- de **intervalo**: com **ponto 0** conhecido (comprimento tartaruga)
- de **razão**: **sem ponto 0** (temperatura)

As escalas podem ser **discretas** (só valores inteiros) ou **contínuas** (com valores intermédios). Trata-se da escala mais conhecida, sendo exemplos as contagens, medições métricas, etc... A esta escala podem ser aplicadas operações aritméticas. A maioria dos testes estatísticos funcionam a este nível.

4.2.2. Escala ordinal

Esta escala não tem atribuição de valor numérico. Os itens estão relacionados entre si através de **equivalência** (todos do mesmo tipo) e **relatividade** (um é mais, menos ou igual ao outro, mas não se sabe quanto). Trata-se de uma **escala muito usada em comportamento**. As categorias podem ser simbolizadas por nomes, letras ou números. A preferência de um animal por um tipo de comida poderia servir de exemplo. Caso se use números para classificar estas categorias, é necessário manter em mente que uma preferência de grau 6 não é 3 vezes mais preferida do que uma de grau 2. Simplesmente a de grau 6 é mais preferida que a de grau 2, por quanto não se sabe. Por conveniência do investigador, às vezes medições a escala de intervalo podem ser expressas desta forma. Um exemplo é o tamanho de tartarugas, que classificamos de pequena, média ou grande.

4.2.3. Escala nominal

Trata-se da escala de menor precisão, os itens são categorizados, sem dizer nada sobre a sua relação. Os dados não podem ser ordenados segundo valor numérico, a única qualidade que detêm é a **equivalência**. Exemplos são a categorização de animais por sexo macho/fêmea. As **categorias comportamentais** pertencem a esta escala.

4.3. Análise Exploratória vs. Confirmatória

Técnicas estatísticas servem dois objectivos diferentes, (1) análise exploratória: estatística descritiva, e (2) análise confirmatória: o testar de hipóteses.

4.3.1. análise exploratória (EDA)

O processo de extrair, juntar, resumir, e apresentar resultados. Esta análise serve também para formular novas hipóteses a partir dos dados aferidos. A análise gráfica é uma das melhores, sendo muito utilizado o “scatterplot” e o histograma de frequências. Deve-se sempre graficar primeiro os resultados, a leitura de gráficos é normalmente mais intuitiva do que a de tabelas complexas. Adicionalmente deve-se calcular estatísticas descritivas.

4.3.2. análise confirmatória

Trata-se de estatística de inferência ou simplesmente do testar de hipóteses, portando do cálculo da probabilidade de que um resultado seja consistente com a **hipótese de nulidade** (e.g. existe diferença entre os valores dos dois grupos). Normalmente estas análise são efectuadas em computador, **mas** deve-se primeiro tentar conhecer os dados (EDA) e **familiarizar-se** com os mesmos. O **problema** é que o **computador** (black-box) faz tudo, mesmo quando os dados ou a hipótese não estão correctos. A análise de dados **não é** um processo puramente mecânico: existe mais do que uma maneira e à medida que se vão descobrindo resultados e comparando com hipóteses, outras vão surgindo. É um **processo criativo** e requer imaginação e inteligência além de conhecimentos.

4.4. Probabilidade e significância

Alguns termos estatísticos:

4.4.1. Hipótese de nulidade e alternativa

H₀: é a hipótese base contra a qual o resultado obtido é comparado. Normalmente prevê a **inexistência** de efeitos (não existe diferença, não existe relação entre variáveis).

H_A: é a hipótese alternativa que se **supõe** ser verdadeira no caso de não se aceitar H₀. Esta hipótese **não pode ser testada**, o que se testa é H₀.

4.4.2. Nível de significância

Em geral a estatística serve para se saber se um efeito observado é real, ou é devido a factores aleatórios como erros de medição. Especificamente a pergunta a que um teste estatístico responde é: qual a probabilidade, no caso de H₀ ser verdadeira, de obtermos, por mera casualidade, o resultado que observado? Se essa probabilidade for baixa, significa que o nosso resultado não resulta de mera casualidade, mas que sim, que se trata de um efeito real.

A probabilidade de obter esse resultado observado é denominada de **nível de significância**

Por convenção, determinamos que resultados cuja **probabilidade** seja **inferior a 5%** (**p<0.05**) sejam considerados **significativos (rejeita-se H₀)**, ou seja não aconteceram por mera casualidade.

Níveis de significância utilizados normalmente são os da tabela seguinte, que inclui as abreviaturas mais usuais, os asteriscos:

p<α			
5%	1%	0.5%	0.1%
0.05	0.01	0.005	0.001
*	**		***

Programas estatísticos dão probabilidades exactas. Num texto não se deve, no entanto, colocar valores como p=0.044758, mas sim arredondá-los para normalmente não mais de 3 dígitos como p=0.045. Atenção: em termos coloquiais diz-se **altamente significativo**, mas realmente, isso significa que a **probabilidade é mais baixa**, o valor numérico é inferior!

4.4.3. Erros do tipo I e II

Ter um nível de significância inferior a 0.05 não significa que o resultado seja realmente verdade. Significa que a probabilidade é baixa de obter um resultados desses por mera

casualidade. Isto implica que **podemos cometer erros**, mesmo com a melhor das estatísticas. Existem 2 tipos de erros:

TIPO I: H_0 é realmente verdade, mas rejeitamo-la: prob. = α = nível de significância

TIPO II: H_0 é realmente falsa, mas aceitamo-la: prob. = β

4.4.4. Poder ou força de um teste estatístico

A força de um teste é a sua sensibilidade em detectar efeitos reais, ou seja a **probabilidade de rejeitar H_0 quando é mesmo falsa = $(1-\beta)$** . Quanto maior a força de um teste, maior a probabilidade de detectar efeitos reais, estando α fixado (e.g. 5%). Pode-se aumentar o poder de um teste através do

1. aumento do tamanho da amostra
2. melhoramento do design experimental, por exemplo reduzindo erros de medição, etc. ...

4.4.5. Testes uni- e bilaterais

Pode-se fazer previsões sobre a direcção de um efeito, por exemplo a barata limpa-se mais vezes após ser suja com giz. Neste caso os testes devem utilizar valores de α de tabelas **unilaterais**. Alternativamente, pode-se não fazer previsão nenhuma, como “a barata comporta-se de forma diferente, limpa-se mais ou menos vezes, após ser suja com giz. Neste caso o teste a usar é **bilateral**.

A decisão sobre o teste a efectuar e portanto a previsão devem ser tomadas e feitas antes do teste, melhor mesmo antes da experiência. Em testes bilaterais o **nível de significância** altera-se para o dobro (uni: $\alpha=0.05$, bi: $\alpha=0.10$). Em etologia, a não ser que se tenha uma justificação muito boa, devem-se utilizar sempre testes bilaterais, já que se está a trabalhar contra a nossa hipótese. Se ela mesma assim resultar significativa estamos seguros do nosso resultado.

4.4.6. Parâmetros e Variáveis

Parâmetros são todas as **quantidades que permanecem constantes**, ao contrário das **variáveis**. No caso em consideração os parâmetros são a média, o desvio padrão, etc.. Variáveis seriam categorias comportamentais, frequências, etc.. Parâmetros descrevem uma população inteira e são geralmente estimados quando da análise de uma amostra (assume alguns requisitos subjacentes à população da qual se extraiu a amostra). Procedimentos da **estatística paramétrica** assumem algo sobre os parâmetros populacionais, quase sempre o pressuposto é que estes se encontram distribuídos de acordo com a **distribuição normal**.

4.4.7. População e Amostra

Em estatística consideram-se como **população todos os itens ou indivíduos** (animais, vocalizações, níveis de testosterona, etc.) sobre os quais se pretende fazer uma **inferência estatística**. Uma **amostra** é o grupo específico, seleccionado da população, no qual efectuamos as medições (inquéritos, observações, contagens, etc.). Estas medições são usadas para inferir sobre a população. A generalização dos resultados através de uma amostra é, por vezes, difícil. Generalizações demasiado amplas podem resultar falsas como a inferência do tamanho dos Portugueses a partir da medição dos tamanhos dos alunos de uma turma.

(i) Amostra aleatória

O **processo de selecção** de uma amostra deve ser efectuado para que confira **igual probabilidade de escolha a cada item da população**. Só nesse caso a amostra é denominada de **amostra aleatória**. Amostragem aleatória verídica é muitas vezes referida, mas raras vezes conseguida na prática. Pequenos erros ou factores dificultam isso (iguanas que se escondem, tendência em observar animais mansos, etc.).

(ii) Amostra representativa

A amostra representativa é aquela que tem as mesmas características gerais da população (distribuição etária, de peso, razão de sexo, etc.).

(iii) Amostra meio acidenta (haphazard)

Amostra escolhida através de um critério arbitrário (visibilidade, disponibilidade, etc.).

Muitas amostras declaradas aleatórias são, na realidade, meio acidentais.

4.4.8. Magnitude do efeito vs. significância estatística

A **magnitude de um efeito** é a diferença entre valores de duas amostras, por exemplo no tamanho da correlação, etc.. A **significância estatística** é a probabilidade de que o efeito observado tenha sido causado por razões aleatórias. Os termos não são sinónimos!

alta significância ≠ magnitude elevada

Um efeito pode ser altamente significativo, mas sem relevância biológica por ter uma magnitude pequena. Por exemplo a diferença do tamanho médio entre europeus centrais e do sul é de somente poucos milímetros, mas altamente significativo. **Quando se relatam resultados deve-se dar sempre, em conjunto com significância, alguma estimativa da magnitude.**

4.4.9. Processo de inferência estatística

Em geral a estatística serve para se saber se um efeito observado é real, ou se é devido a factores aleatórios como erros de medição. Os seguintes passos devem ser dados:

Especificar Hipótese de Nulidade

e.g. H_0 : não existe diferença entre dois grupos
especificar se o teste deve ser **uni-** ou **bilateral**

Seleccionar teste apropriado

Depende da questão: os mais simples usados em etologia são χ^2 , sinal, teste de U, de t, de Wilcoxon, correlação de Pearson ou Spearman

Seleccionar nível de significância

já falado

Calcular valor da estatística

escolher algoritmos de um livro e calcular (no início melhor que utilizar computador)

Determinar valor crítico

Verificar tabelas estatísticas. Ter em conta se uni- ou bilateral

4.4.10. Testes paramétricos vs. não paramétricos

(i) Paramétricos

Exemplos são o teste-de-t-de-Student, ANOVA, correlação de Pearson. Estes testes são mais poderosos, mas têm alguns requisitos, sendo o principal o da distribuição normal dos dados a analisar. São pré-requisitos: (1) normalidade, (2) homogeneidade das variâncias, ou seja as amostras devem ter variâncias aproximadamente iguais, (3) a aditividade, sendo os efeitos de tratamentos ou condições normalmente aditivos, (4) as medições devem ter sido efectuadas a escala de intervalo ou razão. Alguns testes ainda têm o pré-requisito da linearidade de associação entre variáveis independentes e dependentes.

Dados comportamentais violam estes requisitos muitas vezes. Possíveis saídas são:

1. Transformação dos dados
2. Utilização de testes não-paramétricos, aconselhado veementemente.

(ii) Não-paramétricos

Exemplos são o Teste-de-U-de-Mann-Whitney, Teste-das-ordens-afectadas-de-sinais-de-Wilcoxon (Wilcoxon matched-pair test), χ^2 , Correlação-ordinal-de-Spearman

Estes testes são:

1. livres de muitos pré-requisitos
2. mais robustos (firmes), menos poderosos
3. aplicáveis também a medições de nível **ordinal**, alguns testes mesmo para escala **nominal**
4. mais fáceis de calcular manualmente
5. melhor para trabalhos com amostras pequenas (etologia)

As diferenças em poder não são muito grandes por exemplo entre a correlação de Spearman vs. Pearson é de apenas 91%. No entanto não existem alternativas não-paramétricas para todos os testes.

4.5. Análise de frequências

4.5.1. Chi-quadrado (2)

Em comportamento é muito comum contar observações. Dados de contagens originam frequências. Um exemplo são a contagem de observações por categorias comportamentais, o n.º de respostas certas numa experiência, o n.º de erros, matrizes de transição, etc... Os dados registam-se normalmente em várias **variáveis** subdivididas cada uma em **categorias**.

4.5.2. Tabelas de contingência 1xk - "goodness of fit"

Problema: Queremos testar se as frequências de ocorrência seguem algum padrão por nós definido, seguem alguma distribuição teórica.

Exemplo: Vaca preta: 30 indivíduos viram para a direita, 10 viram para a esquerda

Tabulação dos dados numa **tabela de contingência**

Hipótese: no caso da viragem ser aleatória, esperaríamos tantos animais a virar para um como para o outro lado

cálculo do χ^2
comparação com **valores críticos** da tabela
se: $\chi^2 > \text{do que valor crítico} \Rightarrow \text{rejeitar } H_0$

Condições: observações devem ser **independentes**
os valores observados **não** devem ser **inferiores a 5** quando $k=2$
ou
não deve haver **mais de 20%** dos valores observados **inferiores a 5** quando $k>2$

Este teste pode ser efectuado com qualquer valores esperados \Rightarrow depende da hipótese do investigador, e.g. poderíamos testar se 2/3 das vacas pretas viram à direita vs. 1/3 à esquerda, etc...

4.5.3. Tabelas de contingência 2x2

Problema: Queremos testar se as frequências de ocorrência nas categorias de uma variável são **independentes** das categorias na segunda variável \Rightarrow **teste de independência** (frequência nas colunas é independente da frequência nas linhas)

Exemplo: Será que a frequência das categorias comportamentais é **independente** da barata ter, ou não, sido suja com giz?

Tabulação dos dados numa **tabela de contingência**

cálculo do χ^2
cálculo dos **gl**
comparação com **valores críticos** da tabela
se: $\chi^2 > \text{do que valor crítico} \Rightarrow \text{rejeitar } H_0$

4.5.4. outros

Além destes testes, existem testes de chi-quadrado com 3 e mais variáveis e mais categorias. Pode-se ainda testar partes das tabelas, ou seja, pode-se averiguar quais as células que causam certos resultados. Existem além disso outros testes, como seja o **teste de G** que pode ser utilizado em vez do Chi-quadrado.

4.6. Descrição de dados: Medidas de tendência central e de variação

Dados com muitas categorias ou dados de **intervalo** e **razão** (distância numérica entre valores conhecida). Exemplos: todo tipo de latências, durações e intensidades. Como se

descreve este tipo de dados? Por um lado podemos contar cada valor e assim obter **frequências**.

4.6.1. Histograma da Distribuição de Frequências

A melhor forma de observar essas frequências é através de um **histograma da distribuição de frequências**.

Exemplo: ângulos de saída da Vaca Preta
Tabela de frequências + histograma

⇒ tendência central (=aonde há mais valores)
⇒ dispersão à volta desse ponto para ambos os lados

Como se descreve em termos matemáticos?
Medidas que descrevem ou caracterizam uma população = **parâmetros**

4.6.2. Medidas de tendência central

Preponderância de valores algures, normalmente na parte central ⇒ **tendência central**

(i) Moda

Poderíamos usar aquele valor que foi contado mais vezes: no caso das vacas pretas foi o ângulo -60° . No entanto há distribuições bimodais. Esta medida é pouco afectada por distribuições tortas.

(ii) Média

A medida mais usada e cujo nome verdadeiro é **média aritmética**, já que existem ainda a média geométrica e a harmónica pouco utilizadas em biologia.

$$\Rightarrow \bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^n X_i}{n} \text{ no nosso exemplo} = -36.2^\circ \text{ (mesma unidade que medidas)}$$

(iii) Mediana

A medição central numa série de medições: existem um número igual de valores mais superiores que inferiores.

A mediana calcula-se para **números ímpares** ordenando os valores e determinando o valor $X_{\frac{n+1}{2}}$

$$\text{Para números pares deve-se ordenar e determinar o valor de } \Rightarrow \frac{X_{\frac{n}{2}} + X_{\frac{n}{2}+1}}{2}$$

(iv) Comparação das medidas de tendência central

Em geral usa-se a média aritmética. Em casos de dados muito escassos ($n=3$), é melhor dar os valores um por um ou então utilizar a mediana.

4.6.3. Medidas de dispersão

Uma medida de posição central por si só não vale nada. **As medidas de posição central devem ser sempre acompanhadas por uma medida equivalente de dispersão e com o número de observações.**

Med.tend.cent. + Med. dispers. + N

(i) Alcance

Max-Min: $X_n - X_1$
Muito usado em biologia em conjunto com média

(ii) Desvio médio

Desvio de cada valor da média aritmética: calcular média dos desvios

$$\text{desvio}_\text{médio} = \frac{\sum |X_i - \bar{X}|}{n}$$

Pouco usado

(iii) Variância

$$\text{da amostra: } s^2 = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{n-1} = \sum X_i^2 - \frac{(\sum X_i)^2}{n}$$

Em biologia (etologia) normalmente formulas para amostra.
Problema: unidades ao quadrado

(iv) Desvio Padrão

$$s = \sqrt{\frac{\sum X_i^2 - \frac{(\sum X_i)^2}{n}}{n-1}} \Rightarrow \text{unidades como medições originais}$$

Deve-se dar a média sempre com o desvio padrão, e ambos com o mesmo número de dígitos após a vírgula!

(v) Quartis

Calcula-se como a mediana: em vez de dividir o número de dados em 2 divide-se em 4
Relata-se normalmente o quartil superior (25%) e o inferior (75%): o 3º quartil é a mediana. Esta medida é insensível a "outliers". Deve-se utilizar quando os dados têm uma distribuição não-simétrica. **Deve-se relatar a distância entre quartis em conjunto com a mediana!**

⇒ Dar sempre medida de tend. central em conjunto com medida de variabilidade correspondente:

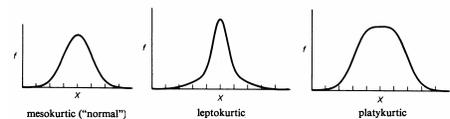
média + desvio padrão
mediana + distância entre quartis ou quartis

4.6.4. Outras medidas para a descrição da distribuição de uma amostra

Existem ainda outras medidas. Em distribuições simétricas a média e a mediana são iguais.

(i) Curtose

Para descrever uma distribuição normal. A curtose reflecte o número de dados perto da média. Existem os seguintes tipos:
mesocurtica, leptocurtica e platocurtica:



(ii) "Skewness"

Numa distribuição não-simétrica este parâmetro assume valores negativos ou positivos segundo a direcção da assimetria. Programas de estatística dão várias medidas em simultâneo. No entanto **grafique e observe os seus dados antes de calcular estatísticas.**

4.7. Comparação de duas amostras conjugadas

4.7.1. Teste-do-sinal

Um dos testes mais simples é o teste do sinal (ver no livro de Siegel).

Serve, tal como o teste-do- χ^2 , para **comparar** abundâncias, quando estas estão distribuídas por duas categorias como macho-fêmeas, adulto-juvenil ou antes-depois. É um teste não paramétrico, e não tem pré-requisitos, nem proibições.

Exemplo: contamos: 18 fêmeas 32 machos n=50

Tabela: ver n=50, ler na tabela **abundância menor** no nível de significância desejado $\alpha(2)=0.05$ ou inferior

No nosso caso: (n=50, C=18, p=0.1) ⇒ resultado não significativo, e.g. não existe diferença entre o número de machos e fêmeas

A simplicidade deste teste é aproveitada para comparar duas **amostras dependentes**, como no caso do exercício das abelhas (exemplo: Abelhas)

4.8. Comparação de duas amostras em relação à média

4.8.1. Teste-de-t

À exceção do teste do χ^2 este é o teste mais usado (e o mais mal usado). Em todas as disciplinas medimos repetidamente alguma coisa, duração, frequência, latência, intensidade.

Exemplo: ângulos no labirinto p/direita vs. p/esquerda na experiência da vaca preta (animais diferentes)

O teste funciona com duas **amostras independentes**.

Dificuldade: distribuição normal como pré-requisito \Rightarrow em etologia (biologia) muitas vezes infracção desta condição

4.8.2. Teste-de-Mann-Whitney-U

A alternativa não-paramétrica ao teste-de-t é o teste-de-U

Deve-se:

1º-ordenar todos os valores

2º-dar números de ordem

3º-sumar números de ordem para cada grupo (amostra)

4ª-calcular U maior

5ª-comparar com tabela p. exp. B.10-Zar

4.8.3. outros

Existem ainda outros testes: para pares, à semelhança do teste do sinal. Existe o teste de Wilcoxon e outros testes para compara mais do que duas amostras.

4.9. Correlação e Regressão

A medição de **duas variáveis contínuas** (altura+peso, duração+intensidade) num mesmo objecto. Os dados são **pares de medições** e podem ser graficados entre **abscissa (X)** e **ordenada (Y)**.

4.9.1. Correlação de Pearson

Def.: r = medida de concentração dos pontos em relação a uma recta (=medida de dispersão).

r varia entre +1 e -1

$r=0 \Rightarrow$ não encontramos **nenhuma relação**

$r=+1 \Rightarrow$ existe uma **relação perfeita positiva**

$r=-1 \Rightarrow$ existe uma relação perfeita **negativa**

$$\text{cálculo: } r = \frac{\sum xy}{\sqrt{\sum x^2 \sum y^2}}$$

Diferenciar entre **força da associação** (=magnitude do efeito) e **significância estatística**

Condições:

Correlação de **Pearson** = **teste paramétrico** (existe corr. de **Spearman** = teste não paramétrico =corr.de Pearson com números-de-ordem). Ambas as variáveis são medidas a nível de intervalo/razão. Ambas as variáveis seguem distribuição normal.

Problemas: **Correlações não subentendem causas**

Correlação pode surgir porque: A causa B, B causa A, ou A e B são independentemente relacionadas com C. Exemplos: Fogo vs. Bombeiros; nº de bebés e nº de cegonhas; idade Rainha e população mundial

Correlações representam relações lineares entre variáveis

quadro \Rightarrow graficar sempre os dados

alternativa: transformação dos dados

Não se podem comparar coeficientes de correlação directamente

mas sim r^2 = **coeficiente de determinação**

Dá proporção da variação em duma variável devida a variação da outra

Homogeneidade da população

falsa interpretação dos dados se não observado \Rightarrow quadro

Calcular coef. corr. múltiplos

prob de um ser significativo aumenta!

5. Medição de comportamento II: Vacas Pretas: Memória

5.1. Objectivos

Pretende-se que os alunos elaborem experiências para mostrar o efeito de acções precedentes sobre o comportamento de um animal. Se obrigarmos "vacas pretas" (Myriopoda: Diplopoda, provavelmente *Ommatoiulus moreleti*) a caminhar através de um ângulo num labirinto, podemos investigar como essa "volta forçada" influencia a direcção que o animal toma subsequentemente.

5.2. Material

Réguas de madeira para construção de um labirinto (tubos de electricidade dobrados?)
Vacas pretas
Pinça ou pincel
Papel

5.3. Métodos

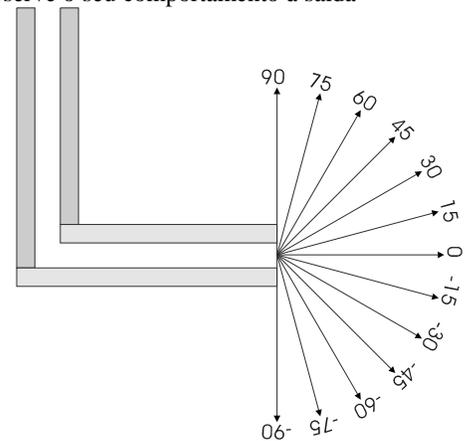
Construa sobre uma folha de papel um labirinto com as réguas segundo o gráfico. Coloque um ou mais animais no início do labirinto e tape-o com uma folha, a fim de que as vacas pretas sejam forçadas a seguir o caminho predefinido. Observe o seu comportamento à saída do labirinto. Poderá medir o ângulo de saída dos animais desenhando num papel um transferidor, conforme o do gráfico, quantificando como ângulos positivos os efectuados na mesma direcção da "curva forçada" e como negativos os na direcção contrária. Efectue esta experiência com vários indivíduos. Utilize um teste estatístico para relacionar o ângulo da "volta forçada" com o de saída.

Pense em experiências controle e como evitar possíveis erros ou influências externas.

Outras experiências possíveis:

Tente alterar o ângulo da "volta forçada". Como varia o ângulo de saída?

Tente travar os animais no labirinto após a volta forçada, segurando-os com um pincel. Como é que várias durações de retenção afectam o ângulo de saída subsequente?



5.4. Literatura

(Kupferman 1966; Hughes 1967; Enghoff 1982; Enghoff 1983; Monaghan & Turner 1991; Enghoff 1992)

Enghoff, H. 1982. The millipede genus *Cylindroiulus* on Madeira - an insular species swarm (Diplopoda, Julida: Julidae). Ent. Scand. Suppl. 18: 1-142. [3554]

140 Henrik Enghoff

ENT. SCAND. SUPPL. 18 (1982)

Appendix I:

Key to the Julidae of Madeira

The endemic *Cylindroiulus* constitute about 75 % of the Julidae of Madeira as known today. Therefore the few additional Julidae hitherto encountered on the island and its satellites could easily be included in the key.

Especially in the case of the endemic *Cylindroiulus* the key is only approximate, since it is based exclusively on non-gonopodial characters, except in couplets 3 and 4 (the two species of *Dolichoilulus*, in particular the large unidentified species from Madeira proper, bear a strong superficial resemblance to *Cylindroiulus* although the two genera are probably only distantly related). Many of the differences in size, pilosity, colouration etc. are liable to be blurred by future discoveries. Therefore, an identification of a *Cylindroiulus* should be carefully checked with the descriptions, in particular with the gonopod drawings. It is important to notice that the quantitative characters of the key refer to adult specimens. Identification of unaccompanied juveniles can only be expected in exceptional cases (e.g. *attenuatus*, *uroxiphos*). Identification of unaccompanied females is also precarious.

Ommatoiulus moreleti (Lucas) is by far the commonest millipede of Madeira; it is found virtually everywhere, often in large numbers.

1. Caudal projection of preanal ring long, pointed, curved upwards. Large species. Adults black with pinkish legs and antennae. Juveniles brown, often with a dark dorsal longitudinal stripe *Ommatoiulus moreleti*
- Caudal projection of preanal ring absent or very short, seldom long but then not curved 2
2. With frontal and metazonital setae, small species at most 15 mm long 3
- Without frontal and metazonital setae (cf. p. 20) 4
3. Gonopods with lamellar, striate phylacum *Brachyiulus lusitanus*
- Gonopods without phylacum *Brachyiulus pusillus*
4. Slender species of uniform blackish colouration. Gonopods without flagellum and mesomerite. Vulvae with short, sac-like receptaculum seminis 5
- Slender or stout species, colouration uniform or variegated, brownish. Gonopods with flagellum and mesomerite. Vulvae with subspherical, long-stalked receptaculum seminis 6
5. Small species (H < 1.5 mm) from Porto Santo *Dolichoilulus madeiranus*
- Large species (H > 2.0 mm) from Madeira proper *Dolichoilulus* sp.
6. Preanal ring with at most 4 dorsal and 2 ventral setae 7
- Preanal ring with more than 6 marginal setae, often distributed with more or less equal intervals along margin 9
7. Caudal projection of preanal ring long, protruding *Cylindroiulus propinquus*
- No caudal projection 8
8. Anal valves with each 3 setae *C. britannicus*
- Anal valves with each 5-6 setae ... *C. truncorum*
9. Found on Porto Santo, very variable 23. *C. transmarinus*
- Found on Madeira proper, species of very diverse appearance 10
10. Anal valves with only a row of marginal setae (seldom with a few setae in front of row) (cf. Figs. 14, 16, 17) 11
- Anal valves with more extensive pilosity (cf. Figs. 13, 15) 20
11. Caudal projection of preanal ring long, pointed (Fig. 17) 24. *C. uroxiphos*
- Caudal projection of preanal ring absent or short, blunt 12
12. Pale species without strongly contrasting dark markings. Eyes reduced 13
- Darker species, often with contrastful colour patterns 14
13. Larger, more slender species. H 1.1-1.2 mm (♂♂)/1.2-1.6 mm (♀♀). L/H 13-15 (♂♂)/12-13 (♀♀). 19. *C. pallidior*
- Smaller, less slender species. H 0.8-0.9 mm (♂♂)/1.0-1.3 mm (♀♀). L/H 12-14 (♂♂)/10-12 (♀♀) 6. *C. exiguus*
14. Larger species. H at least 1.2 mm (♂♂)/1.3 mm (♀♀). Eyes normal 15
- Smaller species. H at most 1.0 mm (♂♂)/1.2 mm (♀♀) Eyes reduced 17
15. At most 40 p.s. (up to 11 RO) 16
- At least 41 p.s. (8-9 RO) 4. *C. cristagalli*
16. With conspicuous light dorsolateral longitudinal bands. Accessory claw normal, slender (as Fig. 38) 3. *C. caramujensis*
- With inconspicuous light dorsolateral markings. Accessory claw stout (Fig. 40) .. 7. *C. fimbriatus*
17. Metazonites strongly vaulted, esp. in ♂♂, colouration contrastful 21. *C. rabacalensis*
- Metazonites not or slightly vaulted 18
18. Claws long: 7.6-8.1 % of leg length 20. *C. quadratistipes*
- Claws shorter: 6.9-7.6 % of leg length 19
19. Colouration contrastful 25. *C. velatus*
- Colouration dark, poor in contrast . 13. *C. kappa*
20. Accessory claw not much longer than claw ... 21
- Accessory claw much longer than claw 23
21. Accessory claw much shorter than claw (Fig. 41) 18. *C. obscurior*
- Accessory claw c. of same length as claw (Fig. 39) 22
22. Large species. H 1.6-1.9 mm (♂♂)/1.7-1.9 mm (♀♀) 15. *C. lundbladi*
- Smaller species. H 1.1-1.2 mm (♂♂)/1.6 mm (♀♀) 12. *C. julipes*
23. Preanal ring with only marginal setae (seldom a few dorsal setae in front of marginal row) 24

6. Vida em Grupo: vigilância em humanos

6.1. Objectivos

Introduzir o estudante à observação comportamental independente. Levantar a questão da interacção entre observador e objecto de estudo. Mostrar que comportamento humano pode ser analisado da mesma forma que comportamento animal e que pode ser interpretado em termos adaptativos.

6.2. Métodos

Observe durante a hora de almoço estudantes ou outros sujeitos sentados à mesa em restaurantes ou cantinas. Anote e quantifique as seguintes variáveis: o número de pessoas sentadas à mesa, o sexo de cada pessoa observada (sujeito), a hora de início e fim do período de observação do sujeito, o n.º de vezes que o sujeito “olha ao seu redor” (=“scanning”) durante o período de observação. Olhar directamente para um companheiro de mesa não conta como olhar ao redor. Tente obter o mesmo n.º de observações para cada tamanho de grupo existente.

6.3. Resultados

Grafique a frequência de “scanning” em relação ao tamanho de grupo. Assegure-se de que qualquer relação obtida seja significativa.

6.4. Discussão

Quando animais se alimentam devem estar atentos a possíveis predadores. Quanto maior o tamanho de grupo, menos atentos podem estar, já que outros indivíduos do grupo actuam da mesma forma. Será que o comportamento humano, neste caso, poderá ser interpretado da mesma forma? Encontre explicações ou sugestões alternativas.

6.5. Literatura

(Wirtz & Wawra 1986)

7. Vida em Grupo: distâncias em *Larus cachinnans*

7.1. Objectivos

Observar animais em campo, sob condições naturais. Quantificar variáveis de escala de razão de forma ordinal. Distinguir indivíduos e idades. Compreender as razões para o agrupamento de animais.

7.2. Material

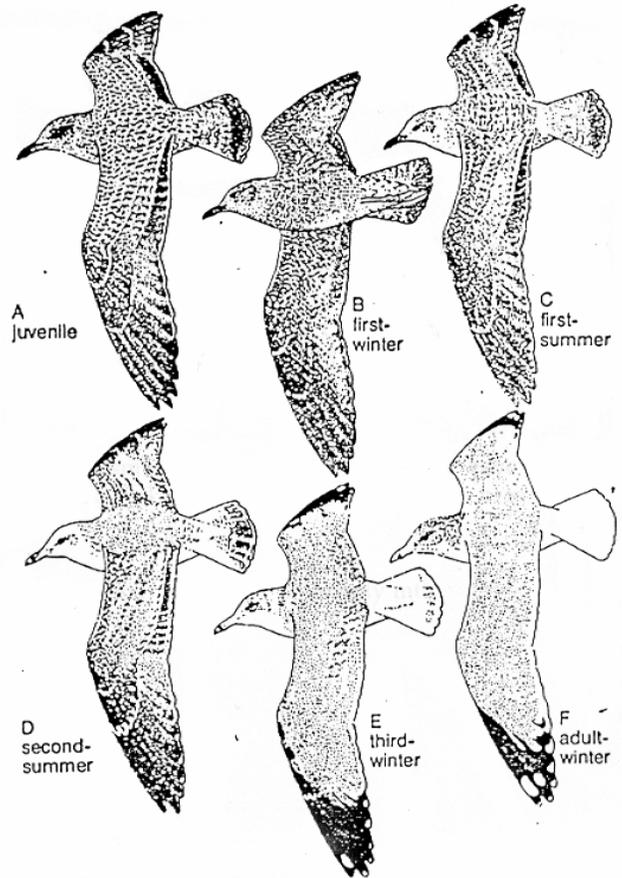
Livros de identificação
Tabela de marés
Binóculos
Fita métrica

7.3. Métodos

As espécies maiores de gaivotas só nidificam pela 1ª vez quando 4-5 anos de idade. Durante os 1ºs anos de vida a plumagem muda de sarapintado bege - acastanhado até à coloração adulta de cinzento com branco. Daí poderem-se distinguir classes etárias visualmente, dependendo do grau de castanho existente (ver Figura).

Gaivotas de várias espécies costumam descansar na praia do Funchal à beira mar. Observe as gaivotas e classifique-as de acordo com a classe etária. Classifique cada gaivota de acordo à sua posição no grupo: central, periférico; e em relação ao mar: perto do mar, perto da avenida. Estime a distância ao vizinho mais próximo “nearest-neighbour-distance” de cada classe etária. Estime a distância relativa ao mar e em relação à avenida. Para as estimativas de distância, treine o olho com distâncias conhecidas, previamente medidas com a fita métrica.

Efectue outras medições que lhe pareçam relevantes ou interessantes.



7.4. Resultados

Tente propor questões relevantes e responder-lhes com as medições efectuadas. Entre estas tente descobrir se existe alguma preferência dos juvenis em relação à posição no grupo. Fundamente os seus resultados estatisticamente.

7.5. Discussão

Procure literatura relevante para as questões enfocadas. Argumente de forma adaptativa.

7.6. Literatura

(Bannerman & Bannerman 1965; Furness & Monaghan 1986; Croxall 1987; Barbosa 1992) e (Câmara 1997; Oliveira 1998).

8. Medição de comportamento V: análise do vídeo

8.1. Objectivos

Os alunos serão confrontados com os seus próprios erros de observação e com a influência individual na observação comportamental. É aprendida a utilização do computador para a observação comportamental.

8.2. Métodos

Em aula é projectado um filme de um grupo de cachalotes os quais deverão ser observados com a metodologia aprendida. Os alunos são distribuídos em dois grupos que registam os comportamentos independentemente uns dos outros. Dois grupos observam o comportamento com a ajuda de registador automático mediante utilização de computador.

8.3. Resultados

Os resultados são analisados em termos de frequências e durações. Os resultados de todos os grupos são distribuídos pelos alunos e devem ser comparados.

8.4. Discussão

A discussão deve incidir sobre a metodologia de observação e os erros a evitar. Os resultados devem ser interpretados no relatório em função da variabilidade entre observadores.

8.5. Literatura

(Martin & Bateson 1994)

9. Medição de comportamento III: acasalamento em *Drosophila*

9.1.1. Objectivos

Nesta aula pretende-se que o aluno descreva a dança de acasalamento em *Drosophila* mediante observação visual, e que desenvolva sobre a sua possível função. As interacções entre machos e fêmeas devem ser descritas, assim como as interacções entre indivíduos do mesmo sexo.

9.1.2. Material

moscas virgens de *Drosophila melanogaster* ou *D. subobscura* de ambos os sexos com 3 dias de idade
tubos de ensaio com rolhas de algodão
Lupa binocular com câmara de vídeo, lupa manual
Papel, lápis, cronómetro
Éter
Paciência

9.1.3. Métodos sugeridos

Os alunos devem juntar-se dois a dois, um observador e um anotador. Os papeis devem ser trocados durante o decorrer da aula. Um único grupo de três incluirá ainda um operador da câmara de vídeo.

1. Observe os animais a ser utilizados na aula. Habitue-se à sua anatomia, tente distinguir os sexos, observe os seus comportamentos.
2. Introduza 3 machos e 3 fêmeas num tubo de ensaio e inicie o cronómetro. Observe preliminarmente. Defina categorias de comportamento e tente descobrir a quem é que o comportamento parece ser dirigido. Tente já anotar o comportamento. Não movimente o tubo, para não interferir com as moscas.
3. Defina um plano de observação utilizando os conhecimentos adquiridos em (1-2). Tente levantar questões e hipóteses que lhe parecem relevantes para o tema em causa. Desenhe um "Check-sheet" no qual depois irá anotar as observações.
4. Discussão entre todos do procedimento a seguir.
5. Introduza de novo 3 machos e 3 fêmeas num tubo de ensaio e inicie o cronómetro. Comece de imediato a anotar o comportamento. Não interfira com o comportamento das moscas. O período de observação é de 15 minutos ou até à copula.
6. Repita as observações com outros animais num tubo novo.
7. Mate os animais usados com éter e observe-os ao microscópio. Anote diferenças.
8. Discussão geral sobre os resultados obtidos e as ilações a tirar.

9.1.4. Literatura

(Bastock & Manning 1955; Manning 1961a; Manning 1961b; Bennet-Clark & Ewing 1970; Quinn & Greenspan 1984; Monaghan & Turner 1991).

10. Vida em grupo: peixes em cardume “ideal free distribution”

10.1. Objectivos

Os alunos aprendem design e a manipulação experimental. As decisões individuais de cada membro de um cardume de peixes são observadas e interpretadas, com vista à teoria da “ideal free distribution”

10.2. Material

Aquário, com cardume tainhas apanhadas em poça intertidal
Pipetas de Pasteur
Arroz cozinhado de grão pequeno, massa muito pequena cozinhada, ou alimento similar
Material para registo

10.3. Métodos

Os aquários são montados com cardumes de 8–12 indivíduos. A montagem deve ser efectuada alguns dias antes, para que os peixes se habituem ao novo habitat. Os peixes não devem ser alimentados no dia anterior à experiência.

No dia da experiência, o alimento é inserido através das pipetas na água, em dois pontos opostos do aquário em simultâneo, a taxas constantes. A distribuição dos peixes é registada em relação ao alimento. As taxas de alimentação devem ser variadas e a nova distribuição deve ser anotada. Como controle deve-se alternar as taxas após algum tempo. É necessário ter em conta os peixes ficarem saciados.

10.4. Resultados

A percentagem de peixes de cada lado do aquário é comparada com a percentagem de alimento disponível nesse lado.

10.5. Discussão

Discuta os resultados em função da leitura das publicações citadas.

10.6. Literatura

(Milinski & Heller 1978; Milinski 1979).

11. “Optimal foraging”: tempo de busca e manipulação

11.1. Introdução

Insectos que visitam flores gastam tempo e energia nessa actividade, obtendo com isso uma certa quantidade de néctar ou pólen. Parece-nos intuitivamente lógico, que as abelhas deveriam tentar obter o máximo de proveito (néctar e/ou pólen) com um mínimo de esforço (voar e testar as flores), ou seja, deveriam aumentar ao máximo o proveito líquido. Indivíduos que consigam obter o mesmo proveito com menos esforço ou que tenham um proveito maior com o mesmo esforço, terão uma vantagem sobre os seus concorrentes na competição intraespecífica. A nossa expectativa é portanto, que, no decorrer da evolução, insectos que visitam flores tenham desenvolvido comportamentos que permitam uma colheita efectiva de néctar ou pólen.

Esta hipótese será testada nesta aula prática. Para isso iremos aumentar artificialmente o conteúdo de néctar de algumas das inflorescências de cada arbusto de maçaroco, tapando-as com rede durante aproximadamente 24 horas, impedindo insectos de colherem néctar. No dia da experiência iremos comparar o comportamento das abelhas sobre inflorescências com néctar aumentado (as que foram tapadas) e inflorescências normais.

11.2. Métodos

11.2.1. Equipamento

saquinhos de rede, papel, lápis, tinta

Os estudantes só têm de trazer o material para escrever.

Um arbusto de maçaroco *Echium candicans* ou *Echium nervosum* por grupo de estudantes.

É bom levarem alguma **protecção contra o sol**.

Estudantes **alérgicos** às picadas de abelhas deverão ter cuidado e levar roupa de **mangas compridas**. No entanto, como as abelhas não serão capturadas, a probabilidade de uma picada é mínima.

11.2.2. Localidade

Praia Formosa.

11.2.3. Procedimento

No dia anterior à aula prática serão cobertas de cada arbusto de maçaroco 5-6 inflorescências com saquinhos de rede, as restantes ficando no seu estado normal. Os estudantes devem juntar-se em grupos de 3-4. Um estudante anota os valores os outros observam as abelhas. Antes de mais é imperioso **marcar as inflorescências** cobertas com um pouco de tinta no caule, pois no momento de retirar a cobertura elas terão de ser reconhecidas. **Atenção:** As coberturas das inflorescências são retiradas somente **depois de terem treinado algum tempo a anotação de dados** e pouco **antes do começo da medição**. Uma vez descobertas, a quantidade de néctar por flor diminui rapidamente! Os seguintes dados serão anotados. Tentem encontrar uma abelha ou um zangão que esteja chegando recentemente aos arbustos de maçaroco. Anota-se a que **espécie** pertence. Quando esse indivíduo aterrar numa das inflorescências, anota-se o **tipo de inflorescência** (com néctar aumentado (A) ou não (N)). Depois conta-se o **número de flores por cada inflorescência** que esse indivíduo visita. Se ele **mudar** para outro tipo de inflorescência, anota-se isso também juntamente com o tipo.

Portanto, no caderno estará para cada abelha individual anotado a espécie e uma lista de números precedidos do tipo da inflorescência (A ou N), portanto um número por inflorescência visitada pelo mesmo indivíduo.

Exemplo:

<u>indivíduo</u>	<u>espécie</u>	<u>nº flores/inflorescência</u>
1	<i>Apis</i>	A6 N7 N2 N1 A3 A3
2	<i>Bombus</i>	A1 N1 N3 A1 N1
etc...		

A melhor forma de fazer isso é ter duas pessoas a observar e uma a anotar o que os observadores lhe dizem. É imperioso que os observadores não percam os indivíduos escolhidos de vista, pois é fácil confundir-los com outros e isso poderá influenciar os resultados. E portanto importante tratar-se do **mesmo indivíduo** que visita inflorescências com muito ou pouco néctar.

11.3. Resultados

Na análise só serão incluídos indivíduos que tenham visitado tanto inflorescências tipo A e tipo N. Existe uma variação extraordinária no que comporta a forma de colheita de néctar entre indivíduos de espécies diferentes, da mesma espécie em plantas diferentes ou em dias diferentes, e mesmo da mesma espécie na mesma planta e ao mesmo dia.

Pode-se agora comparar o número de flores visitadas por inflorescência de cada tipo. Para isso utilizem um dos testes dados nas aulas teóricas, formulando as hipóteses claramente.

Para evitar a variação individual, podemos ainda comparar indivíduos consigo mesmo. Calcula-se para cada indivíduo a média do número de flores por inflorescência do tipo A e do tipo N e compara-se. No exemplo mencionado teríamos:

$$\begin{array}{llllll} 1 & \text{Apis} & A6 & N7 & N2 & N1 & A3 & A3 & = (3+3+6)/3 & = A4, N3.3 \\ 2 & \text{Bombus} & A1 & N1 & N3 & A1 & N1 & & = (1+1)/2 & = A1, N1.7 \end{array}$$

Se as abelhas não adaptarem o seu comportamento ao conteúdo de néctar, em média, visitarão o mesmo número de flores por inflorescência com néctar aumentado (A) e com néctar normal (N).

Pensem num teste estatístico apropriado e formulem bem as hipóteses.

Testem tanto os vossos resultados de grupo isoladamente, como também os resultados de todos os grupos em conjunto.

11.4. Discussão

Vários autores mostraram que o conteúdo de néctar num campo de flores não está distribuído equitativamente. Flores e mesmo inflorescências ao lado de outras com muito néctar, tendem a ter igualmente muito néctar. O contrário também é verdade de flores com pouco néctar estarem mais frequentemente ao lado de outras igualmente com pouco néctar. Qual a consequência destes factos para a interpretação dos resultados obtidos?

Durante a discussão tente argumentar do ponto de vista da abelha ou zangão individual. Se você fosse uma abelha, o que faria?

11.5. Notas finais

Estas experiências podem ser mais detalhadas anotando o tempo que cada abelha permanece por inflorescência e depois exprimindo os dados em número de flores por minuto para cada tipo de inflorescência.

Poder-se-ia também anotar a distância percorrida entre inflorescências.

11.6. Literatura

A publicação (Wirtz & Schulte 1991) em alemão; serviu de modelo para esta experiência.

11.7. Resolução: Abelhas

As abelhas deveriam visitar mais flores por inflorescência aumentada do que por inflorescência normal:

Vários autores mostraram que o conteúdo de néctar num campo de flores não está distribuído equitativamente. Flores e mesmo inflorescências ao lado de outras com muito néctar, tendem a ter igualmente muito néctar. O contrário também é verdade de flores com pouco néctar estarem mais frequentemente ao lado de outras igualmente com pouco néctar. Para um insecto que queira maximizar a sua colheita de néctar, deve ser uma boa regra continuar à procura em zonas de alto rendimento e abandonar zonas de baixo rendimento. Concretamente esperamos que uma abelha visite mais flores por inflorescência aumentada (A) do que em inflorescências normais (N).

Se medirmos o tempo de permanência por inflorescência notaremos que as abelhas visitarão menos flores por minuto em inflorescências aumentadas do que em normais. Isto é

simplesmente uma consequência do facto de uma maior quantidade de néctar demorar mais tempo a ser absorvida: isso prolonga o tempo de manuseio por flor aumentada, e consequentemente o tempo por inflorescência também aumenta. Portanto a abelha só poderá visitar menos inflorescências aumentadas por minuto do que normais.

No entanto estas regras podem ser diferentes dependendo de: 1. capacidade de carga de uma abelha, 2. quantidade de néctar por flor. 3. diferença em néctar entre flores aumentadas e normais. Um diferença pequena de néctar entre flores aumentadas e normais produzirá resultados menos claros. Pelo outro lado se uma abelha poder encher-se de néctar com poucas flores o nosso resultado poderá também ser menos claro pois uma abelha num campo de flores aumentadas somente visitará poucas e num de flores com pouco néctar também: a diferença seria que num caso a abelha voltaria à colmeia e no outro caso continuaria a procurar noutro sítio.

12. Reprodução: Maximize a sua "Fitness" ou a optimização do binómio reprodução/crescimento

12.1. Introdução

Um peixe como a truta pode distribuir a energia que obtém em crescimento e/ou reprodução; como essa energia é finita o peixe só pode investir mais numa componente investindo menos na outra: existe um "trade-off".

O outro facto que distingue uma truta de, vamos, um mamífero, é que peixes têm crescimento indeterminado, podendo crescer toda a vida. Isto complica um pouco o nosso assunto, dado uma truta maior poder pôr mais ovos do que uma truta mais pequena: o tamanho está correlacionado com a fertilidade.

Portanto uma truta pode aumentar o seu sucesso reprodutor ao longo da vida "life time reproductive success" se crescer,... desde que sobreviva!

12.2. Métodos

12.2.1. Equipamento

Bloco de apontamentos, material para escrever, um dado para cada 2 estudantes, quadro e giz

12.2.2. Localidade

Em laboratório ou sala de aula

12.2.3. Procedimento

Utilize as seguintes regras para inventar estratégias de reprodução, melhor "estratégias de história da vida"="life history strategies", imaginando que é uma truta:

1. Cada truta começa a sua vida com 1 grama de peso
2. Cada truta tem 5 unidades de energia por ano que pode distribuir entre crescimento e reprodução
3. Cada unidade de energia distribuída ao crescimento é adicionada em gramas ao peso da truta no ano corrente:

$$p_{t+1}[g] = p_t + UE_{t\text{crescimento}}$$

4. Cada unidade de energia distribuída à reprodução é multiplicada com o peso do corrente ano de vida para dar o tamanho da postura desse ano:

$$o_t[n^\circ] = p_t \cdot UE_{t\text{reprodução}}$$

5. A mortalidade da truta é determinada no final de cada ano de vida jogando um dado: 6=a truta morre; outro número = a truta sobrevive

Anote os seus resultados numa tabela da seguinte forma:

t [anos]	peso actual [g]	UE _{crescimento}	UE _{reprodução}	nº ovos produzidos	nº ovos cumulativos	mortalidade
1	1	4	1	1	1	0
2	5	3	2	10	11	0
3	8	3	2	16	27	0
etc....						até 6

Tabela 1: Truta nº 1, ciclo de vida: t=idade em anos, UE=Unidades de Energia, Mortalidade: 1=a truta morre (dado=6), 0=a truta vive (dado=outro número)

Agora determine o "lifetime reproductive success" para cada peixe (=total dos ovos produzidos durante a sua vida), se ele adoptar as seguintes estratégias, repetindo cada uma delas 5 vezes (=simulando 5 peixes para cada estratégia):

1. Atribua sempre 5 unidades à reprodução, 0 ao crescimento.

2. Atribua sempre 1 unidade à reprodução, 4 ao crescimento.
3. Atribua sempre 3 unidades à reprodução, 2 ao crescimento.
4. Escolha alguma outra estratégia, na qual o padrão de distribuição pode variar

12.3. Resultados

Para encontrar a melhor estratégia grafique para cada estratégia o número cumulativo de ovos contra a idade, até idades de 8 anos.

12.4. Discussão

Tente responder às seguintes perguntas:

1. Qual é a esperança média de vida para estas trutas fictícias?
2. Qual é a melhor estratégia se o tempo de vida for 1 ano? 2 anos? etc...até 6 anos.
3. O que acontece se variar a probabilidade de mortalidade com as estratégias?
4. Que factores podem causar um animal a adiar a reprodução por vários anos?
5. O que deveria fazer um animal se souber com certeza que não vai sobreviver o corrente ano?
6. Que influência tem a aleatoriedade da mortalidade (dado) sobre a escolha da melhor estratégia?

12.5. Literatura

(Stearns 1976; Stearns 1989; Monaghan & Turner 1991; Schluter et al. 1991; Stearns 1992).

12.6. Resolução: Trutas

1. Qual é a esperança média de vida para estas trutas fictícias?
Probabilidade de mortalidade $1/6 \Rightarrow 6$ anos
2. Qual é a melhor estratégia se o tempo de vida for 1 ano? 2 anos? etc...até 6 anos.
A estratégia melhor ou ótima para animais com:
1 ano de vida: é tudo em reprodução,
2 anos de vida: 1º ano tudo em crescimento, 2ºano tudo em reprodução
3 anos de vida: 1º ano tudo em crescimento, 2º-3ºano tudo em reprodução
4 anos de vida: 1º-2º ano tudo em crescimento, 3º-4ºano tudo em reprodução
5 anos de vida: 1º-2º ano tudo em crescimento, 3º-5ºano tudo em reprodução
6 anos de vida: 1º-3º ano tudo em crescimento, 4º-6ºano tudo em reprodução
3. O que acontece se variar a probabilidade de mortalidade com as estratégias?
Se variar a probabilidade de mortalidade varia a duração média de vida e consequentemente a melhor estratégia a adoptar.
4. Que factores podem causar um animal a pospor a reprodução por vários anos?
A esperança média de vida é um desses factores
5. O que deveria fazer um animal se souber com certeza que não vai sobreviver o corrente ano?
Deveria investir tudo em reprodução nesse último ano
6. Que influência tem a aleatoriedade da mortalidade (dado) sobre a escolha da melhor estratégia?
A esperança média de vida é a que determina a estratégia a adoptar, independentemente da variabilidade ou seja independentemente se um dado indivíduo vive mais ou menos tempo do que a média dos indivíduos.

13. Ideias para outras aulas práticas ou projectos individuais

1. Patos no Jardim Municipal: sequência de acasalamento, interacções agressivas, definição de grupo
2. Peixes de cardume (guppies ou tainhas): coesão de grupo, liderança, distribuição relativa a recursos alimentares
3. Gaivotas e pernaltas na praia do Funchal: reacção de medo, detecção de sinais, composição etária e comportamento
4. Vacas Pretas: orientação, taxias
5. Pombos de cidade: acasalamento, agressão, “scramble competition” durante alimentação artificial pela Câmara Municipal
6. Tempo de detecção: camuflagem - coloração críptica e aposemática (em humanos - slides)
7. Optimal foraging: tempo de manipulação em gaivotas
8. Optimal foraging: tempo de manipulação em *Planes* ou outro caranguejo
9. Habituação em larvas de mosquitos
10. Termoregulação em lagartixas (campo)
11. Termoregulação em lagartixas (laboratório)
12. Movimento em lapas
13. Coloração em *Botus podas*
14. Luta e territorialidade em *Planes minutus*
15. Capacidade de natação em *Planes minutus*
16. Determinar padrão de natação e capacidade de resistência em *Planes* a nadar.
17. “Ideal Free Distribution” com Tainhas
18. “Ideal Free Distribution” nas filas do Supermercado
19. Passeriformes: estratificação em substrato arbóreo
20. Zangãos e Abelhas: utilização de espécies de plantas
21. Ouriços marinhos: constância de localização e movimentos
22. Defesa de posturas interespecífica: *Abudefdufe* e/ou *Ophioblennius*
23. Alimentação em *Ophioblennius*: frequência e hora do dia
24. Associações alimentares em de *Mullus surmuletus*

IV MÉTODOS DE ENSINO TEÓRICO E PRÁTICO

1. Método de Ensino Teórico

Na primeira aula é dado a conhecer aos alunos o programa das matérias teóricas e práticas, os livros principais da cadeira (ver programa da cadeira) e o modo como se processarão as aulas teóricas e práticas. O programa da cadeira é colocado à disposição dos alunos na reprografia da Universidade para o fotocopiarem segundo as suas necessidades. Os alunos são informados do método a seguir para a sua avaliação final.

No início de cada aula teórica é feito um resumo da aula anterior. A exposição dos diferentes assuntos é acompanhada de desenhos e esquemas desenvolvidos na altura no quadro. Gravuras, tabelas, resumos de tópicos e outros esquemas e fotografias são projectados na aula com ajuda de diascopia (diapositivos) e retro projecção (acetatos). Em certas aulas é ainda utilizado o projector de vídeo, ligado a computador para projecção de material em formato digital (MSPowerpoint), ligado a vídeogravador para passagem de vídeos ou ligado a uma câmara de vídeo para gravação e projecção directa.

A matéria será dada de modo a consciencializar os alunos de que a Etologia e a Ecologia Comportamental são ciências empíricas e experimentais. São abordadas as questões que a Etologia pretende estudar, e a sua relação com ciências afins, em especial com Evolução, Fisiologia e Ecologia.

A primeira parte das aulas ocupa-se da Etologia Clássica, descrição dos sentidos, ontogenia do comportamento, aprendizagem, motivação, comunicação.

A segunda parte introduz a Ecologia Comportamental e os conceitos de fitness e de optimalidade. Aborda questões da busca de alimento, da vida em grupo, dos sistemas de acasalamento, e do investimento na reprodução, finalizando com selecção sexual e de parentesco e com os insectos sociais.

É dado algum ênfase à visão da Etologia e Ecologia Comportamental como ciências exactas, capazes de gerar previsões claras, quantificáveis, e testáveis. Esta previsão baseia-se muito em modelos matemáticos, muitos derivados das teorias económicas, como a teoria de jogo e o conceito da optimalidade.

Ao longo das aulas teóricas, procura-se incentivar a curiosidade científica dos alunos, os quais deverão ser levados a confrontar-se com observações e opiniões diversas e exercitar-se no relacionamento de factos e conceitos. Acima de tudo pretende-se incentivá-los a criarem um pensamento crítico próprio, de forma a perscrutarem a informação obtida, mesmo quando publicada por autores de renome. Esse pensamento crítico é ainda canalizado de forma a que os alunos se interroguem sobre a informação obtida, e, a partir desta, formulem perguntas próprias. Especial relevo é dado a questões que incluam espécies e situações existentes na Madeira e portanto sirvam de base para a formulação de tópicos de investigação futura.

A matéria dada nas aulas, nomeadamente o presente relatório da cadeira na sua parte sobre as aulas teóricas e práticas está à disposição dos alunos para consulta e fotocopia.

2. Método de Ensino Prático

As aulas práticas pretendem introduzir o aluno à medição do comportamento animal na sua mais ampla vertente, desde a observação até à manipulação experimental. Além da aprendizagem das “ferramentas” de observação, é importante o desenvolvimento do espírito crítico do aluno e a sua capacidade de formulação de questões sobre o mundo que o rodeia. Um componente importante destas aulas práticas é a capacitação do aluno para a tradução dessas questões formuladas de forma genérica a questões quantificáveis e testáveis com os métodos e tempo disponíveis nestas aulas. É ainda encorajada a formulação de questões mais amplas como base para possíveis futuros projectos de investigação.

Os trabalhos realizam-se em grupos não superiores a 5 alunos, sendo 3 alunos o número desejável. Os trabalhos abarcam todas as fases de uma investigação, desde a formulação de hipóteses, escolha e discussão do método mais apropriado de quantificação, seja ele observacional ou experimental, até à recolha dos dados, sua análise através de métodos exactos e sua interpretação à luz das teorias expostas nas aulas teóricas.

Especial relevo é dado a uma correcta utilização de métodos de exploração e inferência estatísticos.

Pretende-se ainda que o aluno aprenda a integrar-se num grupo de trabalho e a contribuir para o objectivo comum.

3. Método de Avaliação de Conhecimentos

A cadeira tem 2 componentes avaliadas em separado: **aulas teóricas** e **aulas práticas**. As aulas teóricas seguem os tópicos divulgados no programa e serão avaliadas mediante exame escrito final. As aulas práticas consistem em pequenos trabalhos de uma ou duas tardes. Os alunos deverão entregar um protocolo por cada trabalho, que servirá para a avaliação. A forma de elaboração desses protocolos está descrita em folheto distribuído aos alunos.

Os protocolos das práticas deverão ser entregues no máximo duas semanas após finalização do trabalho. A nota desse relatório será reduzida por 2% da nota original por cada dia de atraso suplementar. Isso implica que um trabalho entregue 50 dias após o prazo inicial, terá uma nota de 0 mesmo quando tenha sido avaliado em 20.

A nota final calcular-se-á a partir das notas parciais, correspondendo 50% ao conjunto dos relatórios e 50% ao exame escrito final. Alunos com notas finais superiores ou iguais a 10 valores aprovam a cadeira.

O exame final consistirá de perguntas de escolha múltipla, de perguntas normais e perguntas para elaboração. A pontuação correspondente a cada pergunta virá no enunciado assim como as demais instruções.

V Ensaio inicial de um glossário - dicionário

Inglês	Alemão	Português	latim
	Handlungsbereitschaft	Disposição de acção	
	Enthemmungstheorie	teoria da desinibição?	
altricial	Nesthocker		
chaffinch	Buchfink	tentilhão-comum, Madeira: tentilhão-montês	<i>Fringilla coelebs</i>
courtship	Balz	?ritual de acasalamento	
displacement activities	Übersprungshandlungen	Actividades deslocadas?	
drive	Trieb	Impulso	
dunnock	Heckenbraunelle	Ferreirinha-comum	<i>Prunella modularis</i>
excitement, arousal, agitation	Erregung	excitação, agitação	
extra pair copulation		cópula extra par	
feed forward	Vorauskoppelung		
feedback	Rückkoppelung	Realimentação, retroacção?	
garden warbler	Gartengrasmücke	felosa-das-figueiras	<i>Sylvia borin</i>
Great reed warbler	Drosselrohrsänger	rouxinol-grande-dos-caniços	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>
Great tit	Kohlmeise	Chapim-real	
Guillemot	Trottellumme	Airo	<i>Uria aalga</i>
heritability	Erblichkeit	?hereditariedade	
home-range		domínio vital	
imprinting	Prägung	?empatia?, gravação	
innate	angeboren	inato	
innate releasing mechanism	Angeborener Auslösemechanismus	mecanismo accionador? inato	
instinct	Instinkt	instinto	
life history		história vital	
lifetime reproductive success		sucesso reprodutor vitalício	
mate guarding		guarda do par	
mimicry	Mimikry	mimetismo	
models	Attrappen	modelos	
musk ox	Moschusochse	boi almiscarado	<i>Ovibos moschatus</i>
nest box	Nistkasten	?caixa de nidificação	
operational sex ratio		razão operacional dos sexos	
parental care	Brutpflege	cuidados parentais	
phylogenetic resistance		inércia filogenética	
Pied flycatcher	Trauerschnäper	papa-moscas	<i>Ficedula hypoleuca</i>
precocial	Nestflüchter	?precoce	

rank	Rank	posição hierárquica ? graduação ? grau ?	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
releasing stimulus	Auslösender Reiz	estímulo accionador?	
scan observation		observações de varrimento	
sex ratio		razão dos sexos	
sneakers		machos extra par	
Stickleback (three-spined)	Stichling (dreistachliger)	esgana-gato	
stimulus	Reiz	estímulo	
tadpole	Kaulquappe	girinos	
training, conditioning	Dressur	treino	
zebrafinch	Zebrafink	mandarim?	
'Zeitgeber', synchronisation signal	Zeitgeber	sinal de sincronização	
zygote	Zygote	zigoto	

VI REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock, J. 1975. *Animal Behavior - An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**: 818-820.
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andersson, M. B., and Iwasa, Y. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 53-58.
- Arnold, S. J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake *Thamnophis elegans*. *Science* **197**: 676-678.
- Arnold, S. J. 1984. Behavioral variation in natural populations. III. Antipredator displays in the garter snake, *Thamnophis radix*. *Anim. Behav.* **32**: 1108-1118.
- Aschoff, J., and Honma 1959.
- The Association for the Study of Animal Behaviour 1991. Guidelines for the use of animals in research. *Anim. Behav.* **41**: 183-186.
- The Association for the Study of Animal Behaviour 1996. Stimulus Response - A Studio Z Teaching Video, Cambridge.
- Axelrod, R. 1984. *The Evolution of Cooperation*. Basic Books, New York.
- Baerends, G. P. 1973. Moderne Methoden und Ergebnisse der Verhaltensforschung bei Tieren. In *Vergleichende Verhaltensforschung*. Edited by W. Wickler, and U. Seibt. Hoffmann und Campe, Hamburg. pp. 171-189.
- Baerends, G. P., Brouwer, R., and Waterbolk, H. T. 1955. Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I: An analysis of the male courtship pattern. *Behaviour* **8**: 249-334.
- Baerends, G. P., and Kruijt, J. P. 1973. Stimulus selection. In *Constraints on learning: limitations and predispositions*. Edited by R. A. Hinde, and J. Stevenson-Hinde. Academic Press, London. pp. 23-50.
- Bakker, T. C. M. 1986. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.): a behaviour-genetic study. *Behaviour* **98**: 1-144.
- Bannerman, D. A., and Bannerman, W. M. 1965. *Birds of the Atlantic Islands*. Vol. II: A History of the Birds of Madeira, the Desertas, and of the Porto Santo Islands. Oliver & Boyd, Edinburgh, London.
- Barbosa, P. 1992. Gaivota argêntea - Ilhas Desertas - Contribuição para o estudo de alguns aspectos da ecologia e comportamento da gaivota-argêntea (*Larus argentatus atlantis*) nas Ilhas Desertas. Relatório de Estágio no âmbito da Licenciatura em Biologia, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Lisboa.
- Bastock, M., and Manning, A. 1955. The courtship of *Drosophila melanogaster*. *Behaviour* **8**: 85-111.
- Bateman, A. J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* **2**: 349-368.
- Beissinger, S. R. 1987. Mate desertion and reproductive effort in the snail kite. *Anim. Behav.* **35**: 1504-1519.
- Beissinger, S. R., and Snyder, N. F. R. 1987. Mate desertion in the snail kite. *Anim. Behav.* **35**: 477-487.
- Bennet-Clark, H. C., and Ewing, A. W. 1970. The love song of the fruitfly. *Scientific American* **July**.
- Berthold, P. 1974. Circannual rhythms in birds with different migratory habits. In *Circannual Clocks*. Edited by E. T. Pongelley. Academic Press, New York.
- Berthold, P. 1993. *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press, Oxford.
- Bertram, B. C. R. 1980. Vigilance and group size in ostriches. *Anim. Behav.* **28**: 278-286.
- Blakemore, C., and Cooper 1970. Genetic instructions and developmental plasticity in the kitten's visual cortex.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* **76**: 160-169.
- Bünning, E. 1967. *The physiological clock*. Springer Verlag, New York.
- Cade, W. 1981. Alternative male strategies: genetic differences in crickets. *Science* **212**: 563-564.
- Câmara, D. B. 1997. Guia de Campo das Aves do Parque Ecológico do Funchal e do Arquipélago da Madeira. Associação dos Amigos do Parque Ecológico, Funchal.
- Carpenter, F. L., Paton, D. C., and Hixon, M. A. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **80**: 7259-7263.
- Catchpole, C., Dittami, J., and Leisler, B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* **312**: 563-564.
- Charnov, E. L. 1983. *The Theory of Sex Allocation*. Monographs in Population Biology -18. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Clark, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* **201**: 163-165.
- Clutton-Brock, T. H. 1991a. The evolution of parental care. *Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock, T. H. 1991b. Lords of the lek: england fallow deer bucks create a common ground for attracting does. *Natural History* **1991**: 34-41.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., and Guinness, F. E. 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* **308**: 358-360.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., and Albon, S. D. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* **52**: 367-383.
- Clutton-Brock, T. H., and Parker, G. A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.* **49**: 1345-1365.
- Costa, D. P., Trillmich, F., and Croxall, J. P. 1988. Intraspecific allometry of neonatal size in the Antarctic fur seal (*Artcocephalus gazella*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **22**: 361-364.
- Coulson, J. C. 1966. The influence of the pair bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull, *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.* **35**: 269-279.
- Coulson, J. C., and Thomas, C. 1985. Differences in the breeding performance of individual kittiwake gulls, *Rissa tridactyla* (L.). In *Behavioural Ecology: Ecological consequences of adaptive behaviour*. Edited by R. M. Sibley, and R. H. Smith. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp. 489-506.
- Croxall, J. P. 1987. *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Curio, E., and Regelmann, K. 1987. Do great tit *Parus major* parents gear their brood defence to the quality of their young? *Ibis* **129**: 344-352.
- Davies, N. B. 1978. Parental meanness and offspring independence: an experiment with hand-reared great tits *Parus major*. *Ibis* **120**: 509-514.

- Davies, N. B., and Halliday, T. R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature* **274**: 683-685.
- Davies, N. B., and Houston, A. I. 1986. Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults. *J. Anim. Ecol.* **55**: 139-154.
- Dawkins, R. 1989. *The selfish gene*. New edition. Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins, R., and Dawkins, M. 1976. Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Anim. Behav.* **24**: 739-755.
- Dellinger, T. 1991. Aufwand, Kosten und Nutzen der Fortpflanzung bei Meerechsen, *Amblyrhynchus cristatus* Bell 1825. Ph.D. Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Diesel, R. 1992. Maternal-care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*: protection of larvae from predation by damselfly nymphs. *Anim. Behav.* **43**: 803-812.
- Dilger, W. C. 1962. The behavior of lovebirds. *Scientific American* **Jan.**
- Dobzhansky, T. 1964. *The heredity and the nature of man*. Harcourt, Brace and World, New York.
- Dobzhansky, T. 1973. *Genética do processo evolutivo*. Editora Polígono S.A., São Paulo.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1987. *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung*. 7th ed. Piper, München.
- Emlen, J. M. 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird. *Scientific American* **233**: 102-111.
- Emlen, S. T., and Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**: 215-223.
- Enghoff, H. 1982. The millipede genus *Cylindroiulus* on Madeira - an insular species swarm (Diplopoda, Julida: Julidae). *Ent. Scand. Suppl.* **18**: 1-142.
- Enghoff, H. 1983. Adaptive radiation of the genus *Cylindroiulus* on Madeira: habitat, body size and morphology (Diplopoda, Julida: Julidae). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **20**: 403-415.
- Enghoff, H. 1992. Macaronesian millipedes (Diplopoda) with emphasis on the endemic species swarms on Madeira and the Canary Islands. *Biol. J. Linn. Soc.* **46**: 153-161.
- Fisher, E. A. 1980. The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish, *Hypoplectrus nigricans*. *Anim. Behav.* **28**: 620-633.
- Foster, W. A., and Treherne, J. E. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* **295**: 466-467.
- Fretwell, S. D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Furness, R. W., and Monaghan, P. 1986. *Seabird ecology*. Blackie, Glasgow.
- Gill, F. B., and Wolf, L. L. 1975. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* **56**: 333-345.
- Gottlieb, G. 1971. *Development of species identification in birds*. University of Chicago Press, Chicago.
- Graue, L. C. 1963. The effect of phase shifts in the day-night cycle on pigeon homing at distances of less than one mile. *Ohio Journal of Science* **63**: 214-217.
- Greenberg, L. 1979. Genetic component of bee odor in kin recognition. *Science* **206**: 1095-1097.
- Gwinner, E., and Ganshirt, G. 1982. Testicular development in European starlings in early spring - response to short or increasing daylength. *Naturwissenschaften* **69**: 555-557.
- Gwinner, E., and Wiltschko, W. 1978. Endogeneously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol.* **125**: 267-273.
- Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science* **213**: 779-780.
- Hailman, J. P., and Elowson, A. M. 1967. The ontogeny of an instinct: the pecking response in chicks of the laughing gull (*Larus atricilla* L.) and related species. *Behaviour* **Suppl. 15**.
- Hamilton, W. D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *J. theor. Biol.* **7**: 1-16.
- Hamilton, W. D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. theor. Biol.* **7**: 17-52.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- Hamilton, W. D., and Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**: 384-387.
- Harvey, P. H., and Pagel, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hess, E. H. 1956. Imprinting, an effect of early experience. *Science* **130**: 133-141.
- Hess, E. H. 1959. The conditions limiting critical age of imprinting. *Journal of Comparative Psychology* **52**: 515-518.
- Hinde, R. A. 1977. Mother-infant separation and the nature of interindividual relationships: experiments with rhesus monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B* **196**: 29-50.
- Hinde, R. A. 1982. *Ethology. Its Nature and Relations with other Sciences*. Oxford University Press, New York.
- Hoaglin, D. C., Mosteller, F., and Tukey, J. W. 1983. *Análise exploratória de dados, técnicas robustas - um guia*. Novas Tecnologias - Estatística. Edições Salamandra, Lda., Lisboa.
- Hofer, H., and East, M. L. 1995. Population dynamics, population size, and the commuting system of Serengeti spotted hyenas. In *Serengeti II. Dynamics, management, and conservation of an ecosystem*. Edited by A. R. E. Sinclair, and P. Arcese. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 332-363.
- Hoffmann, K. 1959. Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stundentag erbrüteten Eidechsen. *Z. vergl. Physiol.* **42**: 422-432.
- Holmes, W. G., and Sherman, P. W. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Amer. Zool.* **22**: 491-517.
- Houston, A. I., and Davies, N. B. 1985. Evolution of cooperation and life history in the Dunnock. In *Behavioural Ecology. The Ecological Consequences of Animal Behaviour*. Edited by R. M. Sibly, and R. H. Smith. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 471-487.
- Hughes, R. N. 1967. Turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). *Anim. Behav.* **15**: 353-356.
- Jacobs, J. 1981. How heritable is innate behavior? *Z. Tierpsychol.* **55**: 1-18.
- Jarman, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**: 215-267.
- Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *J. Anim. Ecol.* **53**: 283-299.
- Kenward, R. E. 1978. Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons. *J. Anim. Ecol.* **47**: 449-460.
- Kessel, E. L. 1955. Mating activities of balloon flies. *Syst. Zool.* **4**: 97-104.

- Krebs, J. R., Ashcroft, R., and Webber, M. 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit, *Parus major*. *Nature* **271**: 539-542.
- Krebs, J. R., and Davies, N. B. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kupferman, T. 1966. Turn alternation in the pill bug (*A. vulgare*). *Anim. Behav.* **14**: 68-72.
- Lewontin, R. 1974. The genetic basis of evolutionary change. 7th ed. W. H. Freeman.
- Lohmann, K. J., and Lohmann, C. M. F. 1994. Detection of magnetic inclination angle by sea turtles - a possible mechanism for determining latitude. *J. exp. Biol.* **194**: 23-32.
- Lohmann, K. J., and Lohmann, C. M. F. 1996. Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* **380**: 59-61.
- Lorenz, K. 1950. The comparative method in studying innate behavior patterns. *Symposia of the Society for Experimental Biology* **IV**: 221-254.
- Lorenz, K. 1958. The evolution of behaviour. *Scientific American* **199**: 67-78.
- Lorenz, K., and Tinbergen, N. 1939. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Grauganz. *Z. Tierpsychol.* **2**: 1-29.
- Lorenz, K., and van de Wall, M. 1960. Die Ausdrucksbewegung der Sichelente, *Anas falcata* L. *Journal für Ornithologie* **101**: 50-60.
- Luschi, P., Hays, G. C., Del Seppia, C., Marsh, R., and Papi, F. 1998. The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**: 2279-2284.
- Manning, A. 1961a. The effects of artificial selection for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* **9**: 82-92.
- Manning, A. 1961b. The sexual behaviour of two sibling *Drosophila* species. *Behaviour* **15**: 123-145.
- Martin, P., and Bateson, P. 1994. Measuring behaviour: an introductory guide. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* **25**: 1-9.
- Maynard Smith, J., and Price, J. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* **246**: 15-18.
- McFarland, D. 1993. Animal behaviour: psychobiology, ethology, and evolution. 2nd ed. Longman Scientific & Technical, London.
- Milinski, M. 1979. An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.* **51**: 36-40.
- Milinski, M. 1984. Competitive resource sharing: an experimental test of a learning rule of ESSs. *Anim. Behav.* **32**: 233-242.
- Milinski, M., and Heller, R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* **275**: 642-644.
- Møller, A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* **332**: 640-642.
- Møller, A. P. 1989. Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature* **339**: 132-135.
- Møller, A. P. 1990. Effects of haematophagous mite on the barn swallow *Hirundo rustica*: a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Evolution* **44**: 771-784.
- Monaghan, P., and Turner, A. K. 1991. Animal Behaviour Practicals. Association for the Study of Animal Behaviour, UK.
- Mosteller, F., and Rourke, R. E. K. 1993. Estatísticas Firmes. Novas Tecnologias - Estatística. Edições Salamandra, Lda., Lisboa.
- Mrosovsky, N. 1994. Sex ratios of sea turtles. *J. Exp. Zool.* **270**: 16-27.
- van Noordwijk, A. J., and de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Amer. Natur.* **128**: 137-142.
- Norman, M. D., and Lu, C. C. 1997. Sex in giant squid. *Nature* **389**: 683-684.
- Oliveira, P. 1998. A Conservação e Gestão das Aves do Arquipélago da Madeira. Parque Natural da Madeira.
- Packer, C. 1977. Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature* **265**: 441-443.
- Parker, G. A. 1978. Searching for mates. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Edited by J. R. Krebs, and N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 214-244.
- Partridge, L. 1980. Mate choice increases a component of offspring fitness in fruit flies. *Nature* **283**: 290-291.
- Perdeck, A. C. 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments. *Ardea* **46**: 1-37.
- Perrigo, G., Bryant, W. C., and Vomsaal, F. S. 1989. Fetal, hormonal and experiential factors influencing the mating induced regulation of infanticide in male house mice. *Physiology & Behavior* **46**: 121-128.
- Pleszczyńska, W. K. 1978. Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting. *Science* **201**: 935-937.
- Pulliam, H. R., and Caraco, T. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Edited by J. R. Krebs, and N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 122-147.
- Pyke, G. H. 1979. The economics of territory size and time budget in the golden-winged sunbird. *Amer. Natur.* **114**: 131-145.
- Quinn, W. G., and Greenspan, R. J. 1984. Learning and courtship in *Drosophila*: two stories with mutants. *Annual Review of Neuroscience* **7**: 67-93.
- Rothenbuhler, W. C. 1964. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *Amer. Zool.* **4**: 111-123.
- Rowell, C. H. F. 1961. Displacement grooming in the chaffinch. *Animal Behavior* **9**: 38-63.
- Salmon, M., Wyneken, J., Fritz, E., and Lucas, M. 1992. Seafinding by hatchling sea turtles: role of brightness, silhouette and beach slope as orientation cues. *Behaviour* **122**: 56-.
- Schluter, D., Price, T. D., and Rowe, L. 1991. Conflicting selection pressures and life history trade-offs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **246**: 11-17.
- Schmidt, R. F. 1980. Grundriß der Sinnesphysiologie. Heidelberger Taschenbücher. Basistext Medizin Psychologie. Springer Verlag, Berlin.
- Schoener, T. W. 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Amer. Natur.* **121**: 608-629.
- Schüz, E. 1963. On the northwestern migration divide of the white stork. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* **13**: 475-480.
- Sherman, P. W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197**: 1246-1253.
- Siegel, S. 1959. Estatística não-paramétrica. McGraw-Hill, São Paulo.
- Simpson, M. J. A., Simpson, A. E., Hooley, J., and Zunz, M. 1981. Infant-related influences on birth intervals in rhesus monkeys. *Nature* **290**: 49-51.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA.

- SPSS Inc. 1997. SPSS for Windows - Statistical Package for the Social Sciences - Standard Version. Release 8.0 (Dez. 22). SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- Stamp Dawkins, M., and Gosling, M. 1996. Ethics in research on animal behaviour. *In Anim. Behav. Edited by Association for the Study of Animal Behaviour.* Academic Press, London. pp. 64.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* **51**: 3-47.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* **3**: 259-268.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. 1 ed. Oxford University Press, Oxford.
- Sibly, R. M. 1983. Optimal group size is unstable. *Anim. Behav.* **31**: 947-948.
- Tait, D. E. W. 1980. Abandonment as a reproductive tactic in grizzly bears. *Amer. Natur.* **115**: 800-808.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* **20**: 410-433.
- Tinbergen, N. 1973. Gefährliche Eierschalen. *In Vergleichende Verhaltensforschung. Edited by W. Wickler, and U. Seibt. Hoffmann und Campe, Hamburg.* pp. 153-167.
- Trillmich, F. 1986. Attendance behavior of Galápagos fur seals. *In Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea. Edited by R. L. Gentry, and G. L. Kooyman.* Princeton University Press, Princeton NJ. pp. 168-185.
- Trillmich, F. 1990. The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions. *Behaviour* **114**: 3-20.
- Trillmich, F., and Dellinger, T. 1991. The effects of El Niño on Galápagos pinnipeds. *In The Ecological Effects of El Niño on Otariids and Phocids: Responses of Marine Mammals to Environmental Stress. Edited by F. Trillmich, and K. A. Ono.* Springer Verlag, Berlin. pp. 66-74.
- Trivers, R. 1985. Social evolution. 1st ed. Benjamin Cummings, Menlo Park, California.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. *In Sexual Selection and the Descent of Man. Edited by B. Campbell.* Aldine, Chicago. pp. 139-179.
- Trivers, R. L., and Hare, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science* **191**: 249-263.
- Tryon, R. C. 1942. Individual differences. *In Comparative Psychology. Edited by F. A. Moss.* Prentice-Hall, New Jersey.
- Werren, J. H. 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* **208**: 1157-1159.
- Weygoldt, P. 1980. Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 329-332.
- Wiley, R. H. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior* **20**: 201-291.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection.* Princeton University Press, Princeton, New York.
- Wirtz, P., and Schulte, J. 1991. Sammelverhalten von Bienen. *Biologie in unserer Zeit* **21**: 263-265.
- Wirtz, P., and Wawra, M. 1986. Vigilance and group size in *Homo sapiens*. *Ethology* **71**: 283-286.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* **53**: 205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. theor. Biol.* **67**: 603-605.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis.* 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

VII ÍNDICE REMISSIVO

- agregação, 49
 agrupamento de comportamentos, 81
 altruísmo, 68
 amostra aleatória, 88
 amostragem, 82
 amostragem 'scan', 82
 amostragem *ad libitum*, 82
 amostragem focal, 82
 amostragem instantânea, 82
 análise estratégica de conflitos, 46
 angebotener Auslösemechanismus, 32
 anisogamia, 51
 antropomorfismo, 79
 aprendizagem, 29
 balanço energético, 44
 benefício energético líquido, 45
 benefícios diminuídos, 45
 binómio inato-aprendido, 26
 bons genes, 55
 bússola magnética, 34
 bússola solar, 34
 características poligénicas, 26
 categorias comportamentais, 80
 coeficiente de parentesco, 67, 72
 comparação fenotípica, 69
 competição local por parceiros, 52
 competição local por recursos, 52
 comportamento ambivalente, 39
 comportamento antipredador, 24
 comportamento deslocado, 38, 39
 comportamento social, 49
 comportamento territorial, 44
 comunicação, 40, 42
 conflito entre irmãos, 61, 65
 conflito entre pais, 61
 conflito entre pais e filhos, 61, 64
 consequência do comportamento, 79
 cooperação, 68, 69
 custo benefício, 43
 custo da reprodução, 59
 Darwin, 24, 39, 53, 54
 defensibilidade económica, 44
 dilema do prisioneiro, 70
 diminishing returns, 44
 distribuição ideal livre, 42
 dominância, estrutura de, 81
 duração, 80
 ecolocalização, 31
 efeito de diluição, 49
 eficiência energética, 45
 Enthemmungstheorie, 38
 epistasia, 27
 EPS, 64
 esforço reprodutor, 58, 59
 espaço motivacional, 37
 ESS. *ver* evolutionary stable strategies
 estados na medição comportamental, 81
 estímulo sensorial, 21
 estratégia evolutivamente estável, 47, 70
 estratégia mista, 47
 estratégia pura, 47
 estratégias reprodutoras, 65
 estrutura do comportamento, 79
 estudos de campo, 78
 estudos de laboratório, 78
 etograma, 80
 eusocialidade, 72
 eventos na medição comportamental, 81
 evolutionary stable strategies, 47
 extra pair copulation, 64
 factores causais, 21
 fase fotófila, 33
 fase scotófila, 33
 feed forward, 36
 feedback, 36
 female defence polygyny, 63
 Fisher's runaway process, 55
 fitness, 22, 24, 39, 43, 44, 45, 46, 47, 51, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 64, 65, 67, 68
 fitness directa, 67
 fitness esperada, 51
 fitness inclusiva, 67
 fitness indirecta, 67
 fósseis, 19
 fotoperíodo, 33
 frequência, 80
 frequency dependent selection, 47
 gastos energéticos, 43
 goodness of fit, 90
 grupo, 82, 83
 grupo, definição de, 81
 grupos abertos, 49
 grupos fechados, 49
 handicap, 55
 haplodiploides, 72
 hereditariedade, 24, 26
 hereditariedade ampla, 26
 hipótese alternativa, 87
 hipótese de Fisher, 55, 56
 hipótese de Hamilton-Zuk, 55, 56
 hipótese de nulidade, 87
 hipótese de Zahavi, 56
 hipótese do macho deficiente, 55
 histograma da distribuição de frequências, 91
 história filogenética, 19
 homeostase, 36
 homópteros, 72
 hymenópteros, 72
 ideal free distribution, 42
 imprinting, 29
 impulsos, 36
 inclusive fitness, 67
 índice de associação, 82
 índice de proximidade, 82
 infanticídio, 21
 insectos eusociais, 72
 intensidade, 80
 intervalos de amostragem, 83
 investimento parental, 58, 59, 65
 isogamia, 51
 isópteros, 72
 jogo pombo-falcão, 46
 Karl von Frisch, 18
 kin selection, 67
 Konrad Lorenz, 18, 19
 latência, 80
 limites fisiológicos, 44
 local mate competition, 52
 manipulação, 69
 mapa, 34
 marginal value theorem, 44
 mate guarding, 56
 matriz de lucros e débitos, 46
 maturação, 29
 método comparativo, 19
 métodos psicofísicos, 31
 migração, 34, 44
 mimetismo Batesiano, 39
 mimetismo Mulleriano, 39
 monogamia, 61, 62
 motivação, 36
 movimento de intenção, 39
 mutualismo, 68, 69
 navegação, 34
 nearest neighbour distance, 81
 Niko Tinbergen, 18
 nível de significância, 87, 88
 offspring-offspring conflict, 61, 65
 ontogenia, 21
 operational sex ratio, 53
 orientação, 34
 ovos tróficos, 60
 padrões de acção, 80
 parâmetros, 88
 parasitismo de ninho, 69
 parental investment, 58
 parent-offspring conflict, 61, 64
 parent-parent conflict, 61
 período sensível, 29
 phenotypic matching, 69
 pleiotropia, 26, 28
 poliandria, 61
 poligamia, 62
 poligenia, 28
 poliginia, 53, 61
 poliginia de defesa de fêmeas, 63
 poliginia de defesa de recursos, 63
 potencial poligínico, 62
 promiscuidade, 62
 protandria, 53
 racionários economicistas, 45
 razão dos sexos estável, 51, 52
 razão dos sexos operacional, 53
 reacção autónoma, 39
 reacção protectora, 39
 realimentação, 36
 reciprocidade, 69, 70
 registo, regras de, 83
 registo 1-0, 83
 registo contínuo, 83
 registo instantâneo, 83
 registo periódico, 83
 registo temporal, 83
 regra de Hamilton, 67, 73
 regra do somatório de estímulos, 21
 regras de amostragem, 82
 regras de registo, 82
 Reizsummenphänomen, 21
 relação espacial dos sujeitos de estudo, 79
 relação sinal/ruído, 31
 relógio interno, 34
 reorientação comportamental, 39
 reproductive effort, 58
 resistência filogenética, 20
 resource defence, 43
 resource defence polygyny, 63
 reversão do papel dos sexos, 58
 ritmo circadiano, 33
 ritmos circanuais, 33
 ritmos endógenos, 33
 ritual de acasalamento, 19, 57
 ritualização, 38
 selecção de parentesco, 64, 65, 67
 selecção dependente da frequência, 47
 selecção intersexual, 53
 selecção intrasexual, 53
 selecção natural, 18, 20
 selecção sexual, 53
 selfish herd, 49
 sex allocation theory, 52
 sinal sincronizador, 33
 sistema de coordenadas, 35
 subordinação, 81
 sucesso reprodutor, 24
 tabelas de contingência 2x2, 90
 tamanho de grupo óptimo, 50
 tartarugas marinhas, 35
 teorema do valor marginal, 44, 45
 teoria da desinibição, 38
 teoria da detecção dos sinais, 31
 teoria dos jogos, 46, 70
 teoria sobre a razão dos sexos, 52
 teste do chi-quadrado, 90
 testes de escolha, 81
 testes estatísticos bilaterais, 88
 testes estatísticos unilaterais, 88
 testes não paramétricos, 89

testes paramétricos, 89
tit for tat, 70
valor adaptativo, 22

valor reprodutor, 73
valor reprodutor residual, 59
vida em grupo, 49

vigilância em grupo, 49
Zahavi, 55
Zeitgeber, 33