

ISSN 1517-2805

# Revista de Etolologia

Editor: César Ades



# Revista de Etologia

## Editor

César Ades, USP, São Paulo

## Comissão Editorial

Kleber Del-Claro

Universidade Federal de Uberlândia

Mateus J. R. Paranhos da Costa

UNESP, Jaboticabal

Sílvia Mitiko Nishida

UNESP, Botucatu

Vera Sílvia Raad Bussab

USP, São Paulo

## Secretaria

Rosana Suemi Tokumaru

## Edição Gráfica

Gerson da Silva Mercês

## Apoio

Instituto de Psicologia, USP

## Normalização

Aparecida Angélica Z. P. Sabadini

## S B E

### Sociedade Brasileira de Etologia

#### Diretoria: Gestão 1999-2000

*Presidente:* Kleber Del-Claro, UFU

*Vice-Presidente:* Vera Sílvia Raad Bussab, USP

*Tesoureiro:* Ariovaldo Antonio Gianetta, UFU

*Secretário Geral:* Gilson Luiz Volpato, UNESP

*Coordenadora do XVII Encontro de Etologia:* Sílvia Mitiko Nishida

#### Conselho Científico

Maria de Fátima Arruda, UFRN

Ronaldo Oliveira Encanação, EMBRAPA-MS

Vera Maria Ferreira da Silva, INPA-AM

Bettina Gertlüm Becker, UFRGS

Cristina Maria Henrique Pinto, UFSC

**Capa.** Mãe e filhote de cobaia (*Cavia porcellus*). Foto de César Ades (Niciporciukas et al. "Guinea pig pups do recognize their mother", pp.1-6).

A *Revista de Etologia* tem por objetivo publicar artigos de pesquisa, artigos teóricos e revisões críticas da literatura, comunicações breves e resenhas sobre comportamento animal, inclusive sobre o comportamento humano. Os trabalhos podem ser descritivos ou experimentais, versar sobre temas básicos ou aplicados, e ter sido realizados no laboratório, em condições de cativeiro ou no campo.

Os trabalhos poderão ser redigidos em inglês, português ou espanhol. Em função do objetivo de a *Revista de Etologia* alcançar uma difusão ampla, recomenda-se a redação em inglês.

Revista de Etologia / Sociedade Brasileira de Etologia  
Vol. 1, No. 1/2 (1999) – São Paulo: SBE, 1999-

Semestral  
Número especial 1998  
ISSN 1517-2805

1. Etologia. I. Sociedade Brasileira de Etologia.

CDD 591.51

## Artigos

- 3 Guinea Pig Pups do Recognize Their Mother  
*Clarissa Niciporciukas, César Ades, and Rosana Suemi Tokumaru*
- 9 Agressividade em ratos privados de sono: caracterização etológica dos confrontos agonísticos como padrões de comportamento defensivo  
*Maria de Fátima Neves Sandrin e Katsumasa Hoshino*
- 19 Activity pattern of *Tropidurus Torquatus* (Sauria: Tropiduridae) in an urban area of Uberlândia - MG  
*Rodrigo Lemes Martins, Andreia Barcelos and Kleber Del-Claro*
- 25 Historia y desarrollo de la etología en Uruguay: principales líneas de investigación  
*María Lázaro, Ciro Invernizzi y Carlos A. Altuna*
- 35 Konrad Lorenz e o comportamento das aves: a contribuição de artigos menos conhecidos  
*Agnaldo Garcia*
- 47 Comportamento animal: entre o sujeito e o objeto  
*Hilton Ferreira Japyassú*

## Comunicações breves

- 65 Stressful situations and their consequences on sex determination and on the behavior of stingless bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera)  
*Paulo Nogueira-Neto*
- 69 Nota sobre a ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae)  
*Fábio Prezoto e Fábio Santos Nascimento*

## Normas editoriais



## Guinea Pig Pups do Recognize Their Mother

CLARISSA NICIPORCIUKAS, CÉSAR ADES AND ROSANA SUEMI TOKUMARU

*Universidade de São Paulo*

In order to demonstrate mother recognition by guinea pig pups (*Cavia porcellus*), pups 7 to 14 days of age were tested in a two-choice apparatus with two wire-mesh delimited compartments where their mother and an unfamiliar lactating female were placed. Pups spent about the same amount of time, at farthest parts of the apparatus, in the mother's as in the unfamiliar female's side, but remained significantly longer near their mother at short distances. The pups' distress whistles decreased and non-aggressive, social chuts increased the nearer the pups got to the females. Vocalizations nevertheless did not differ according to side of the apparatus. Results show that domestic guinea pig pups do recognize their mothers, even if not allowed to get into close contact and to interact with them.

*Index terms:* Mother recognition. Animal vocalizations. Guinea pigs. *Cavia porcellus*.

**Filhotes de cobaia reconhecem sua mãe.** Para verificar se existe reconhecimento da mãe por parte do filhote da cobaia doméstica *Cavia porcellus*, filhotes de 7 a 14 dias foram testados num dispositivo no qual estavam, presas em compartimentos de contenção delimitados por uma tela de arame, a mãe e uma fêmea lactante desconhecida. Embora, na parte mais distante do dispositivo, os filhotes não demonstrassem preferência pelo lado da mãe, eles permaneciam significativamente mais tempo do lado desta na parte do dispositivo mais próxima aos compartimentos de contenção. Os assobios do filhote, indicativos de aflição, diminuíam e a vocalização *chut*, indicativa de contato social não-agressivo, aumentava com a proximidade às fêmeas. Não houve diferença significativa entre as vocalizações emitidas do lado da mãe e as emitidas no lado da outra fêmea. Os resultados indicam que há, na cobaia doméstica, reconhecimento da mãe mesmo que não sejam permitidos contato direto e interação.

*Descritores:* Reconhecimento da mãe. Vocalizações animais. Cobaias. *Cavia porcellus*.

Parent-offspring recognition is an adaptive feature of behavior which has presumably evolved in accordance with social-ecological pressure. Parents ought to learn to recognize their offsprings whenever there is a possibility that they might misdirect parental care to strangers. Under such conditions, discrimination of own infants can clearly play a role in increasing fitness returns of parental efforts. The infant's benefits of recognizing the mother or parents or relatives can also be relevant from a functional point of view.

Recognition of parents should be expected to occur when infants fail to obtain prompt care or protection or might even suffer aggressive attacks from other adult conspecifics, from the same or different neighbour groups. Recognition frequently works in both ways – infants and parents recognizing each other – but this is not always true (Beecher, 1991).

Domestic guinea pigs, *Cavia porcellus*, are a very social species. They explore and forage and stay most of the time in close proximity to each other. Social organization is marked, whether at low or high population levels, by male dominance hierarchies: highest ranking males have a privileged access to the several females of their group or subunit and sire most of the offsprings (Sachser, 1998). In a guinea pig group, the simultaneous presence of young

---

César Ades, Depto. de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, Av. Prof. Mello Moraes, 1721, 05508-900 - São Paulo, Brasil. E-mail: cades@usp.br. We would like to thank N. Sachser for comments on the article.

in suckling age from different females makes "errors" of social orientation (an infant attempting to suckle from a non-related lactating female) probable and one would expect a certain degree of offspring recognition and selectivity in mothers' behavior. Mother recognition by pups, on the other hand, is not so clearly predictable as we do not know to what extent pups are rejected or attacked by non related lactating females.

In *Cavia porcellus*, the recognition of pups by mothers have indeed been demonstrated. In a study by Porter, Fullerton, and Berryman (1973), 12 mothers of recently-born litters were tested in a two choice apparatus, with their own pups in one of the compartments and unfamiliar pups in the other one. Compartments were situated at the end points of an alley. All females but one spent more time near their own litter than near the other one. Females also spent significantly more time near a compartment scented with an odour previously applied to their offsprings than near a compartment with a novel odour, a result which indicates that olfactory cues may play a role in the discrimination of pups. Recent research in our lab, done with a differently structured apparatus, have confirmed the conclusions of Porter et al. (1973).

Results about the recognition of the mother by pups have not been consistently positive or conclusive. Porter et al. (1973) reported an experiment with pups, one to 23 days of age, also tested in a two-choice alley. The results revealed no significant difference in time spent near the pups' mother or near another lactating female and led authors to conclude that "early maternal-young interactions of guinea pigs are enforced primarily by the mother" (p. 494).

In Pettijohn's experiment (1979b), pups 2, 4, 6 and 8 weeks old were put in a box where, in separate compartments closed by wire mesh, were their mother and father. Younger infants (2 and 4 weeks old) spent significantly more time, during five-minute sessions, near the mother's compartment than near the father's.

Although such results reinforce the idea that juveniles are more attached to their mothers than to their fathers, as was inferred by Pettijohn, they do not allow one to conclude that they discriminate their mother as an individual (theirs could simply be a preference to stay near a lactating female).

Fullerton, Berryman, and Porter (1974) observed the behavior of pairs of guinea pig females and their respective litters kept in the same cage. They observed that pups suckled more from their mother than from the other lactating female – a hardly surprising result - and that they stayed more in contact with her than with the other female. Pups that were temporarily taken out of the cage and then reintroduced terminated significantly more initial approaches to mother with suckling than initial approaches to the other female. The authors' conclusion was that while pups did not differentiate mother from non-mother at a distance, they could recognize the mother after contact was made, probably through olfactory cues. A further study in which it was shown that infant guinea pigs preferred to interact with their own mother than with a virgin female or an adult male was interpreted as bringing more evidence about a proximate cue explanation of mother recognition (Berryman & Fullerton, 1974).

Other indications of mother recognition were all obtained in a contact (or lack of contact) situation. Infant guinea pigs emit a higher rate of distress whistles when alone than when accompanied by their mother (Pettijohn, 1979a); infant and juvenile guinea pigs show elevated cortisol and distress vocalizations when tested apart from the mother than when in her presence (Hennessy, Mazzei, & McInturf, 1996; Ritchey & Hennessy, 1987). Other adult conspecifics may also cause a decrease in whistle rate, sometimes as marked as the one induced by the presence of the mother (Tokumaru, 1995).

The time spent by a pup in contact with mother or with other adult animals is not however a full proof criterium of recognition:

*this time may depend on the adults' reaction to pup approximation.* A benevolent adult may make contact last longer than a hostile one; the pup's mother may behave differentially according to whether she recognizes her offspring or not. So, although suggestive, the available information about mother recognition in guinea pigs is not completely satisfactory. What seems to be needed is a preference test in which the adults' reaction to pups might be suppressed or controlled.

The present research is an attempt to provide such a non-interactive test of mother recognition by infant guinea pigs. As Porter et al. (1973), we used a two-choice apparatus, but we put the social stimuli (the pup's mother and a lactating female) in adjacent compartments separated from the rest of the apparatus by a wire mesh screen. Besides recording the spatial position of the pups, we recorded their "chut" and "whistle" vocalizations (Berryman, 1976). Whistles, as already mentioned, are usually produced by isolated infants and serve as a measure of degree of distress; chuts occur mostly in non-aggressive social context or during environmental exploration. We thought that such vocalizations, if emitted differentially on the mother's and on the strange female side, would provide one more clue to the nature of the recognition process eventually involved in the testing context.

## **Method**

### *Subjects*

Eight female guinea pig (*Cavia porcellus*) – 6 obtained from the São Paulo Zoological Foundation and 2 from our own colony, at the Department of Experimental Psychology, University of São Paulo – and their litters were used. Total number of pups was 22 (10 male and 12 female). Each mother and her litter were housed in a white plastic cage (65 x 32,5 x 34 cm) with hard wood chip bedding. Guinea pig chow and fresh vegetables (carrots and lettuce) were given once a day. Water was freely

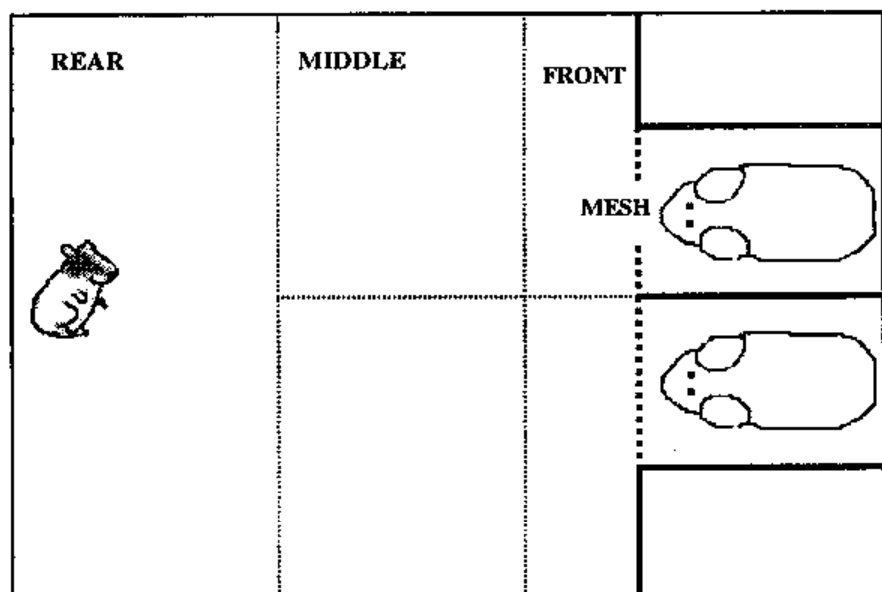
available, but was changed every day. The colony room was maintained at 22°C on a 12:12 hr light/dark cycle (lights on at 0700h).

### *Procedure*

Testing was performed in a white, uncovered plastic box (92 x 55 x 57 cm), the floor of which was marked off into areas by tape strips and covered with wood chips taken from the cage of the pup to be tested (Figure 1). Two adjacent cages (25 x 15 x 15 cm), with a front part made of wire mesh, were positioned at one of the ends of the test box, to be used as confinement cages for mother and unfamiliar female. Females were chosen so as having parturitions close in time (from 1 to 7 days interval).

Pups 7 to 14 days old were submitted to 3 trials, on consecutive or alternate days, depending on litter number. Trials were scheduled to occur between 10:00 and 12:00. On each trial, two families were transported from the colony to a room in the laboratory and left there, undisturbed, in their home cages, for at least one hour. The mother and the unfamiliar lactating female were then taken to an adjacent room – where testing was to be performed – and placed into the confinement cages, the position (right/left) of each one being randomly determined. five minutes later, the pup was carried and put into a little wire-mesh cage at the opposite end of the apparatus and was released, after a one-minute interval, by the raising of this cage through ropes manipulated by the experimenter from another room, being allowed to explore for 15 minutes.

Trials, performed without the presence of experimenters in the room, were videorecorded for subsequent analysis. Dependent variables were: (1) time spent by the pup in each one of 7 areas of the apparatus and (2) duration of whistles and chuts (Berryman, 1976) emitted in each of such areas. The seven areas, delimited according to distance from confinement cages and side, were: rear, middle (mother side), middle (female side), front (mother side) front (female side), mesh (mother



**Figure 1.** Upper view of the test box, showing areas (rear, middle, front and mesh), the initial position of the pup and of the confinement cages of females.

side) and mesh (female side). Mesh position was recorded whenever the pup got in touch with the wire mesh panel of one of the confinement cages (Figure 1).

**Results**

Trials in which the pups did not leave at all the rear part of the apparatus were not taken into account in the analysis, as they informed nothing about preference or recognition and could be due to a freezing reaction to test conditions. No significant difference was found among successive trials so measures were collapsed and analysis was applied to average scores of subjects.

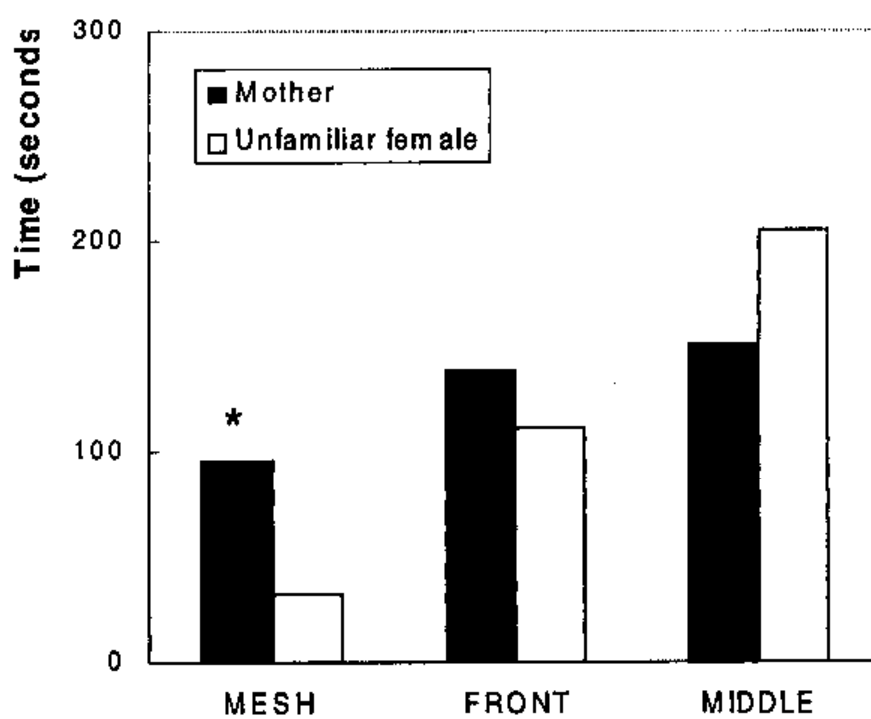
*Spatial position*

Time spent by pups in the mother's side of the apparatus was not significantly different from time spent in the lactating female's side, whether at the middle (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ) or at the front (Wilcoxon,  $p > 0.05$ ) of the apparatus. Pups spent, however, significantly more time near the mesh of their mother's confinement box than near the mesh of the other female's confinement box (Wilcoxon,  $z = 3.421, p < 0.001$ ; Figure 2).

*Vocalization*

Chut and whistle rates were calculated as the ratio of time spent vocalizing/time spent in each part of the apparatus. As in the case of spatial position, average rates (combining data of three trials) were submitted to statistical analysis.

Chut and whistle scores did not differ significantly according to side of the apparatus (mother's side x lactating female's side), so we combined them across sides, at the mesh, at the front and at the middle parts of the apparatus, taking also into account rear scores. Differences both between whistle scores [Friedman,  $\chi^2(18) = 34.432, p < 0.001$ ] and between chut scores [ $\chi^2(19) = 30.916, p < 0.001$ ] at different sites were significant. Post hoc comparisons then performed using Wilcoxon test indicated the presence of a regular rear-mesh gradient in vocalization: whistles decreased while chuts increased from rear to mesh of the apparatus [*whistles*: rear x middle,  $z(21) = 2.128, p < 0.05$ ; middle x front,  $z(20) = 2.696, p < 0.01$ ; front x mesh,  $z(18) = 2.438, p < 0.05$ ; *chuts*: rear x middle,  $z(21) = 3.771, p < 0.001$ ; middle x front,  $z(21) = 2.902, p < 0.01$ ; front x mesh,  $z(19) = 3.139, p < 0.01$  (Figure 3).



**Figure 2.** Mean time spent by pups in mother's side and unfamiliar female's side in the middle, front and mesh areas of the test box. The asterisk indicates a significant difference between scores.



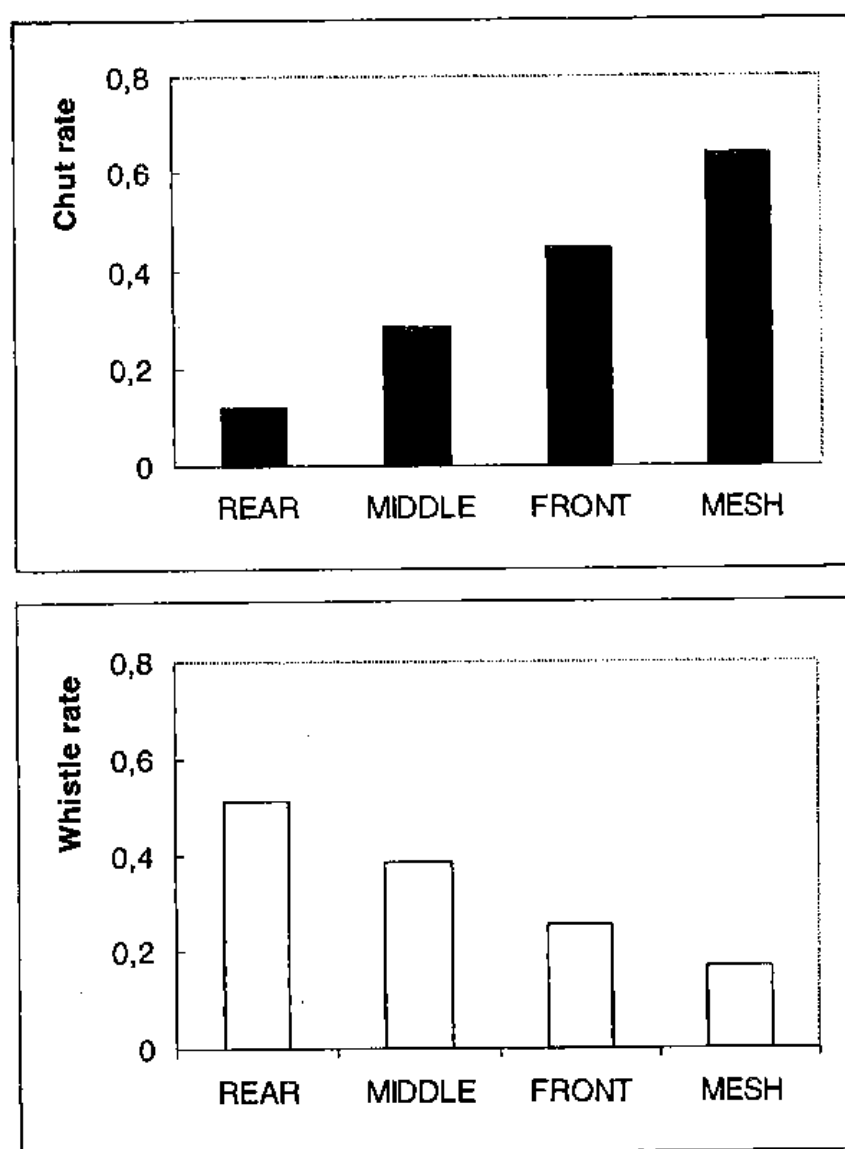


Figure 3. (A) Percentage of time spent by pups emitting (A) chuts, (B) whistles in each area of the test box, data from both sides collapsed.

## Discussion

Our results constitute the first demonstration that young guinea pigs can discriminate their mother from an unfamiliar lactating female without direct contact and close interaction. In Fullerton et al. (1974) and in Berryman and Fullerton (1974) studies, in which mother recognition in guinea pigs was reported, members of the pair were free to interact with each other. In such case, as we previously argued, it is not possible to set apart the mother's from the pup's contribution to the establishment of closeness. Mothers in the present research could at most touch their pup's nose through the mesh.

It is however important to note that discrimination was only possible from a very short distance, actually when the young were near the mesh screen. At other sites of the

apparatus, positioning was randomly distributed between the mother's and the lactating female's sides. This could mean that the sensory basis of mother discrimination is olfactory, as was also inferred by Porter et al. (1973). This hypothesis gives rise to questions, however. The first question is: why, once mothers' fur is so distinctively colored, shouldn't pups recognize it visually? The second question is functional: could young manage to recover contact with their mothers by mere olfaction when, as might frequently occur in everyday guinea pigs foraging, they get apart from them? A search-and-bump olfactory search process seems quite inefficient when compared to visual guidance at a distance. In our experimental situation, the mesh might have obscured mothers: an experiment in which adult females are put behind clear transparent plexiglass screens could give information about the relevance of visual cues in mother recognition.

Successful recognition in our setup contrasts with results of the study by Porter et al. (1973), which indicated that guinea pig young couldn't distinguish between their mothers and lactating females in a two-choice, mesh-delimited situation. A possible reason for this negative outcome could be the relatively great distance between social stimuli. They were placed at opposite ends of a rectangular box so that crossing the box was necessary for the pup to alternate between one female and the other. In strange situations, as guinea pig infants are prone to freeze and eventually to stay near a conspecific for an extended period of time, such reactions could possibly have kept preferences from appearing. In our setup, the confinement boxes of mother and lactating female were close, making shuttling and choice easier.

The vocalization data collected – while showing that distress is reduced the more the pups get close to the females – do not reveal any differential effect of proximity to mother: whistles and chuts were as likely to be emitted at the mother's side as at the other female's side of the apparatus, even when pups got near the mesh screen. This result should not be taken as

indicating a lack of discrimination. Guinea pig adults are highly tolerant toward infants and the presence of an adult conspecific - mother, father, unfamiliar male - is sufficient to reduce whistle rate and probably to tranquilize pups isolated in a strange environment (Tokumaru, 1995). Level of plasma cortisol is also lowered by contact with mother or an unfamiliar female (Sachser, Dürschlag, and Hirzel, 1998). Tolerance is such that guinea pig pups can, with a certain frequency, be seen suckling from a familiar lactating female, even when mother is available (Fullerton et al. 1974). That the amount of whistle rate was, in the present experiment, kept at the same levels near both females is possibly a consequence of the highly gregarious way of life of guinea pigs.

The demonstration of mother recognition in domestic guinea pigs reestablishes the symmetry between mother and infant: both are involved in the maintaining of proximity and bonding.

### References

- Beecher, M. (1991). Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. In P. G. Hepper (Ed.), *Kin recognition* (pp. 94-124). Cambridge, London: Cambridge University Press.
- Berryman, J. C. (1976). Guinea-pig vocalizations: Their structure, causation and function. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41, 80-106.
- Berryman, J. C., & Fullerton, C. (1974). A developmental study of interactions between young and adult guinea pigs (*Cavia porcellus*). *Behaviour*, 59, 22-39.
- Fullerton, C., Berryman, J. C., & Porter, R. H. (1974). On the nature of mother-infant interactions in the guinea-pig (*Cavia porcellus*). *Behaviour*, 48, 145-156.
- Hennessy, M. B., Mazzei, S. J., & McInturf, S. M. (1996). The fate of filial attachment in juvenile guinea pigs housed apart from the mother. *Developmental Psychobiology*, 29, 641-651.
- Pettijohn, T. F. (1979a). Attachment and separation distress in the infant guinea pig. *Developmental Psychobiology*, 12, 73-81.
- Pettijohn, T. F. (1979b). Social attachment of the infant guinea pig to its parents in a two-choice situation. *Animal Learning and Behavior*, 7, 263-266.
- Porter, R. H., Fullerton, C., & Berryman, J. C. (1973). Guinea-pig maternal-young attachment behaviour. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 32, 489-495.
- Ritchey, R. L., & Hennessy, M. B. (1987). Cortisol and behavioral responses to separation in mother and infant guinea pigs. *Behavioral and Neural Biology*, 48, 1-12.
- Sachser, N. (1998). Of domestic and wild guinea pigs: Studies in sociophysiology, domestication, and social evolution. *Naturwissenschaften*, 85, 307-317.
- Sachser, N., Dürschlag, M., & Hirzel, D. (1998). Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology*, 23, 891-904.
- Tokumaru, R. S. (1995). *Tranqüilização comportamental: Efeitos do acompanhante e da familiaridade ambiental sobre a reação da cobaia juvenil a uma situação de separação*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo.

## Agressividade em Ratos Privados de Sono: Caracterização Etológica dos Confrontos Agonísticos como Padrões de Comportamento Defensivo

MARIA DE FÁTIMA NEVES SANDRIN E KATSUMASA HOSHINO

*Universidade Estadual Paulista*

A privação de sono é uma estratégia experimental para a investigação da função do sono. A privação de sono dessincronizado (PSD), um dos estados de sono dos homeotermos, provoca aumentos de agressividade. O presente trabalho mostra que os confrontos agonísticos que decorrem desta agressividade têm uma natureza defensiva. Trinta e oito ratos submetidos à PSD por 7 dias foram mantidos em gaiolas com 3, 7 ou 8 animais cada e tiveram seu comportamento filmado por 4 horas. Os registros filmados foram usados para a determinação dos padrões comportamentais e foi efetuada a quantificação destes padrões numa amostra de 140 episódios sorteados ao acaso. Verificou-se que os confrontos obtidos em situação de PSD eram compostos de padrões iguais aos descritos na literatura e que podiam ser classificados como sendo de natureza ofensiva ou defensiva. Os padrões defensivos foram significativamente mais frequentes (89,2%) que os de natureza ofensiva (2%). A possibilidade de as brigas induzidas pela PSD serem manifestações de pânico é discutida juntamente com a importância desta informação para a procura da função do sono.

*Descritores: Privação de sono. Sono REM. Agressividade. Pânico. Ratos.*

**Agressivity in sleep-deprived rats: an ethological characterization of agonistic episodes as patterns of defensive behavior.** Sleep deprivation has been used as an experimental approach to investigate the function of sleep. Deprivation of desynchronized sleep (DSD), a sleep state of homeotherms, increases aggressiveness in rats. The present paper points to the defensive nature of agonistic behaviors induced by DSD. Thirty eight rats submitted to DSD for seven days were maintained in cages with 3, 7 or 8 animals each and had their behavior videotaped for 4 hours. The main behavioral patterns were determined through an analysis of recorded interactions. The frequency of each behavioral pattern was obtained in a sample of 140 randomly selected interaction episodes. Agonistic interactions in deprived rats could be classified as offensive or defensive and were similar in their behavioral patterns to those described in the literature under normal conditions. There were significantly more defensive agonistic episodes (89,2%) than offensive ones (2%) in DSD rats. DSD induced defensive behaviors are interpreted as panic manifestations and the significance of our data to the question of the function of sleep is discussed.

*Index terms: Sleep deprivation. REM sleep. Aggressiveness. Panic. Rats.*

Dormir é um comportamento determinado por mecanismos neurais ativos, constatável em praticamente todos os vertebrados (Jouvet, 1967) e em alguns grupos de invertebrados (Inoue, 1994; Tobler, 1994). A observação de como os homeotermos dormem mostra que, além da adoção de uma postura específica e

imobilidade relativa, existe uma alternância entre períodos em que a respiração é calma e regular e períodos em que ocorrem abalos dos membros, orelhas, contrações de diferentes partes da face, respiração irregular e movimentos oculares rápidos. Charles Darwin já havia constatado estas manifestações um século antes concluindo que somente as aves e mamíferos sonham (Valle, 1995), fato atualmente inegável (Timo-Iaria, Yamashita, Hoshino, & Souza-Melo, 1990), porém, recusado por alguns pes-

---

K. Hoshino, Depto. Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, UNESP, Av. Edmundo Carrijo Coube, s/n, CEP 17033-360, Bauru, SP, Brasil. E-mail: Kchoshino@laser.com.br

quisadores em nome da parcimônia. O registro da atividade elétrica cerebral mostra que estes comportamentos caracterizam dois estados funcionais do sistema nervoso que denominamos respectivamente sono sincronizado (SS) e sono dessincronizado (SD). Este último também é denominado sono de movimentos oculares rápidos (sono REM) ou sono paradoxal (Dement, 1960; Jouvet, 1967; Timo-Iaria, Negrão, Schmidek, Hoshino, Menezes, & Rocha, 1970).

Uma propriedade com alto valor adaptativo tende a ser preservada ao longo da filogênese e sua ocorrência em diferentes grupos animais constitui uma homologia. O sono tem um papel funcional importante pois um grande número de espécies dorme. Diversos estudos tentaram determinar esta função usando a privação total ou seletiva de um dos estados. Apesar de inúmeros efeitos da privação de SD (PSD) terem sido descobertos, tais como o aumento compensatório do sono (Dement, 1960), alterações na temperatura corporal (Hoshino, 1972; Landis, Bergman, Ismail, & Rechtschaffen, 1992), prejuízos de aprendizagem ou memória (Bueno, Lobo, Oliveira, Gubliano, Pomarico, & Tufik, 1994; Oniani, Lortikpanidze, & Maisuradze, 1987;), aumento da excitabilidade cerebral (Cohen & Dement, 1965; Handwerker & Fishbein, 1975), aumento da agressividade (Morden, Millens, Levine, Cohen, & Dement, 1968a; Nunes, 1991; Tufik, Lindsey, & Carlini, 1978; Tufik, Troncone, Braz, Silva-Filho, & Neumann, 1987), nenhuma função foi estabelecida com segurança.

A análise das pesquisas a respeito da função do sono revela que um avanço talvez seja possível com a determinação e entendimento do papel funcional das alterações que a PSD acarreta. Por exemplo, se fosse determinado que o aumento da agressividade (caracterizada pelo aumento do número de confrontos agonísticos que são denominadas inadequadamente de brigas ou lutas) induzida por tal privação é de natureza defensiva, servindo para evitar o assédio sexual entre ratos machos - o que é provável porque tal privação aumenta a motivação sexu-

al (Morden, Conner, Mitchell, Dement, & Levine, 1968b) - poder-se-ia descartar a agressividade como efeito primário da privação. Vários estudos etológicos permitem categorizar os confrontos agonísticos de roedores (selvagens ou de laboratório) em padrões de natureza ofensiva ou defensiva (Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard, Fukunaga, Blanchard, & Kelly, 1975, 1977; Hill, 1970; Hinde, 1970; Lore, Nikoletseas, & Takahashi, 1984; Moyer, 1980; Schmidek & Pinto, 1993; Scott, 1992).

O presente trabalho visa relatar as características e a natureza defensiva das brigas induzidas pela privação de SD em ratos, tendo em vista o valor heurístico deste dado para o conhecimento da função deste estado do sono. Os dados relatados já foram apresentados anteriormente em forma de tese e resumos de congressos (Sandrin, 1996; Sandrin & Hoshino, 1996).

## Método

Foram utilizados 38 ratos machos Wistar, com pesos de 330 a 450 gramas (3 a 5 meses de idade), provenientes do Biotério Central da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Botucatu. Os animais foram adaptados às condições do laboratório por 7 dias no mínimo e divididos em 3 grupos de 3 animais, 3 grupos de 7 animais e 1 grupo de 8 animais para serem submetidos à PSD por 7 dias.

A PSD foi efetuada pelo método da plataforma, idealizado inicialmente para gatos (Jouvet-Mounier, Vimont-Vicary, Delorme, & Jouvet, 1964), adaptado para o rato (Cohen & Dement, 1965) e por nós usado ao longo destes anos (Hoshino, 1972, 1996). O rato foi mantido sobre uma plataforma circular com 50 mm de diâmetro e 60 mm de altura construído com tubo de PVC e cheio de concreto. Esta plataforma única, fixada no fundo de uma gaiola de propileno (380x400x160 mm), foi cercada de água em volume suficiente para deixar exposto apenas 10 mm de seu topo. O animal consegue manifestar o SS nesta situação, mas o relaxamen-

to muscular que ocorre no SD faz com que seu focinho toque na água ou o faz cair da plataforma em casos extremos, acordando-o e impedindo a ocorrência deste tipo de sono. Ração peletizada foi fornecida *ad libitum* no comedouro existente na tampa de grade metálica e de fácil acesso ao animal, havendo também acesso constante a água potável fornecida em bebedouro convencional de laboratório. A limpeza da gaiola de privação e a renovação da alimentação foram realizadas diariamente entre 9:00-10:30 h.

Os ratos foram transferidos diretamente para uma gaiola de grades metálicas medindo 240 x 330 x 240 mm após fim do período de privação e seu comportamento foi filmado em vídeo por 10 minutos com intervalos de 20 minutos até o final da quarta hora.

As fitas de vídeo foram vistas simultaneamente por dois observadores que em uma primeira etapa procuraram e descreveram todos os padrões de confrontos filmados. O mesmo episódio de confronto foi revisto várias vezes, inclusive em velocidade lenta, para a feitura do etograma. A segunda etapa foi dedicada à quantificação dos padrões de confrontos. Para tanto, sorteou-se um total de 140 episódios de confrontos (20 de cada grupo) e os padrões, assim como suas variações, quantificadas. O teste de qui-quadrado foi usado para se avaliar a significância da diferença constatada na frequência dos padrões.

## **Resultados**

### *Aspectos gerais*

Os confrontos ocorreram com um período de latência de aproximadamente 30-40 minutos após o fim da privação em todos os grupos estudados. Os animais apresentaram inicialmente uma intensa atividade exploratória caracterizada pelo esquadrinhamento de todas as partes da gaiola com farejamento e vasculhamento tátil com as vibrissas. Progressivamente, um número maior de animais se engajou no ritual de limpeza corporal até que pelo trigésimo minuto as primeiras brigas co-

meçaram a ocorrer. A frequência destas brigas no grupo aumentou gradativamente, atingindo um máximo (até 42 brigas por minuto) pela terceira e quarta hora de observação. O aumento progressivo do número de brigas no grupo foi determinado tanto pelo aumento individual dos episódios de brigas como pelo envolvimento de um maior número de animais. O número de brigas foi proporcional à densidade populacional das gaiolas e foi determinado pelas colisões que alguns animais promovem nos saltos emitidos durante os conflitos. O tempo de briga variou de menos de um segundo até mais de 900 segundos.

### *Os padrões de briga*

Os confrontos agonísticos dos animais privados de SD apresentaram alguns padrões distintos, bem definidos, embora houvesse variabilidade na frequência, postura de referência ou nos movimentos corporais segmentares. Estas variações ocorreram em um mesmo animal, sem que houvesse uma seqüência determinada. Foi possível identificar os seguintes padrões relacionados aos confrontos:

*Imobilidade de expectativa:* não se trata um padrão de confronto propriamente dito, entretanto, sua ocorrência é comum antes das brigas. O animal em movimento de limpeza ou locomotor se imobiliza com os quatro membros apoiados, o ventre ligeiramente levantado e o dorso ligeiramente curvo. Pode haver movimentos de acompanhamento visual do que ocorre no ambiente, a respiração é irregular com períodos de taquipnéia alternados com períodos curtos de parada respiratória. Este padrão corresponde ao descrito na literatura como "congelamento."

*Semi-verticalização de preparação para o confronto:* o animal levanta ambos os membros anteriores com apoio nos posteriores em resposta à aproximação brusca, ao contato corporal de outro animal ou a estímulos sonoros de diferentes fontes. O tronco do animal não chega a verticalizar-se totalmente, mantendo diferentes ângulos em relação à horizontal. A manutenção do dorso curvado e dos membros anteriores

fletidos junto ao corpo ocorre quando os animais não retornam à postura natural em continuação ao movimento de levantar-se mas se imobilizam em expectativa na posição semi-verticalizada. O retorno à postura normal ocorre se o outro animal não responde também com verticalização.

*Confronto defensivo com verticalização completa:* verticalização total do corpo sem movimentos laterais, incluindo a cabeça, e apoio nas plantas das patas traseiras. Pode ocorrer em continuidade à semi-verticalização, quando um animal que se aproxima também se verticaliza, ou imediatamente em resposta a estímulos ambientais inesperados. O animal vocaliza e ameaça morder rapidamente, iniciando o confronto que pode envolver dois ou mais contendores. Quando existem apenas dois animais, os contendores ficam frontalmente um em relação ao outro e mantêm distância suficiente para se afastarem mutuamente com os membros anteriores estendidos ou alternados (“boxing”). As pontas dos focinhos podem se encostar ventralmente ou as vibrissas podem permanecer encostadas enquanto os dentes incisivos inferiores ficam à mostra e vocalização contínua intensificada esporadicamente pode ocorrer. Confrontos com verticalização têm duração de alguns segundos até 15 minutos contínuos ou mais e podem envolver até cinco animais ao mesmo tempo. A competição pela maior altura de elevação do focinho é evidente pois há correção imediata da altura quando um dos oponentes re-intensifica sua verticalização. Esta competição é patente nos confrontos de longa duração nos quais ocorre um abaixamento lento e recíproco dos focinhos provavelmente devido à fadiga e reajuste simultâneo freqüente da verticalização. É comum o deslocamento lento dos contendores de suas posições originais devido à correção da posição das patas posteriores para equilíbrio postural sem, contudo, deixar de se manterem verticalizados. A aproximação ou toque de um novo animal pode induzir a troca de oponente no confronto de verticalização. Uma interpretação possível é que os componentes deste padrão diminuem a probabilidade de ata-

ques às partes mais dorsais da cabeça.

*Confronto defensivo com subjugamento:* um animal mantém as patas anteriores apoiadas na região ventral de um outro que permanece caído total ou parcialmente em decúbito dorsal, permanecendo ambos frente-à-frente (“on the top” e “on the back”). Este padrão se inicia com a verticalização mal-sucedida de um dos oponentes devida a uma perda de equilíbrio induzida por colisão de outro animal ou por queda da posição verticalizada. Este padrão envolve sempre dois contendores e os animais não saem de suas posições originais a não ser com o fim do confronto que ocorre por afastamento do animal subjugador.

*Conflito generalizado:* os confrontos de diferentes intensidades e durações ocorrem simultaneamente envolvendo todos os indivíduos presentes na gaiola porque a fuga com corridas e saltos de um deles promove estimulação mecânica intensa em todos os outros. Todos os animais se verticalizam completamente e vocalizam. O conflito generalizado foi observado em gaiolas com grupos de 7 e 8 animais.

*Confronto com ataques ofensivos:* um animal se verticaliza parcialmente apoiado sobre as patas posteriores, mantém o corpo inclinado em direção ao seu oponente, executa locomoções curtas e movimentos laterais rápidos do tronco ou da cabeça que constituem tentativas para morder a região dorsal do contendor. A cauda apresenta, às vezes, movimentos de ondulação lateral. O animal ameaçado se verticaliza ou permanece deitado sobre as costas, vocaliza e procura manter-se sempre frente-à-frente ao atacante, tentando afastá-lo com movimentos de repulsão dos membros anteriores. Os olhos do animal atacante se apresentam geralmente semi-cerrados e os confrontos se iniciam com a exploração da genitália e tentativas de monta que o rato agressor faz em outros animais.

*Luta com engalfinhamento:* sem possibilidade de definição como categoria defensiva ou ofensiva. Dois animais tentam se morder e se defender das mordidas ao mesmo tempo, rolando juntos pelo assoalho da gaiola. A duração não ultrapassa um segundo, sendo a vocalização

audível intensa e diferente daquela que ocorre no confronto verticalizado. Este padrão de confronto é pouco comum e é iniciado com uma mordida efetiva em resposta a uma estimulação súbita, tal como o salto de um animal com queda sobre outro ou o desequilíbrio repentino de um animal em confronto verticalizado com queda sobre outro.

Ferimentos com sangramento foram constatados durante a observação simultânea à filmagem, entretanto, sua quantificação se mostrou difícil nas imagens de vídeo devido à possibilidade das manchas de sangue resultarem do contato entre os animais. Apesar deste fato, constatou-se que ferimentos se restringiam à região cefálica (mandíbula, focinho, olhos).

Os confrontos com verticalização terminam com o abaixamento de um dos contendores que retoma rapidamente sua postura natural; os com tentativas de morder terminam com o afastamento ou perda de interesse por parte do

animal ofensivo. Um aumento progressivo do número de animais que manifestavam episódios de sono se verificou pelo final da terceira hora de observação. Os animais geralmente se instalavam em um dos cantos mais calmos da gaiola e aí dormiam apresentando abalos musculares intensos que muitas vezes os acordavam. A normalização aparente do número de confrontos nos grupos de 7 e 8 animais foi constatada ao final do terceiro dia após o fim da privação.

#### *Quantificação dos padrões de briga*

A quantificação dos episódios de briga segundo os padrões de comportamentos observados é apresentada na Tabela 1. Como se pode verificar, há predominância dos padrões definidos como sendo de natureza defensiva (brigas com verticalização total, com subjugamento e conflitos generalizados). Estes padrões juntos

**Tabela 1** - Frequência dos padrões comportamentais induzidos em ratos pela privação de sono dessincronizado. Dados obtidos com uma amostra de 140 episódios, sorteados aleatoriamente, em animais agrupados nas densidades de 3, 7 e 8 por gaiola e submetidos a 7 dias de privação de sono.

<b>Padrão da confronto</b>	<b>Sub-tipos dos padrões</b>	<b>Frequência</b>
Semii-verticalização	episódio único	9
	episódios consecutivos	2
Brigas defensivas com verticalização total	envolvendo 2 animais	64
	envolvendo 3	26
	conflitos generalizados	19
Briga defensiva com subjugamento		15
Briga ofensivas com ataque		3
Luta com engalfinhamento*		1
Salto de animais pareados*		1

(\*) Padrões de caracterização dúbia

perfizaram um total de 89,2% da amostra analisada, enquanto os episódios de natureza ofensiva constituíram apenas 2% dos casos. Excluindo-se os episódios de semi-verticalização de ameaça e o único caso de engalfinhamento em que a natureza defensiva ou ofensiva não pôde ser definida, o teste de qui-quadrado mostrou que a predominância das brigas de natureza defensiva é estatisticamente significativa ( $p < 0,05$ ). A verticalização completa envolvendo dois ou três oponentes foi o padrão mais freqüente, constituindo 80,6% das brigas de natureza defensiva. Dois animais foram responsáveis pelos três episódios de briga ofensiva. Num dos episódios sorteados, a classificação como briga foi dúbia. Neste episódio, dois animais próximos se verticalizaram simultaneamente repetindo dois ou três saltos ligeiros, com vocalização audível, até que um dos saltos tivesse afastado um dos oponentes. Os animais retomaram sua postura natural quando longe um do outro.

## Discussão

Os resultados mostram, em primeiro lugar, que as brigas induzidas pela privação de SD são bastante estereotipadas e equivalentes às descritas na literatura. A pequena variabilidade comportamental na expressão das brigas não constitui novidade pois é característica da parte consumatória de comportamentos geneticamente herdados conforme assinalado por Thorpe (Cunha, 1983). A estereotipia permite considerar que os padrões de briga defensiva com verticalização completa dos animais privados de sono sejam os mesmos que os descritos na literatura como "boxing" (Barnett, 1958) ou "sparring" ou "defensive upright posture" (Eibl-Eisbsfeldt, 1961) e os que incluem subjugamento sejam os mesmos que os denominados de "on-the-back," "lying on the back" (Barnett, 1958; Eibl-Eisbsfeldt, 1961). A equivalência torna lícito categorizar os padrões de briga observados após a privação de sono em ofensivos e defensivos, do mesmo modo à semelhança do que fazem outros autores quanto às brigas observadas em outras situações (Adams, 1980;

Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard, Blanchard, & Takahashi, 1977; Blanchard et al., 1975).

Os confrontos com verticalização completa dos contendores ou o confronto com subjugamento são considerados como comportamentos de natureza defensiva ou submissão (Adams, 1980; Grant & McIntosh, 1963; Takahashi & Blanchard, 1982). A inexistência de tentativas de ataques quando estão verticalizados e a ausência de perseguição ao final da contenda são indícios de que se tratam de comportamento de defesa e este fato pode ser comprovado pela emissão da verticalização ou subjugamento por parte dos animais que se defendem dos ataques desferidos pelos que fallam nas suas tentativas de monta para cópula. Os confrontos de natureza ofensiva mostram repetidas ações (aproximação, exploração da genitália, ameaças de mordida na região dorsal do tronco) dirigidas ao outro animal (Blanchard & Blanchard, 1977, 1987, 1990; Blanchard et al., 1975, 1977), ao contrário das defensivas que são caracterizadas por espera da ação do oponente e tentativas de repelí-lo. A ocorrência de luta com engalfinhamento, onde ambos os contendores mordem e se defendem, foi um padrão pouco freqüente nos confrontos dos animais privados de sono. A freqüência baixa deste padrão é compreensível pois nesta situação ocorre maior gasto energético e é alto o risco de ferimentos efetivos graves. Isto explicita, por sua vez, o valor adaptativo da verticalização ou a postura de subjugado que parecem reduzir ou inibir a probabilidade de evolução dos confrontos para níveis perigosos para os envolvidos. Este mecanismo de inibição é bastante comum no reino animal e é fato conhecido em Etologia.

A constatação de que os confrontos com verticalização completa (independentemente do número de contendores) e com subjugamento constituem cerca de 90% dos episódios quantificados, leva à conclusão que a agressividade aumentada pela privação de SD é eminentemente de natureza defensiva. A ocorrência de brigas ofensivas na amostra estudada



(2%) não pode, provavelmente, ser atribuída à privação de sono pois estas brigas são comuns quando se agrupam ratos provenientes de diferentes gaiolas-viveiro, mesmo sem privação prévia de sono.

A conclusão de que as brigas de ratos, induzidas pela privação de sono, são de natureza defensiva traz à consideração imediata a questão: defendendo-se de quê? Uma explicação plausível é a hipersensibilidade aos estímulos ambientais que a PSD induz (Kushida, Bergman, & Rechtschaffen, 1989a; Kushida, Bergman, & Rechtschaffen, 1989b; Rechtschaffen, Bergmann, Everson, Kushida, & Gilliland, 1989a; Rechtschaffen, Bergmann, Everson, Kushida, & Gilliland, 1989b), tal como a maior sensibilidade aos estímulos dolorosos (Hicks, Moore, Findley, Hirshfield, & Humphrey, 1978; Hicks, Moore, Hayes, Philips, & Hawkins, 1979). Esta hipótese, entretanto, não é viável pois tais estímulos, incluindo toques corporais (contato tátil, pisoteamento, esbarrões, etc.), muitas vezes não evocaram comportamentos defensivos nos animais privados de sono.

A PSD pelo método da plataforma envolve estresse (Albert, 1975; Coenen & van Luijtelaa, 1985; Corsi-Cabrera, Ponde de León, Juarez, & Ramos, 1994; Jouvet, 1994) e as brigas podem ser respostas a este estresse. A ausência de brigas quando se priva os ratos de sono com uso de outros métodos (Landis, Bergman, Ismail, & Rechtschaffen, 1992) corrobora esta interpretação. Situações estressantes como a aplicação de choques elétricos nas patas de ratos agrupados induzem brigas (Blanchard & Blanchard, 1990; Hutchinson, Ulrich, & Azrin, 1965; Ulrich e Azrin, 1962) que são consideradas manifestações de pânico (Martin, 1993). A suposição de que os confrontos induzidos pela PSD seriam manifestações de pânico (Medeiros, Lenneberg-Hoshino, Tufik, & Hoshino, 1995) foi comprovada por estudos etológicos e administração de fluoxetina (Hoshino, Sandrin, Medeiros, Lenneberg-Hoshino, & Tufik, 1998; Medeiros-Santille, 1998), uma droga sabidamente eficaz no tratamento do pânico (Gorman, Liebowitz, Fyer, Goetz, Campeas,

Fyer, Davies, & Klein, 1987). Estudo mais recente de nosso laboratório comprova tal fato pois a administração de lactato de sódio exacerbou os confrontos de ratos submetidos à PSD (Furlan & Hoshino, no prelo) e o lactato é sabidamente um agente panicogênico utilizado no diagnóstico da Síndrome do Pânico (Cowley & Arana, 1990). A publicação recente de Herbert, Blanchard, e Blanchard (1999) corrobora com a nossa interpretação pois eles também consideram os confrontos e fugas do rato, no caso induzidas pela injeção endovenosa de cocaína, como manifestações similares ao pânico. A conclusão de que os confrontos por nós estudados são manifestações de pânico leva, por extensão, admitir que a privação de sono tem propriedade panicogênica. A propriedade da privação de sono aumentar o número de ataques de pânico é fato conhecido clinicamente (Roy-Birne, Uhde, & Post, 1986).

A constatação de que ao menos uma parte dos episódios de confrontos que ocorrem nos ratos privados de sono parecem manifestar-se sem uma causa real justificável sugere que estes comportamentos de natureza defensiva podem constituir um modelo experimental promissor para a Síndrome do Pânico, uma vez que os modelos existentes utilizam situações de perigo ou ameaça reais que justificam a manifestação deste comportamento (pânico situacional).

O fato de a PSD provavelmente induzir manifestações de pânico leva a algumas hipóteses quanto à função deste estado de sono. Em condições naturais, a PSD tem geralmente a ver com algum problema cuja solução requer atividades intensas, com gasto energético mais elevado que em condições normais. O pânico, que é um componente das reações de defesa dos animais (Graeff, 1994; Graeff, Silveira, Nogueira, Audi, & Oliveira, 1993), manifesta-se em situações naturais sob a forma de luta ou fuga intensas. O estouro de uma manada de cavalos ou de uma boiada são exemplos disso (Schmidt, 1968). A possibilidade de a privação de sono facilitar a ocorrência de pânico, aumentando a intensidade das respostas de defesa, parece ser adaptativa em condições naturais uma vez que

esta privação surge quando a fonte de perigo (predadores ou a inundação) ameaça por longo tempo o animal. Estes aspectos, juntamente com os outros efeitos conhecidos da privação, parecem ser compatíveis com a hipótese de que o SD seria a manifestação de um estado funcional do sistema nervoso cuja função é reajustar a atividade neural para condições de menor custo energético na vigília subsequente.

### Referências Bibliográficas

- Adams, D. B. (1980). Motivational systems of agonistic behavior in muroid rodents: Comparative review and neural model. *Aggressive Behavior*, 6, 295-346.
- Albert, I. B. (1975). REM sleep deprivation. *Biological Psychiatry*, 10, 341-351.
- Barnett, S. A. (1958). An analysis of social behavior in wild rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130, 107-152.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1977). Aggressive behavior in the rat. *Behavioral Biology*, 21, 197-224.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1987). An ethoexperimental approach to the study of fear. *Psychological Records*, 37, 305-316.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. (1990). An ethoexperimental approach to the study of aggression. Em S. Morato, A. P. Carobrez, & T. C. M. Lima. (Orgs.), *Neurosciences & Behavior* (pp. 107-124). Ribeirão Preto, SP: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras.
- Blanchard, R. J., Blanchard, D. C., & Takahashi, L. K. (1977). Reflexive fighting in the albino rat: Aggressive or defensive behavior? *Aggressive Behavior*, 3, 145-155.
- Blanchard, R. J., Fukunaga, K., Blanchard, D. C., & Kelley, M. J. (1975). Conspecific aggression in the laboratory rat. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 89, 1204-1209.
- Bueno O. F., Lobo, L. L., Oliveira, M. G., Gugliano, E. B., Pomarico, A. C., & Tufik, S. (1994). Dissociated paradoxical sleep deprivation effects on inhibitory avoidance and conditioned fear. *Physiology and Behavior*, 56, 775-779.
- Coenen, A. M., & van Luijckelaar, E. L. J. M. (1985). Stress induced by three procedures of deprivation of paradoxical sleep. *Physiology and Behavior*, 35, 501-504.
- Cohen, H., & Dement, W. C. (1965). Sleep: Changes in threshold to electroconvulsive shock in rats after deprivation of paradoxical phase. *Science*, 150, 1218-1219.
- Corsi-Cabrera, M., Ponce de León, M., Juárez, J., & Ramos, J. (1994). Effects of paradoxical sleep deprivation and stress on the waking EEG of the rat. *Physiology and Behavior*, 55, 1021-1027.
- Cowley, D. S., & Arana, G. W. (1990). The diagnostic utility of lactate sensitivity in panic disorder. *Archives of General Psychiatry*, 41, 764-770.
- Cunha, W. H. A. (1983). Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da etologia. *Etologia*, 1, 1-33.
- Dement, W. (1960). The effect of dream deprivation. *Science*, 131, 1705-1707.
- Eibl-Eisfeldt, I. (1961). The fighting behavior of animals. *Scientific American*, 205, 112-122.
- Gorman, J. M., Liebowitz, M. R., Fyer, A. J., Goetz, D., Campeas, R. B., Fyer, F. R., Davies, S. O., & Klein, D. F. (1987). An open trial of fluoxetine in the treatment of panic attacks. *Journal of Clinical Psychopharmacology*, 7, 329-332.
- Graeff, F. G. (1994). Neuroanatomy and neurotransmitter regulation of defensive behaviors and related emotions in mammals. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 7, 811-829.
- Graeff, F. G., Silveira, M. C. L., Nogueira, R. L., Audi, E. A., & Oliveira, R. M. W. (1993). Role of the amygdala and periaqueductal gray in anxiety and panic. *Behavioral Brain Research*, 58, 123-131.
- Grant, E. C., & MacIntosh, J. H. (1963). A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, 21, 246-259.
- Handwerker, M. J., & Fishbein, W. (1975). Neural excitability after paradoxical sleep deprivation: A replication and further examination. *Physiological Psychology*, 3, 137-140.
- Herbert, M. A., Blanchard, D. C., & Blanchard, R. J. (1999). Intravenous cocaine precipitates panic-like flight responses and lasting hyperdefensiveness in laboratory rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 63, 349-360.
- Hicks, R. A., Moore, J. D., Findley, P., Hirshfield, C., & Humphrey, V. (1978). REM sleep deprivation and pain thresholds in rats. *Perceptual and Motor Skills*, 47, 848-850.
- Hicks, R. A., Moore, J. D., Hayes, C., Phillips, N., & Hawkins, J. (1979). REM sleep deprivation increases aggressiveness in male rats. *Physiology and Behavior*, 22, 1097-1100.
- Hill, D. (1970). Aggression: Innate drive or response? *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 63, 1-4.

- Hinde, R. A. (1970). Aggression in animals. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 63, 4-9.
- Hoshino, K. (1972). *Perturbações motoras agudas induzidas pela lesão eletrolítica da formação reticular mesencefálica em ratos privados de sono paradoxal*. Tese de Doutorado, Faculdade de Ciências Médicas e Biológicas da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Hoshino, K. (1996). Food deprivation and hypothermia in desynchronized sleep-deprived rats. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 29, 41-46.
- Hoshino, K., Sandrin, M. F. N., Medeiros, R., Lenneberg-Hoshino, C., & Tufik, S. (1998). Comportamento de pânico e generalização de brigas em ratos privados de sono. Em *Anais da XIII Reunião Anual da FESBE* (pp. 58-59). Caxambu, MG: Federação das Sociedades de Biologia Experimental.
- Hutchinson, R. R., Ulrich, R. E., & Azrin, N. H. (1965). Effects of age and related facts on the pain-aggression reaction. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 59, 365-369.
- Inoue, S. (1994). Behavioral versus telencephalic sleep. *Newsletter*, 4, 11-12.
- Jouvet, M. (1967). Neurophysiology of the states of sleep. *Physiological Review*, 47, 117-177.
- Jouvet, M. (1994). Paradoxical sleep mechanisms. *Sleep*, 17, S77-S83.
- Jouvet-Mounier, D., Vimont-Vicary, P., Delorme, F., & Jouvet, M. (1964). Etude de la privation selective de la phase paradoxale du sommeil chez le chat. *Compte Rendu de la Société du Biologie*, 158, 756-759.
- Kushida, C. A., Bergman, B. M., & Rechtschaffen, A. (1989a). Sleep deprivation in the rat. V. Paradoxical sleep deprivation. *Sleep*, 12, 22-30.
- Kushida, C. A., Bergman, B. M., & Rechtschaffen, A. (1989b). Sleep deprivation in the rat. VI. Skin changes. *Sleep*, 12, 42-46.
- Landis, C. A., Bergman, B. M., Ismail, M. M., & Rechtschaffen, A. (1992). Sleep deprivation in the rat. XV. Ambient temperature choice in paradoxical sleep-deprived rats. *Sleep*, 15, 13-20.
- Lore, R., Nikolettseas, M., & Takahashi, L. (1984). Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. *Aggressive Behavior*, 10, 59-71.
- Martin, P. (1993). Effects of anxiolytic and antidepressant drugs in animal model of panic. Em N. Hamon, H. Ollat, & M. H. Thiébot. *Anxiety: Neurobiology, clinic and therapeutic perspectives* (pp. 203-204). Paris: INSERM/John Libbey Eurotext.
- Medeiros, R., Lenneberg-Hoshino, C., Tufik, S., & Hoshino, K. (1995). Estudo comparativo dos comportamentos agonísticos induzidos pelo eletrochoque e pela privação de sono dessincronizado. Em *Anais da XIX Jornada Científica* (Resumo 253). Botucatu, SP: Associação dos Docentes da Universidade Estadual Paulista.
- Medeiros-Santille, R. (1998). *Definição da agressividade induzida pela privação de sono na plataforma como manifestação de pânico no rato albino macho*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Morden, B., Conner, R., Mitchell, G., Dement, W., & Levine, S. (1968b). Effects of rapid eye movement (REM) sleep deprivation on shock-induced fighting. *Physiology and Behavior*, 3, 425-432.
- Morden, B., Mullens, R., Levine, S., Cohen, H., & Dement, W. (1968a). Effect of sleep deprivation on the mating behavior of male rats. *Psychophysiology*, 5, 241.
- Moyer, K. E. (1980). Biological substrates of aggression. *Progress in Brain Research*, 53, 360-367.
- Nunes, G. P. (1991). *Validação do método da plataforma múltipla da privação de sono paradoxal em ratos*. Dissertação de Mestrado, Escola Paulista de Medicina da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo.
- Oniani, T. N., Lortikpanidze, N. D., & Maisuradze, L. M. (1987). Interaction between learning and paradoxical sleep in cats. *Neuroscience and Biobehavioral Review*, 17, 304-310.
- Rechtschaffen, A., Bergman, B. M., Everson, C. A., Kushida, C. A., & Gilliland, M. A. (1989a). Sleep deprivation in the rat. I. Conceptual Issues. *Sleep*, 12, 1-4.
- Rechtschaffen, A., Bergmann, M. A., Everson, C. A., Kushida, C. A., & Gilliland, M. A. (1989b). Sleep deprivation in the rat. X. Integration and discussion of the findings. *Sleep*, 12, 68-87.
- Roy-Birne, P. P., Uhde, T. W., & Post, R. M. (1986). Effects of one night's sleep deprivation on mood and behavior in patients with panic disorder: Comparison with depressed patients and normal controls. *Archives of General Psychiatry*, 43, 895-899.
- Sandrin, M. F. N. (1996). *Sono de ratos confinados em alta densidade populacional*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Sandrin, M. F. N., & Hoshino, K. (1996). Caracterização neuroetológica da agressividade de ratos induzida pela privação de sono dessincronizado. Em *Anais da XI Reunião da FESBE* (p. 349).

- Caxambu, MG: Federação das Sociedades de Biologia Experimental.
- Schmidek, W. R., & Pinto, C. M. H. (1993). O papel da agressão na organização do comportamento social. Em A. F. Nascimento Jr. (Org.), *Anais do 11º Encontro Anual de Etologia* (pp. 118-128). Bauru, SP: FAAC-FC / UNESP.
- Schmidt, J. P. (1968). Psychosomatics in veterinary medicine. Em M. W. Fox, *Abnormal behavior in animals* (pp. 365-397). Philadelphia: W.B. Saunders.
- Scott, J. P. (1992). Aggression: Function and control in social systems. *Aggressive Behavior*, 18, 1-20.
- Takahashi, L. K., & Blanchard, R. J. (1982). Attack and defense in laboratory and wild Norway and black rats. *Behavioral Proceedings*, 7, 49-62.
- Timo-Iaria, C., Negrão, N., Schmidek, W. R., Hoshino, K., Menezes, C. E. L., & Rocha, T. L. (1970). Phases and states of sleep in the rat. *Physiology and Behavior*, 5, 1057-1062.
- Timo-Iaria, C., Yamashita, R., Hoshino, K., & Souza-Melo, A. (1990). Rostrum movements in desynchronized sleep as a prevalent manifestation of dreaming activity in Wistar rats. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 23, 617-620.
- Tobler, I. (1994). Evidence for sleep in the skorpion and cockroach. *Newsletter*, 4, 9-11.
- Tufik, S., Lindsey, C. J., & Carlini, E. A. (1978). Does REM sleep deprivation induce a supersensitivity of dopaminergic receptor in the rat brain? *Pharmacology*, 16, 98-105.
- Tufik, S., Troncone, L. R. P., Braz, S., Silva-Filho, A. R., & Neumann, B. G. (1987). Does REM sleep deprivation induce subsensitivity of presynaptic dopamine or postsynaptic acetylcholine receptors in the rat brain? *European Journal of Pharmacology*, 140, 215-259.
- Ulrich, R. E., & Azrin, N. H. (1962). Reflexive fighting in response to aversive stimulation. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 5, 511-520.
- Valle, A. C. (1995). *Análise eletrofisiológica do hipocampo durante o sonodessincronizado do rato*. Tese de Doutorado, Escola Paulista de Medicina da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo.

## Activity Pattern of *Tropidurus Torquatus* (Sauria: Tropiduridae) in an Urban Area of Uberlândia – MG

RODRIGO LEMES MARTINS, ANDREIA BARCELOS AND KLEBER DEL-CLARO

*Universidade Federal de Uberlândia*

Lizard termoregulation in urban environments is not well known. *Tropidurus torquatus*, a heliotherm, is common in the Campus Umuarama of the Universidade Federal de Uberlândia. After direct field observations, a transect was established to visit the shelters during 29 sunny days from March to July 1997 (65 hours of observation). Data about temperature, moisture, cloud aspects, substrate used by the lizards and solar incidence. Activity of *T. torquatus* begins at 08:00 with a peak between 10:00 and 15:00. A greater number of individuals stayed in the sun in relation to shadow. *T. torquatus* significantly preferred areas with wood and concrete to termoregulate. There was a significant correlation between the number of observed individuals and environmental temperature. Abundance of individuals was mainly affected by the temperature, despite the correlation with humidity. *T. torquatus* activity is also affected by structural aspects of study area, as shady places shift during the day.

*Index terms:* Thermoregulation. Environmental factors. Lizards. *Tropidurus torquatus*.

**Padrão de atividade de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) na área urbana de Uberlândia – MG.** A termoregulação de lagartos em ambientes urbanos ainda não é bem conhecidos. *Tropidurus torquatus* é heliotérmico e abundante no Campus da Universidade Federal de Uberlândia. Após observações diretas no campo, foi estabelecido um transecto onde se visitou abrigos dos lagartos durante 29 dias ensolarados, de Março a Julho de 1997 (65 horas de observação). Foram feitos registros de temperatura, umidade, aspectos de nebulosidade, tipos de substratos utilizados pelos lagartos e incidência solar. A atividade de *T. torquatus* se inicia por volta das 08:00 com um pico entre 10:00 e 15:00h. Verificou-se um maior número de indivíduos ao sol em relação à sombra. Os lagartos preferiram significativamente termoregular em áreas de madeira e concreto. Notou-se uma correlação significativa entre o número de indivíduos observados e a temperatura do ar. O número de avistamentos foi influenciado principalmente pela temperatura do ar, apesar de haver correlação com a umidade. A arquitetura da área estudada também influenciou o período de atividade de *T. torquatus*, pela variação das manchas de sol nos diferentes horários do dia.

*Descritores:* Termoregulação. Fatores ambientais. Lagartos. *Tropidurus torquatus*.

Behavior is an outcome of physiologic processes that depend mainly on biochemical reactions to occur (Slater & Halliday, 1994). In ectothermic animals, the chemical and biochemical reactions depend on the temperature as the main factor affecting the behavior (Bennett, 1980). Lizards modify the corporal temperature varying its exposure to sunny and shaded places or hot and cold microhabitats (Bogert, 1949; Huey & Slatkin, 1976; Pough, Heiser, &

Mcfarland, 1993). They usually modify their position and posture in relation to the sun and the background to termoregulate (Crowley & Pietruszka, 1983; Heath, 1965; Teixeira-Filho,

---

Kleber Del-Claro, Depto. de Biociências, Universidade Federal de Uberlândia, Caixa Postal 593, Uberlândia, MG, 38400-902, Brasil. E-mail: delclaro@ufu.br

---

Acknowledgements to Monique Van Sluys and Arioaldo Antônio Giaretta for valuable suggestions and corrections of theory, language and style; to Helena Maura Torezan Silingardi for corrections in language and vocabulary, to Wilson Réu Junior for corrections, to A. Tubelis for the instructions about the climate aspects, to C. Lomônaco for help with statistical analyzes and to V. L. C. Brittes for the bibliography about termoregulation. R. L. Martins thanks CAPES-PET for financial support; K. Del-Claro thanks CNPq (Process 522168/95 -7).

Rocha, & Ribas, 1995). The lizard activities demand time and energy, what makes termorregulation a difficult process when the gain of temperature of the atmosphere is slow (Huey, 1974). Therefore, lizards are animals that use the background to optimize their metabolic processes for its activity. Its dynamics of use of the substrate is specific in relation to the climate of the area, influencing its metabolic reactions directly and therefore its development (Crowley & Pietruszka, 1983; Hardy, 1981; Prosser, 1973; Rocha, 1995).

*Tropidurus torquatus* is heliothermic and abundant in its habitat (Van Sluys, 1992). They are found in open areas of tropical savannas (cerrado), caatingas and sandbanks of Brazil (Rodrigues, 1987), where there are higher insolation rates, however this lizard can also be found in urban area. *T. torquatus* can be sighted on the different types of structural habitat: rocks, logs of trees, fallen logs, firewood piles, wood fences, brick fences, outdoors house walls, in the ground, etc (Rocha, 1991; Rodrigues, 1987). Species of *Tropidurus* present "sit down and wait" foraging strategy (Huey, 1974; Rocha & Bergallo, 1994; Van Sluys, 1993; Vanzolini, 1980) what increases its dependence in relation to the substrate. Although common in Brazil (Rodrigues, 1987), even in urban areas, and of relative easiness for the observation, *Tropidurus* is not very studied in the urban ecosystem.

In this study we investigated the period of activity of *T. torquatus* in an urban area relating it with climate and substrate type in the Campus Umuarama of the Universidade Federal de Uberlândia (UFU).

## Material and methods

The study was conducted in the urban area of Uberlândia (18°55' S; 48°17' W), state of Minas Gerais, at the Universidade Federal de Uberlândia. The studied campus is placed in the Umuarama quarter, an outlying neighborhood where, although there is prevalence of buildings (mainly houses), there are many arboreous squares and unused plots

of land where grasses and bushes of the cerrado prevail.

The climate in the study area is rainy tropical, characterized by a dry winter and rainy summer. The winter (June to August) presents a monthly mean temperature of 18°C and pluviosity around 60mm, while the summer (December to February), presents monthly mean temperatures from 20,9°C to 23,1°C, and pluviosity between 1500 to 1600 mm.

We made a previous study of the campus area in which we got up data about the existence of shelters of *Tropidurus torquatus* to settle down a transect. The total traveled area was of approximately 1000 meters and it included 12 shelters. Beside each shelter there were at least two different substrata that could be used by lizards: earth and concrete; concrete and wood; wood and earth; wood, earth and iron; wood, concrete and earth.

To know if lizards have preference by some type of substrate we quantified randomly the disponibility of different material in the habitat. So, 140 random sites in transect were chosen by calculator in a random sequence and observed in the field to characterize the type of material disponible in each of 140 points. The data on disponibility of materials used by lizards to termorregulate was analyzed by G-test.

The transect and so, the shelters, were visited between March and July of 1997, covering, for 5 times, the thirteen hours of daily insolation (06:00 to 19:00h) totaling 65 hours of observation ( each visit = one man for 1000m for 1h).

In each hour of observation the shelters and its surroundings were inspected and when the lizards were sighted out of the shelters, these were considered in activity (termorregulation or foraging). Before investigating the transect we collected data of air temperature and humidity (collected through a thermometer of humid bulb) and took the percentile of cloud cover of the sky (Tubelis & Nascimento, 1980). The meteorological data were collected daily (Posto Agroclimático do Campus Umuarama - Uberlândia). In the shelters where the lizards

were in activity we observed the substrate type and the occurrence or not of insolation. We used Pearson correlation (Zar, 1984) in the analysis of the data.

## Results and discussion

The study area presents different types of substrate with different dynamics of thermal conductivity. The heat of the substrate influences the temperature of the saurios (Hardy, 1981; Pough et al., 1993) and the heliothermic character of the genera *Tropidurus* make possible many supposition about its ecology in different substrates. In the studied urban area, the period of activity of *T. torquatus* began about 08:00 h, with a peak among 10:00 and 15:00 h, when the number of individuals began to decrease (Figure 1), coinciding with the hottest hours of the day (between 22 and 25°C) (Figure 2). This result corroborates studies facts of another *Tropidurus* species in natural conditions (Van Sluys, 1992).

The study showed that although earth predominate in the studied area (55,12%) followed by concrete (40,94%), wood (3,15%) and metal (0,79%), lizards significantly preferred to termorregulate in wood (48,98%) followed by concrete (43,88%), earth (4,08%) and finally metal (3,06%) ( $G = 49,2924$ ;  $p < 0,001$ ) (Figure 3). So, *T. torquatus* significantly preferred wood instead of the other possible choices.

The capacity of conservation of heat by the substrate can determine its use viability for termorregulation by *T. torquatus*, as members of this genus needs relatively high temperatures for the beginning of the activity (Rodrigues, 1987). In that sense, the wood conductivity of heat ( $K=0,0002 \text{ cal/cm-seg}^{\circ}\text{C}$ ) and that of concrete ( $K=0,0004 \text{ cal/cm-seg}^{\circ}\text{C}$ ) (Goldemberg, 1968) make these materials favorites for these animals. Wood and concrete become quickly warm with the reception of atmosphere calorific energy, what makes them very important to the beginning of activity of ectothermic animals, since it facilitates the gain of heat for the individual when in activity on the same ones. However, this physical property of wood and concrete brings a fast

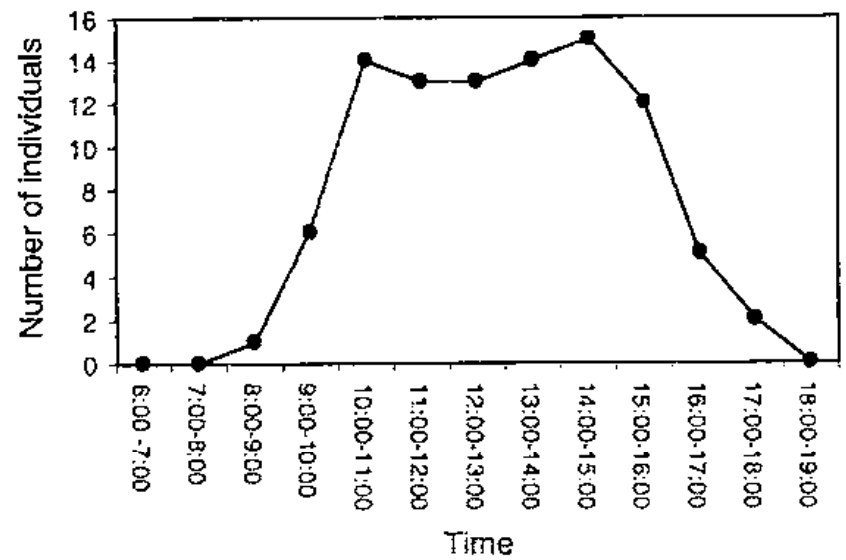


Fig. 1 – Abundance of *T. torquatus* in different hours of the day ( N = 5 observations for each hour and in different days).

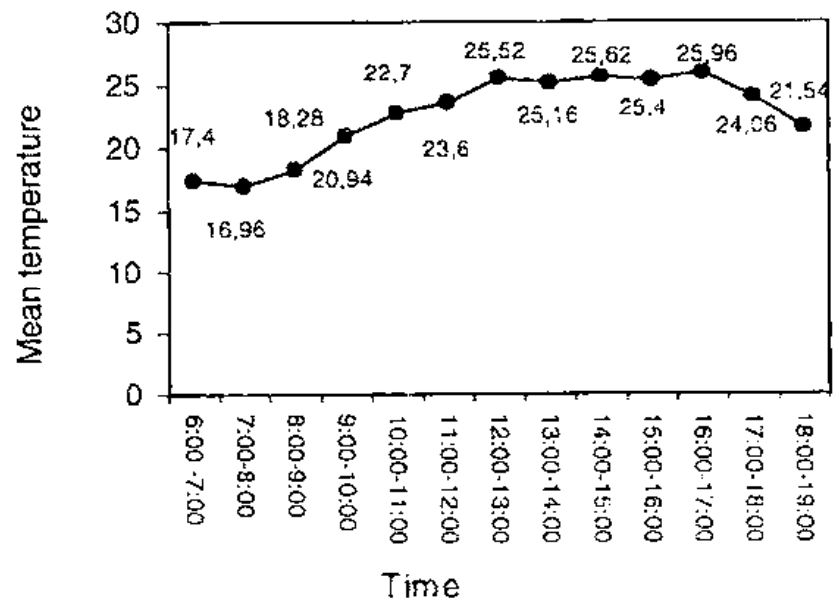


Fig. 2 - Temperature average in different days of observation (N=5 observations for each hour).

cooling of the substrate after the insolation period. The good conductivity of heat of the substrate used by *T. torquatus* in the campus was perhaps mainly responsible for the observed abrupt increase in number of observations of lizards, until reaching an activity plateau (10:00-14:00), with posterior accentuated fall (15:00). *Tropidurus itambere* is a close relative of *T. torquatus* and both tend to overlap in geographical distribution in extensive areas in Central Brazil (Rodrigues, 1987). *T. itambere*, in the winter (dry season), has a unimodal standard activity, presenting a gradual increase in the number of individuals that reaches its top around 13:00h,

and decrease between 14:00 and 17:00h (Van Sluys, 1992).

The characteristics of the *T. torquatus* chosen substrate, wood, promotes a concentrated distribution and an increase on observation earlier, at least in the winter, in comparison to *T. itambere* studied in the field in the same season of year (Van Sluys, 1992). Besides, it demonstrates the importance of the environmental substrata in the termorregulation of those animals.

The concentration of activity at noon observed in the studied lizards can also be related with the architecture of the studied area, that presents high buildings reducing areas of sun spots and making long shade periods during the day, if compared to the open savanna neighbors areas. So the change in sun position reduces shadow areas between 10:00 and 14:00h, enhancing the heliotherm behavior of the genera *Tropidurus*. This was verified by the largest number of individuals in the sun (69,2%) in relation to shadow (38,8%) in this period (Figure 4). In terms of climatic effects, there was no significant correlation between the period of activity of the lizards and the percentile of cloud cover, because every type of cloud (Tubelis & Nascimento, 1980) allow sun light passage enough to *T. torquatus* termorregulate.

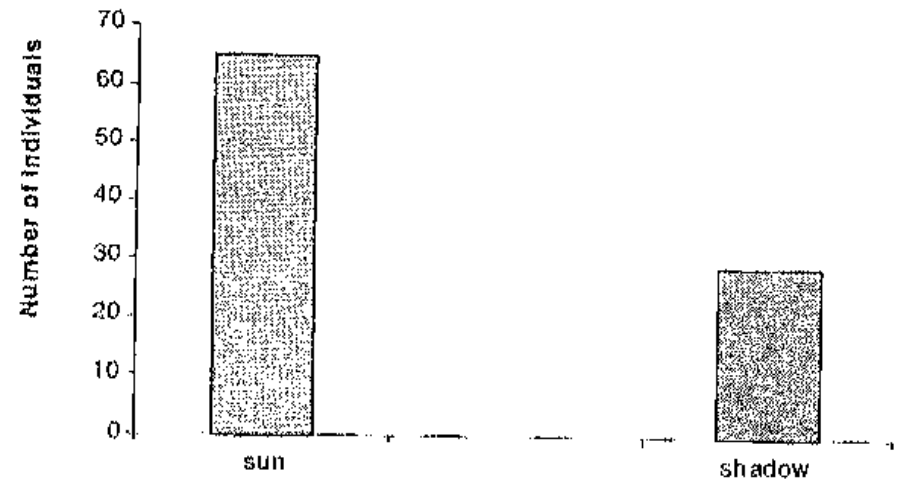


Fig. 4 – Number of *Tropidurus torquatus* observed in activity in sun and shadow at Campus Umuarama of Universidade Federal de Uberlândia, from March to July of 1997 (N=98).

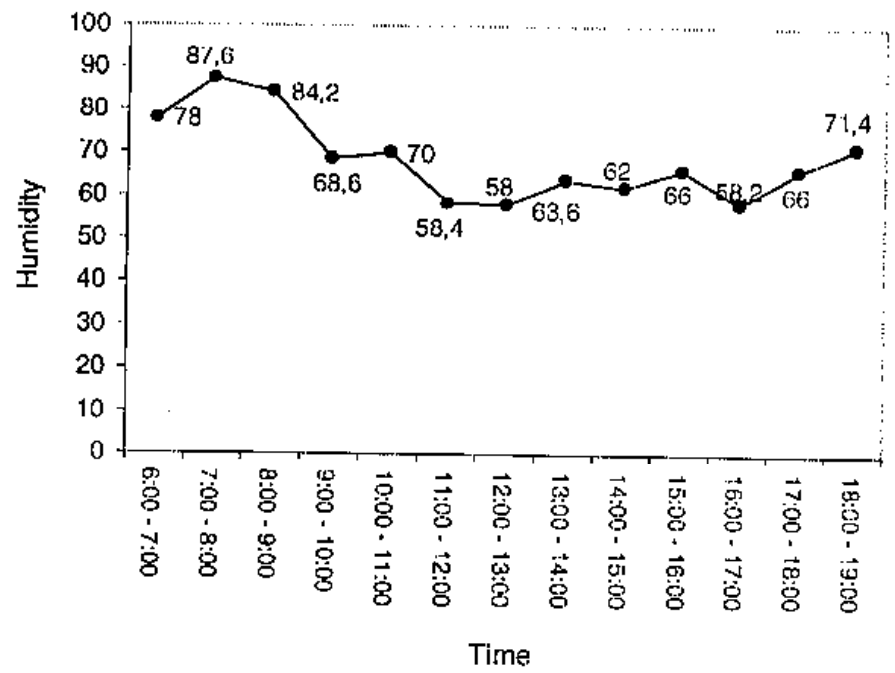


Fig. 5 – Humidity average in each hour of observation, in different days (N=5 observation for each hour).

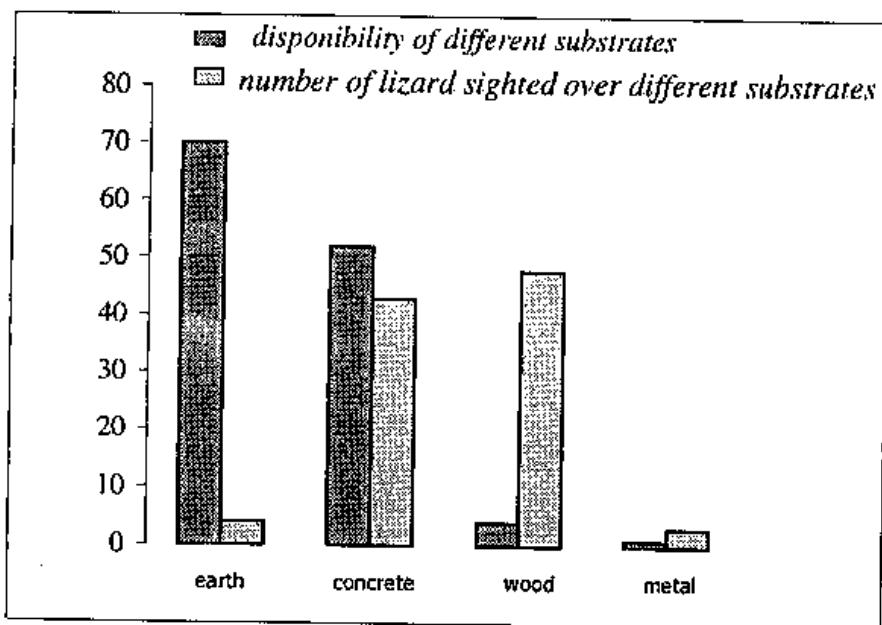
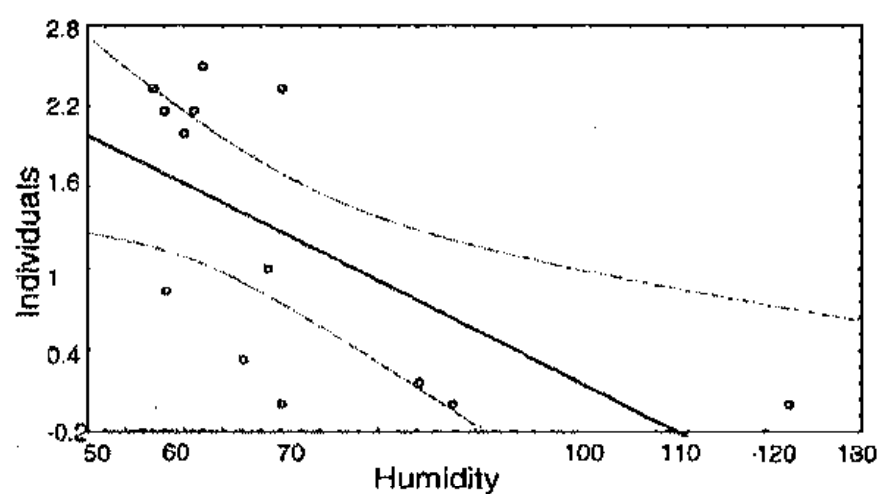


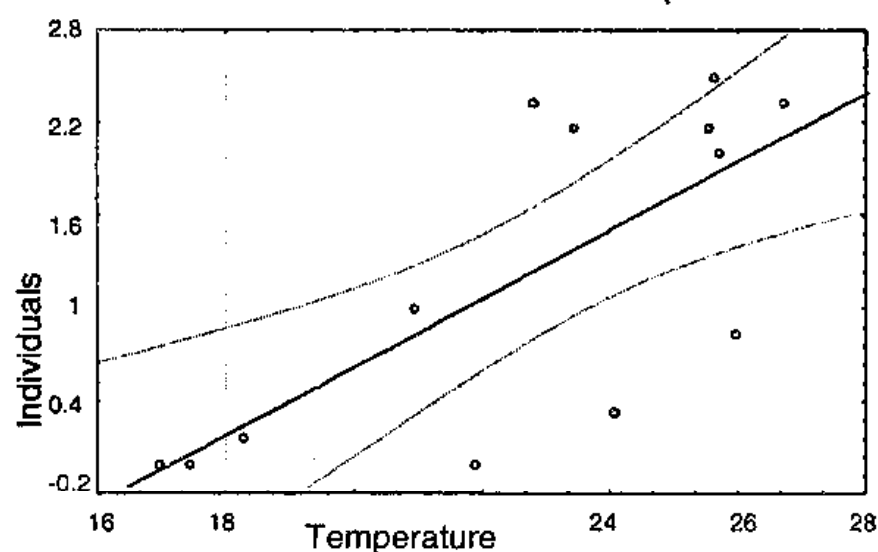
Fig. 3 – Number of *T. torquatus* observed in different substrates (totaling 98 observations) in comparison with substrate disponibility.

As temperature increases, air humidity decreases (Figure 2 and 5). Humidity is significantly correlated to the highest number of lizards observed (Figure 06). There was a positive correlation between the number of individuals of *T. torquatus* observed and the temperature (Figure 7). This was verified by the concomitant decrease of the temperature and the decrease of the number of individuals, what turns the temperature the most important factor to determine the activity of those lizards.





**Fig. 6** – Correlation (Pearson) between the average number of *T. torquatus* and the humidity average (lizard =  $3.814 - 0.036$  humidity;  $r = -0.635$ ;  $p < 0.05$ ).



**Fig. 7** – Correlation (Pearson) between the average number of *T. torquatus* and the temperature average (lizard =  $-3.866 + 0.224$  temperature;  $r = 0.73$ ;  $p < 0.05$ ).

The behavior optimizes termorregulation, and so, allows the lizard to surpass the environmental restrictions (Hardy, 1981). However, we need more field studies to determine the costs and benefits of this “new” relationship (urban-environment and lizards).

## References

BENNETT, A. F. (1980). The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour*, 28, 742-762.

Bogert, C. M. (1949). Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3, 195-211.

Crowley, S. R., & Pietruszka, R. D. (1983). Aggressiveness and vocalization in the Leopard Lizard (*Gambelia wislizenii*): The influence of temperature. *Animal Behaviour*, 31, 1055-1060.

Goldemberg, J. (1968). *Curso de física: Calor*. São Paulo: EDUSP / Edgard Blücher.

Hardy, R. N. (1981). *Temperatura e vida animal*. São Paulo: EPU.

Heath, I. E. (1965). Temperature regulation and diurnal activity of horned Lizard. *University of California Publications in Zoology*, 64, 97-136.

Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of Associated Costs. *Science*, 184, 1001-1003.

Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51, 363 - 384.

Pough, F. H., Heiser, J. B., & Mcfarland, W. N. (1993). *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu.

Prosser, C. L. (1973). Temperature. In C. L. Prosser (Ed.), *Comparative animal physiology* (pp. 362-428). Philadelphia: Saunders.

Rocha, C. F. D. (1991). Composição do habitat e uso do espaço por *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de Restinga. *Revista Brasileira de Biologia*, 51, 839-846.

Rocha, C. F. D. (1995). Growth of tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 16, 257-264.

Rocha, C. F. D., & Bergallo, M. B. (1994). *Tropidurus torquatus* (collared lizard) diet. *Herpetological Review*, 25, 69.

Rodrigues, M. T. (1987). Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo torquatus ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivo de Zoologia*, 31, 105-230.

Slater, P. J. B., & Halliday, T. R. (1994). *Behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Teixeira-filho, P. F., Rocha, C. F. D., & Ribas, S. C. (1995). Aspectos da ecologia termal e uso do habitat por *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae) na Restinga da Barra de Maricá, RJ. *Oecologia Brasiliensis*, 1, 155-165.

Tubelis, A., & Nascimento, F. J. L. (1980). *Meteorologia descritiva: Fundamentos e Aplicações Brasileiras*. São Paulo: Nobel.

Van Sluys, M. (1992). Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Tropiduridae), em uma área do sudoeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 52, 181-185.

Van Sluys, M. (1993). Food Habits of the Lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brasil. *Journal of Herpetology*, 27, 347-351.

Vanzolini, P. E., Ramos-costa, A. M. M., & Vitt, L. J. (1980). *Répteis nas caatingas*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

Zar, J. H. (1984). *Biostatistical analyses*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.



## Historia y Desarrollo de la Etología en Uruguay: Principales Líneas de Investigación

MARILA LÁZARO, CIRO INVERNIZZI Y CARLOS A. ALTUNA

*Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.*

La Etología tuvo un desarrollo relativamente temprano en Uruguay de la mano de dos científicos que en la década de 1940 tomaron contacto con la "escuela europea" de Etología. Uno de ellos, el Dr. Rodolfo Tálice fundó una línea de trabajo en comportamiento de roedores subterráneos del género *Ctenomys*. Por otro lado, el Dr. Raúl Vaz-Ferreira comenzó estudios comportamentales de las dos especies uruguayas de lobos marinos: *Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*. Ambas líneas de investigación perduran hasta el día de hoy con el aporte de otras disciplinas y enfoques. En los años siguientes, y especialmente en la década de 1980, se produjo un aumento de la producción científica y diversificación de las áreas de estudio en Etología, reflejada en el número de investigadores y publicaciones. Actualmente la Etología se desarrolla en siete laboratorios con enfoques muy variados que van desde la perspectiva clásica hasta la Fisiología y la Neuroetología.

*Descriptor: Etología animal . Uruguay. Historia.*

**History and development of Ethology in Uruguay: main research lines.** Ethology had a relatively early development in Uruguay because of the action of two scientists that in the '40 decade contacted some colleagues of the "european school" of Ethology. One of them, Dr. Rodolfo Tálice, started a research line on the behaviour of subterranean rodents of the genus *Ctenomys*. On the other hand, Dr. Raúl Vaz-Ferreira started behavioural studies on two uruguayan pinniped species: *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. Both subjects are still on research today with the support of other sciences and new approaches. In the subsequent years, and specially '80 decade, an increase of the scientific production and a diversification of study areas in Ethology occurred as reflected by the increase in the number of researchers and published papers. Nowadays Ethology is studied in seven laboratories with different approaches, from a classic perspective to Physiology and Neuroethology.

*Index terms: Animal ethology. Uruguay. History.*

### Orígenes de la Etología

Si bien muchos autores consideran como fecha de nacimiento de la Etología el año 1935, por la publicación de un monumental trabajo de Konrad Lorenz titulado "El compañero en el mundo del ave" (Lorenz, 1935), ya existían numerosas contribuciones empíricas y conceptuales a lo que hoy denominamos Etología. Muchos procesos que hoy mantienen particular vigencia en esta ciencia ya habían sido descritos y publicados, entre éstos el fenómeno

del imprinting (Spalding, 1873), y el proceso de ritualización del comportamiento (Huxley, 1914). También es oportuno señalar que el capítulo octavo de "El Origen de las Especies" de Charles

---

Queremos agradecer especialmente a los dos pioneros de la Etología en Uruguay, Raúl Vaz-Ferreira y Rodolfo Tálice por su tiempo y dedicación. A Fernando Costa por las correcciones y sugerencias desopilantes. A todos los compañeros etólogos que nos proporcionaron información y sus trabajos publicados. A las bibliotecarias que facilitaron la tarea de rastrear viejas publicaciones, especialmente a la querida Josefina de la Facultad de Humanidades y Ciencias de la Educación. A Gabriel y a Gaby por su ayuda de último momento. Finalmente agradecemos las valiosas sugerencias del editor y del revisor anónimo.

Darwin (Darwin, 1859) constituye la piedra angular de la moderna teoría de los instintos, y que en "La expresión de las emociones en los animales y en el hombre" (Darwin, 1872), describe su famoso "principio de antítesis" que permanece vigente hasta nuestros días.

De todas formas, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen se constituyeron en los principales referentes para el nacimiento de la escuela europea de Etología, enfocada hacia el estudio del instinto desde el punto de vista de su desarrollo, causalidad, funcionalidad y evolución (Tinbergen, 1951).

También en la tercera década de este siglo se desarrollaba en Estados Unidos la Psicología Comparada, abocada principalmente a los problemas de aprendizaje y cognición e influida por el "behaviorismo." A diferencia de la escuela europea, cuya metodología se basaba en estudios observacionales fundamentalmente en el campo, la norteamericana trabajaba en el laboratorio en base a la experimentación. En la URSS, mientras tanto, se afianzaba la Reflexología, identificada por los clásicos experimentos de Pavlov sobre condicionamiento. Décadas más tarde, surgieron nuevas escuelas en Europa y los Estados Unidos especialmente importantes como la Sociobiología, sintetizada por Wilson (1975), y la Ecología del Comportamiento (Krebs & Davies, 1978).

## Inicios de la Etología en Uruguay

En Uruguay comienzan a desarrollarse las primeras investigaciones sobre la "biología del comportamiento" a finales de la década de 1940, gracias a la inquietud de dos científicos uruguayos que establecieron contactos con destacadas personalidades de la escuela europea de Etología.

En 1949, entusiasmado por una conferencia brindada en la Sorbona por Konrad Lorenz y Karl von Frisch sobre Comportamiento Instintivo, el Dr. Rodolfo Tálice, profesor de la Facultad de Humanidades y Ciencias (Cuadro 1), toma contacto directo con la Etología. El Departamento de Biología General y Experimental (actualmente Sección Etología) que Tálice

dirigía, posiblemente fue la primera cátedra universitaria de Etología en América Latina. En sucesivos viajes a Europa continuaría sus contactos con Lorenz y Tinbergen. De la mano de este investigador, comienzan a desarrollarse estudios de comportamiento sobre el género *Ctenomys* (roedores subterráneos sudamericanos), fundamentalmente en comportamiento constructor, maternal y agresivo. La mayoría de los trabajos se realizaron en laboratorio con un claro perfil experimental. Estos estudios constituirían una clásica línea de investigación que perduraría en el tiempo con una aproximación multidisciplinaria. El Dr. Tálice se encargaría, con el paso del tiempo, de hacer de la Etología un tema de discusión y análisis popular, destacándose notablemente en la divulgación de esta disciplina en distintos medios de comunicación.

Por otro lado, y desde el Departamento de Zoología Vertebrados de la misma Facultad, el Dr. Raúl Vaz-Ferreira (Cuadro 1), basado en las investigaciones sobre pinnipedios de G. Bartholomew y colaboradores (ej, Bartholomew & Hoel, 1953), comienza en la década de 1950 a estudiar las dos especies de lobos marinos (pinnipedios) de costa e islas uruguayas: *Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*, destacándose sus trabajos por el gran esfuerzo de observación en el campo. Así, en 1956 publica "Etología terrestre de *Arctocephalus australis* en las islas uruguayas" (Vaz-Ferreira, 1956), posiblemente la primer mención de la palabra "Etología" en una publicación uruguaya. Este trabajo fue realizado en la Isla de Lobos (35° 01' S, 54° 52' W) donde se encuentra una de las mayores poblaciones sudamericanas de la especie, en convivencia con *O. flavescens*. Es de destacar que el Dr. Vaz-Ferreira, basándose en sus investigaciones, desarrolló el primer manejo racional de las poblaciones loberas explotadas, logrando reestablecer y acrecentar su tamaño. También esta línea de investigación continuaría en el tiempo, aportando conocimientos sobre la estructura social e interacciones intra e interespecíficas de las especies. Al mismo tiempo estableció contactos en Europa con figuras tales como Thorpe, Mohr y Eibl-Eibesfeldt, y en Es-

**Cuadro 1.** Síntesis biográfica del Dr. Rodolfo Tálice y Profesor Dr. Raúl Vaz-Ferreira, iniciadores de la Etología en Uruguay.



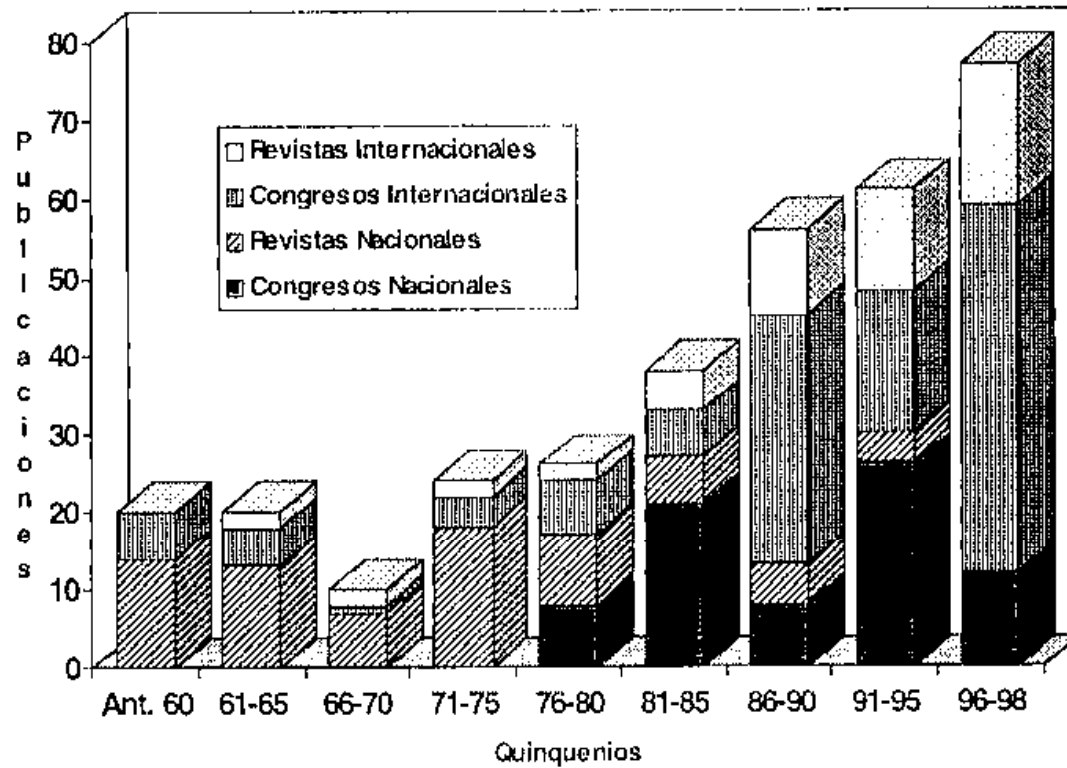
**Dr. Rodolfo Tálice**

Nacido en Montevideo en 1899, fue Profesor Emérito de la Facultad de Medicina y Catedrático del Departamento de Biología General y Experimental de la Facultad de Humanidades y Ciencias (1946-1974). Fue Decano de esta Facultad en el período de 1959-1968 y Vice-Rector de la Universidad Mayor de la República (1964-1966). Director del Instituto de Higiene entre los años 1957- 1959. Publicó más de 300 artículos científicos y de divulgación, y realizó 70 películas sobre temas biológicos en el Instituto de Cine de la Universidad, del cual fue fundador. Publicó 30 libros científicos y de divulgación, entre los que se destacan: «Comportamiento agresivo intra-específico en el roedor *Ctenomys torquatus*» (1969), “El hombre: agresión y vinculación” (1976), “Etología: la ciencia del comportamiento” (1977), “Comportamiento sexual humano” (1978) y “Etología práctica” (1988). Obtuvo numerosos premios y distinciones nacionales e internacionales. Falleció, apenas cumplidos los 100 años, en mayo de 1999.



**Dr. Raúl Vaz-Ferreira**

Nacido en Montevideo en 1918, es Profesor Titular de la Sección Zoología Vertebrados de la Facultad de Humanidades y Ciencias (actual Facultad de Ciencias) desde el año 1950. Fue Encargado de la Sección Biología y luego Director del Departamento Científico y Técnico del Servicio Oceanográfico y de Pesca (1942-1962). Fundador y Jefe del Laboratorio de Zoología del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (1953-1962). Desde la fundación del Programa de Posgrados (PEDECIBA), tuvo activa participación en la orientación de estudiantes así como en el dictado de cursos de profundización. Ha publicado más de 200 artículos científicos y capítulos de libros. Entre su vasta bibliografía podemos destacar: «Efectos de los cambios meteorológicos sobre agrupaciones terrestres de Pinnipedios» (1961), “Peces del Uruguay” (1969), “Etología: el estudio biológico del comportamiento animal” (1984) y “Aspectos eto-ecológicos, explotación y conservación de algunos Otariidos” (1986).



**Figura 1.** Publicaciones Uruguayas en Etología discriminadas según su lugar de presentación.

tados Unidos con Scheffer, Kenyon y Myers, quienes animaron y encaminaron futuros trabajos en lobos, peces anuales dulceacuícolas (género *Cynolebias*) y pájaros autóctonos.

## Desarrollo

Con el correr de los años, se incrementaron los equipos de investigación y las líneas de trabajo en Etología, lo que repercutió en un claro crecimiento de la producción científica, tanto en el número de trabajos como en la diversificación de las especies estudiadas. Con respecto al destino de las publicaciones, se observa un aumento de la presentación y publicación de trabajos en ámbitos internacionales, fundamentalmente congresos y revistas arbitradas, reflejo también de una maduración de la actividad científica (Fig. 1).

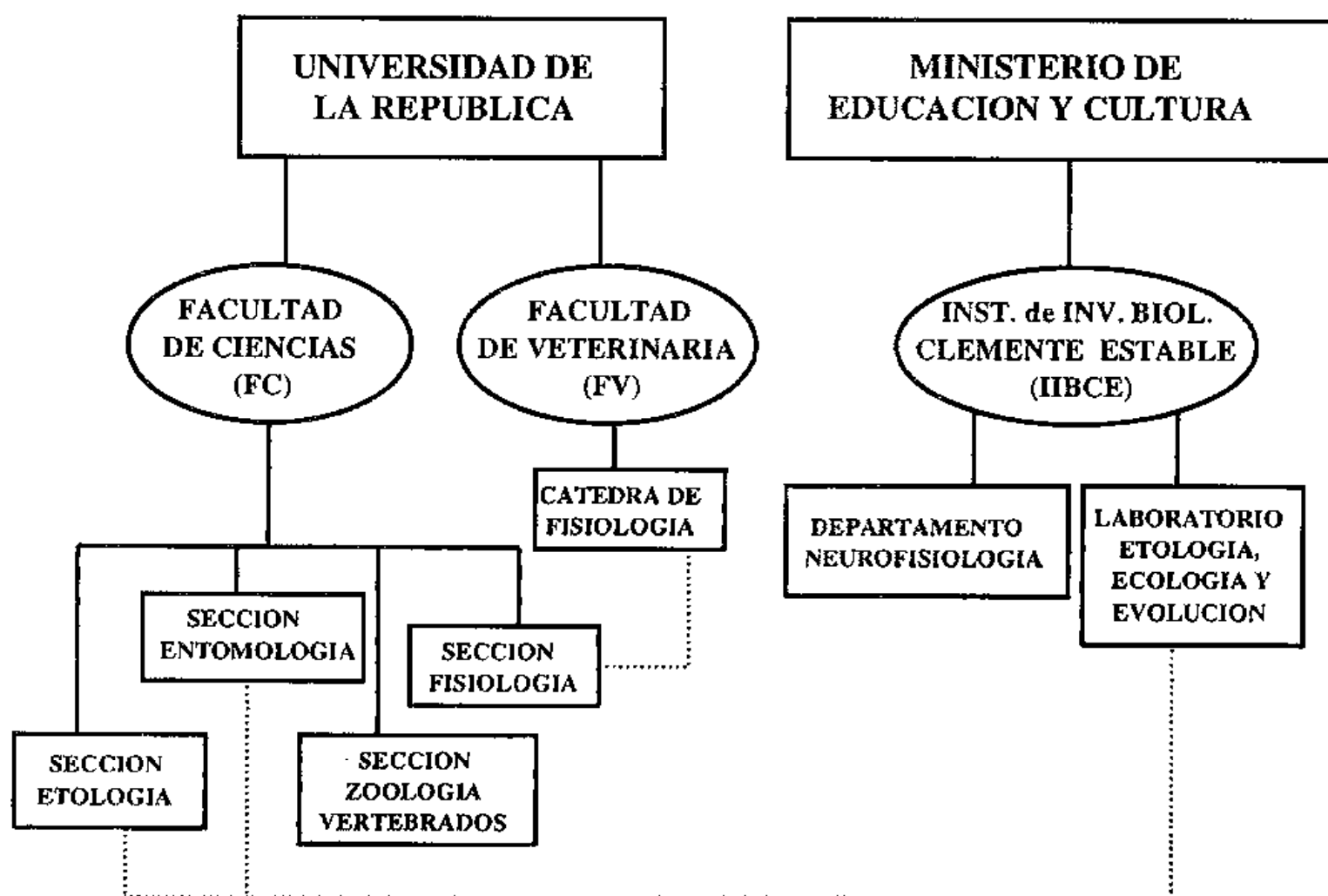
Merece especial atención el aumento en la producción científica ocurrido a partir de 1980. De continuar este ritmo, la proyección del número de publicaciones para el quinquenio 96-2000 rondaría los 130 trabajos. Algunas de las razones que pudieron influir en este crecimiento se pueden ver en el cuadro 2.

También en este período, ocurre un aumento de los laboratorios y grupos de trabajo investigando en Etología, destacándose la creación del Laboratorio de Etología, Ecología

**Cuadro 2** – Posibles causas que influyeron en el aumento de la producción científica en Etología a partir de 1980.

- Aumento general de la profesionalización científica.
- La salida del país de un largo período de dictadura militar (1973-1984) que mantuvo a la Universidad intervenida con escasa promoción de la investigación científica.
- Refundación de la Sociedad Zoológica del Uruguay (1981) y creación de la Sociedad Uruguaya de Biociencias (1984).
- Realización de congresos nacionales en forma regular desde 1980: Jornadas de Ciencias Naturales (1980) (posteriormente Jornadas de Zoología-1985) y Jornadas de Biociencias (1984).
- Implementación en 1985 del Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), primer programa de postgrado universitario en Uruguay, desarrollado por la Universidad de la República, el Ministerio de Educación y Cultura, y el Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD).
- Creación de la Facultad de Ciencias (1990).
- Creación de la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC), institución financiadora de docentes y proyectos de investigación (1991)

**Cuadro 3.** Esquema de la organización académica actual de los centros de investigación en donde se realizan trabajos en Etología. Las líneas punteadas que unen los diferentes centros indican desarrollo de investigaciones conjuntas. Cabe destacar las características de nuestra Universidad Mayor de la República, que cumplió 150 años de vida en el mes de julio de 1999: gratuita, de libre acceso, autónoma y cogobernada por estudiantes, egresados y docentes.



y Evolución (LEEE) del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE - Ministerio de Educación y Cultura). A su vez, dos nuevos grupos de trabajo comenzaron estudios en Etología: el Departamento de Neurofisiología del IIBCE y la Cátedra de Fisiología en la Facultad de Veterinaria. Estos se sumaron a la producción de la Sección Etología, la Sección Zoología Vertebrados y la Sección Entomología de la Facultad de Ciencias (FC). El Cuadro 3 muestra como se organizan las instituciones académicas y de investigación en Uruguay.

En el LEEE se desarrolló desde los años setenta, una línea de investigación que continúa hasta el día de hoy en comportamiento sexual en arañas del género *Lycosa*. Estas investigaciones se desarrollan en asociación con investigadores de las Secciones de Etología y Entomología de la Facultad de Ciencias. Dentro de esta última

Sección se realizan a su vez, estudios en comportamiento constructor de telas y plasticidad del comportamiento predador.

En la Facultad de Veterinaria comenzaron a desarrollarse estudios en ovejas, principalmente en fisiología del comportamiento maternal. En el Departamento de Neurofisiología se iniciaron estudios de base sobre los patrones de activación del órgano eléctrico de peces eléctricos, para el futuro desarrollo de investigaciones neuroetológicas. Finalmente, cabe mencionar el laboratorio de Fisiología de la FC, cuyos investigadores comenzaron a realizar estudios neuroendócrinos relacionados al comportamiento maternal y alimentario de ratas.

Mientras tanto en el Sección Zoología Vertebrados, continuaron los trabajos en las dos especies de lobos marinos especialmente en estructura social, territorialismo, agresión, relaciones inter e intraespecíficas, repertorio vocal,

comportamiento maternal y sexual. A su vez, se sumaron investigaciones sobre la estructura del cortejo y biología de la reproducción de peces del género *Cynolebias*, así como sobre la construcción del nido, orientación, adaptaciones a hábitats modificados y patrones de actividad en aves (furnáridos), y comportamiento epi-melético de anfibios, entre los más destacados.

Con respecto a la Sección Etología (creada en 1985 a partir del viejo laboratorio de Biología General y Experimental), continuaron los estudios en especies de *Ctenomys*: microclima y estructura de cuevas, comportamiento de excavación, cortejo, y comunicación acústica, centrándose en los fenómenos de especiación del género y aportando conocimientos al estudio del aislamiento reproductivo. Esta línea de investigación se ha proyectado hasta el presente con un enfoque interdisciplinario. En los primeros años este laboratorio también contribuyó al estudio del comportamiento constructor de termitas (*Nasutitermes*, *Termes* y *Rugitermes*). A finales de la década de 1980 e inicios de la década siguiente, se suman nuevos investigadores que diversificarían los estudios etológicos. De esta forma comenzaron a desarrollarse estudios sobre comportamiento higiénico en abejas *Apis mellifera*; estudios en una colonia de *Papio hamadryas* en cautiverio: comportamiento maternal, lúdico, agresivo y de reconciliación; y estudios de comportamiento y estructura poblacional en delfines de la costa uruguaya (*Tursiops truncatus* y *Pontoporia blainvillei*).

## Presente y perspectivas

Creemos que es destacable la diversidad de aproximaciones a la investigación etológica actual, desde la Ecología del Comportamiento a disciplinas como la Neuroetología y Fisiología del Comportamiento, sin dejar de lado enfoques más clásicos como las investigaciones sobre patrones básicos del comportamiento instintivo.

La Etología, como materia curricular, forma parte del último año de la Licenciatura en Ciencias Biológicas de la FC, dictándose anualmente un curso obligatorio de "Introducción a

la Etología," para varias orientaciones, y un curso optativo especializado. Regularmente, además, otros laboratorios ya mencionados aportan cursos relacionados como "Neuroetología," "Fisiología del Comportamiento Maternal," "Sistemas Sensoriales y Comportamiento," entre otros, cambiando anualmente el enfoque y la temática. En los últimos años se hizo frecuente la participación de profesores extranjeros invitados que dictan cursos sobre temáticas específicas de comportamiento, generalmente relacionados a las temáticas de investigación de estudiantes de posgrado.

Actualmente se desarrollan varias líneas de investigación en los siete laboratorios vinculados a estudios de comportamiento. Dentro de ellas existe un gran número de estudiantes de grado y posgrado que realizaron, y desarrollan, tesis originales en Etología.

La Etología como disciplina científica se ha consolidado y actualmente continúa en crecimiento gracias a la formación de nuevos etólogos. A pesar de ello, hay algunas carencias que deberían superarse en el futuro. Entre ellas, el vacío de información existente respecto a nuestra fauna autóctona y las pocas especies estudiadas, la desvinculación de la Etología con áreas aplicadas y productivas, la existencia de nichos vacíos en Parques Zoológicos y otras Facultades, donde la Etología podría realizar aportes sustanciales. Otro aspecto que es deseable esperar para el futuro es la integración de investigadores y centros de enseñanza e investigación de la región, que pueda redundar en un aumento de cursos y posibilidades de intercambio y formación de recursos humanos.

## Principales líneas actuales de investigación en Etología.

### *Comportamiento de lobos marinos en islas uruguayas (1949)*

*Institución:* Sección Zoología Vertebrados, FC.

*Responsables:* Raúl Vaz-Ferreira, Jacqueline Bianco, Alberto Ponce de Leon, Enrique Páez, Adela de Bonis. Email: jacqui@fcien.edu.uy



Estudios sobre parámetros etológicos de las dos especies de pinipedios uruguayas: *Arctocephalus australis*, *Otaria flavescens* en relación a la reproducción, agresión y termoregulación. Relaciones interespecíficas, análisis de factores de tolerancia y competencia.

*Citas seleccionadas:* Vaz-Ferreira (1987), Vaz-Ferreira & Bianco (1993).

#### **Ecología comportamental del género *Ctenomys*.**

*Institución:* Sección Etología, FC.

*Responsables:* Carlos Altuna, Gabriel Francescoli, Graciela Izquierdo, Bettina Tassino y Leonardo Bacigalupe. Email: [caltuna@fcien.edu.uy](mailto:caltuna@fcien.edu.uy)

Estudios sobre los patrones de excavación, cortejo y cópula en especies de Tucu-tucus, roedores subterráneos sudamericanos. Preferencias alimenticias y digestibilidad. Estructura y geometría adaptativa del sistema de cuevas. Comunicación acústica y/o sísmica en varios contextos comportamentales.

*Citas seleccionadas:* Altuna, Bacigalupe, y Corte (1998), Altuna, Francescoli, y Izquierdo (1991).

#### **Comportamiento sexual, constructor y predador en arañas del Uruguay (1971)**

*Institución:* Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, IIBCE, Sección Entomología, FC.

*Responsables:* Fernando G. Costa y Carmen Viera e-mail: [fgc@iibce.edu.uy](mailto:fgc@iibce.edu.uy) / [cviera@fcien.edu.uy](mailto:cviera@fcien.edu.uy)

Se estudia el comportamiento sexual, cortejo y cópula de 3 especies de *Lycosa* (*malitiosa*, *thorelli* y *carbonelli*), pudiendo aislarse especies simpátricas, gemelas, por su cortejo. También se estudia la reproducción de grandes arañas (Theraphosidae). Comportamiento constructor de redes orbiculares y comportamiento de captura ante diferentes presas del género *Metepeira*.

*Citas seleccionadas:* Costa, (1998), Costa, Viera, y Francescoli (1997).

#### **Enfoque neuroetológico sobre reproducción de peces eléctricos (1982)**

*Institución:* Laboratorio de Neurofisiología, IIBCE.

*Responsables:* Ana Silva y Omar Macadar Email: [asilva@iibce.edu.uy](mailto:asilva@iibce.edu.uy) / [omacadar@iibce.edu.uy](mailto:omacadar@iibce.edu.uy)

Investigación sobre el dimorfismo sexual morfológico y electrofisiológico de *Brachyhyopomus pinnicaudatus* y las variables ambientales que lo determinan.

*Citas seleccionadas:* Caputi, Silva, y Macadar (1998), Silva, Quintana, Galeano, Errandonea, y Macadar (1999).

#### **Mecanismos neuroendócrinos del comportamiento maternal (1987)**

*Institución:* Cátedra de Fisiología, FV y Sección Fisiología, FC.

*Responsables:* Anabel Ferreira, Alfredo Le Bas y Alejandra Pacheco e-mail: [maternal@fcien.edu.uy](mailto:maternal@fcien.edu.uy)

Cambios comportamentales durante la lactancia (agresión, miedo, ansiedad, hiperfagia) en ratas y ovinos.

*Citas seleccionadas:* Ferreira, Dahlof, y Hansen (1987), Ferreira, Rodas, Carrau, Rubianes, y Benech (1992).

#### **Comportamiento social de babuinos de desierto en cautiverio (1992)**

*Institución:* Sección Etología, FC.

*Responsables:* S. Corte, Fernando Silveira, Gabriela Duarte. Email: [monos@fcien.edu.uy](mailto:monos@fcien.edu.uy)

Se desarrollan investigaciones en tres áreas diferentes de la especie *Papio hamadryas*: relaciones materno filiales; agresión, cooperación y reconciliación; relaciones entre individuos inmaduros en base a sus interacciones de juego. *Citas seleccionadas:* Corte, Silveira, Duarte, y Colmenares (1996), Silveira (1999).

#### **Comportamiento en abejas melíferas (1993)**

*Institución:* Sección Etología, FC

*Responsable:* Ciro Invernizzi Email: [ciro@fcien.edu.uy](mailto:ciro@fcien.edu.uy)

Estudio de los aspectos básicos del comportamiento higiénico de *Apis mellifera* y su aplicabilidad en el control de enfermedades de la cría.

*Citas seleccionadas:* Invernizzi (1998).

### ***Estudios sobre el delfín del Río de la Plata (franciscana) (1994)***

*Institución:* Sección Etología, FC.

*Responsable:* Marila Lázaro Email: marila@fcien.edu.uy

Mortalidad accidental de Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en redes de pesca: determinación de la estructura genética poblacional para identificar posibles stocks y movimientos poblacionales de esta especie amenazada, así como el grado de variabilidad de sus poblaciones.

*Citas seleccionadas:* Lázaro (1999), Little, Rodríguez, y Lázaro (1997).

### **Los pioneros**

Raúl Vaz-Ferreira aún trabaja en la Sección Zoología Vertebrados de la Facultad de Ciencias, donde continúa sus investigaciones en aves, pinipedios, peces anuales y anfibios. Ha defendido su doctorado recientemente, a los 79 años de edad, homologando 50 años de trabajo en una gran gama de estudios en vertebrados. Actualmente se encuentra preparando un libro en el que actualiza los conocimientos sobre peces del Uruguay, otro sobre Otáridos y un tercero que recoge anécdotas de su vida científica.

Rodolfo Tállice murió en mayo de este año, a los 100 años de edad, mientras este manuscrito se encontraba en revisión. Fue despedido ante la presencia de miles de amigos y personalidades, incluyendo el presidente de la República. Fue ampliamente homenajeado por los distintos medios de comunicación, que publicaron extensas notas sobre su vida y su trayectoria científica. Aún en sus últimos años, el Dr. Tállice nunca abandonó sus tareas de divulgador científico, siendo invitado de honor en todos los medios de comunicación, no solamente por su trayectoria científica, sino también por su ejemplar y vital ancianidad.

Este trabajo está dedicado a ellos, con todo nuestro respeto y afecto.

### **Fuentes de información**

Para la realización de este trabajo los autores se basaron en 2 extensas entrevistas con el Dr. Tállice y el Dr. Vaz-Ferreira, en las cuales historiaron sus inicios con la Etología y la forma en que ésta se fue consolidando con el tiempo en Uruguay.

Se realizó una investigación bibliográfica para rastrear las publicaciones nacionales más antiguas (algunas ya no editadas), en donde podríamos encontrar trabajos en comportamiento animal. Se citan más abajo como "Bibliografía consultada."

También tomamos contacto con los investigadores que actualmente trabajan en aspectos relacionados a la Etología, quienes nos proporcionaron las características de sus investigaciones y sus publicaciones.

### **Bibliografía Consultada**

*Actas de las Jornadas de Ciencias Naturales (1980-1983)*

*Actas Jornadas Zoología del Uruguay (1985-1996)*

*Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo (1948-1964)*

*Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* \* (1era época: 1971-1972; 2da época: 1983-1995)

*Compilación de trabajos del Departamento Zoología Vertebrados (1960-1966)*

*Compilación de trabajos del Laboratorio de Biología General y Experimental Vol. 1 y Vol. 2 (1949-1975).*

*Revista de Biología del Uruguay (1973-1980)*

*Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias (1era época: 1947-1965; 2da época: 1978-1984; 3era época: 1985-1989)*

\* Revista que se continúa editando.

## Bibliografía citada

- Altuna, C. A., Bacigalupe, L. D., & Corte, S. (1998). Food-handling and feces reingestion in *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Ctenomyidae). *Acta Theriologica*, 43, 433-437.
- Altuna, C. A., Francescoli, G. S., & Izquierdo, G. (1991). Copulatory pattern of *Ctenomys pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) from Balneario Solís, Uruguay. *Mammalia*, 55, 316-318.
- Bartholomew, G., & Hoel, P. G. (1953). Reproductive behavior of the Alaska fur-seal, *Callorhinus ursinus*. *Journal of Mammalogy*, 34, 417-436.
- Caputi, A., Silva, A., & Macadar, O. (1998). The electric organ discharge of *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. The effects of environmental variables in waveform generation. *Brain Behavior and Evolution*, 52, 148-158.
- Corte, S., Silveira, F., Duarte, G., & Colmenares, F. (1996). Relaciones espaciales en díadas madre-cría en una colonia de *Papio hamadryas*. En *I Congreso de la Asociación Primatológica Española / European Workshop on Primate Research* (p. 23). Madrid, España.
- Costa, F. G. (1998). Copulatory pattern and fertilization success in male wolf spiders without pre-or-post copulatory sperm induction. *Journal of Arachnology*, 26, 106-112.
- Costa, F. G., Viera, C., & Francescoli, G. (1997). Male sexual behaviour elicited by a hybrid pheromone: A comparative study on *Lycosa thorelli*, *L. Carbonelli* and their hybrid progeny (Araneae, Lycosidae). *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1845-1856.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for Life*. London: Murray.
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotion in man and animals*. London: Murray.
- Ferreira, A., Dahlof, L., & Hansen, S. (1987). Olfactory mechanisms in the control of maternal aggression, appetite, and fearfulness: Effects of lesion to olfactory receptors, mediodorsal thalamic nucleus, and insular prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*, 101, 709-717.
- Ferreira, A., Rodas, E., Carrau, A., Rubianes E., & Benech A. (1992). Diazepam facilitates acceptance of alien lambs by postparturient ewes. *Physiology & Behavior*, 51, 1117-1122.
- Huxley, J. S. (1914). The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*). *Proceeding of the Zoological Society of London*, 2, 491-562.
- Invernizzi, C. (1998). Aspectos ambientales y sociales del comportamiento higiénico en las abejas *Apis mellifera* y su eficacia en el control de la cría yesificada. Tesis de Maestría. PEDECIBA. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Krebs, J. R., & Davis, N. B. (1978). *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell.
- Lázaro, M. (1999). Utilización de marcadores moleculares para el análisis de la variación genética y estructura poblacional de la franciscana (*Pontoporia blainvillei*). En *Actas del 3er Taller sobre la Investigación y Conservación de la Franciscana (Pontoporia blainvillei) en el Atlántico Sudoccidental*. Buenos Aires, Argentina, 1997. En prensa.
- Little, V., Rodríguez, L., & Lázaro, M. (1997). Capturas incidentales de *Pontoporia blainvillei* en las pesquerías artesanales del Depto. de Rocha, Uruguay, durante 1992-1993. En M. C. Pinedo, & A. S. Barreto (Eds.), *Anais do 2o. Encontro sobre Coordenacao de Pesquisa e Manejo da Franciscana* (pp. 70-77). Florianópolis, SC, 1994.
- Lorenz, K. (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, 83, 137-213, 289-413.
- Silva, A., Quintana, L., Galeano, L., Errandonea, P., & Macadar, O. (1999). Water temperature sensitivity EOD wave-form in *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Journal of comparative physiology A*, 185. En prensa.
- Silveira, F. (1999). *Reconciliación, consolación y redirección en una colonia de babuinos de desierto (Papio hamadryas) con organización social multiharén*. Tesis de Maestría. PEDECIBA. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Spalding, D. A. (1873). Instinct with original observational on young animals. *MacMillian's Magazine*, 27, 282-293.
- Tálice, R. (1976). *El hombre: Agresión y vinculación*. Montevideo, Uruguay: Papacito.
- Tálice, R. (1977). *Etología: La ciencia del comportamiento*. Montevideo, Uruguay: Banda Oriental.
- Tálice, R. (1978). *Comportamiento sexual humano*. Montevideo, Uruguay: Arca.
- Tálice, R. (1988). *Etología práctica*. Montevideo, Uruguay: Plaza.
- Tálice, R., & Laffitte, S. (1969). Comportamiento agresivo intra-específico en el roedor *Ctenomys torquatus*. *Revue de Comportement Animal*, 4, 66-72.
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. London: Oxford University Press.
- Vaz-Ferreira, R. (1956). Etología terrestre de *Arctocephalus australis* (Zimmermann) (lobo fino) en las islas uruguayas. *Servicio Oceanográfico y de Pesca. Trabajo Lobos Marinos*, 2, 1-22.

- Vaz-Ferreira, R. (1969). *Peces del Uruguay*. Montevideo, Uruguay: Nuestra Tierra.
- Vaz-Ferreira, R. (1984). *Etología: El estudio biológico del comportamiento animal* (Serie Biológica, n. 29). Washington, DC: OEA.
- Vaz-Ferreira, R. (1986). *Aspectos eto-ecológicos, explotación y conservación de algunos Otariidos*. Montevideo, Uruguay: Dirección General de Extensión Universitaria, División Publicaciones, Universidad de la República.
- Vaz-Ferreira, R. (1987). Ecology, behavior and survival of the South American Fur Seal in Uruguay. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, 51, 165-168.
- Vaz-Ferreira, R., & Bianco, J. (1993). Comportamiento frente a situaciones térmicas de *Otaria flavescens* y de *Arctocephalus australis* en la Isla de Lobos, Uruguay. *Revista de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2 da época), 8, 96-104.
- Vaz-Ferreira, R., & Palerm, E. (1961). Efectos de los cambios meteorológicos sobre agrupaciones terrestres de Pinnipedios. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, 19, 281-293.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.

## Konrad Lorenz e o Comportamento das Aves: a Contribuição de Artigos menos Conhecidos

AGNALDO GARCIA

*Universidade de São Paulo  
Pontifícia Universidade Católica de São Paulo*

Quinze trabalhos empíricos pouco conhecidos sobre o comportamento de aves escritos por Konrad Lorenz de 1927 a 1968 foram analisados. Os trabalhos foram divididos em três grupos temáticos: a) anotações de campo; b) morfologia e comportamento e c) comportamento social. Algumas notas sobre o conteúdo destes artigos são apresentadas. O primeiro grupo é caracterizado por observações de campo não sistemáticas sobre o comportamento de aves como gralhas, garças-noturnas e andorinhas. O segundo grupo relaciona forma (morfologia) e comportamento. O terceiro grupo analisa o comportamento social de diversas espécies de aves. Aspectos motivacionais também são abordados. Estes trabalhos mostram como Lorenz empregou fundamentos epistemológicos e metodológicos da Morfologia para estudar o comportamento, especialmente nos estudos sobre morfologia e comportamento, mas também nos estudos sobre sociologia ou comportamento social das aves. A forma regular do comportamento é o objeto da observação, descrição e comparação para chegar-se a reconstruções filogenéticas.

*Descritores: Lorenz. Comportamento social animal. Aves.*

**Konrad Lorenz and bird behavior: the contribution of less known articles.** Fifteen empirical works on bird behavior written by Konrad Lorenz from 1927 to 1968 have been analyzed. The works were divided into three thematic groups: a) field notes; b) morphology and behavior; and c) social behavior. Some considerations about the contents of these articles are presented. The first group is marked by non systematic field observations on the behavior of birds such as jackdaws, night-herons and swallows. The second group relates shape (morphology) to behavior. The third group analyses the social behavior of several bird species. Motivational aspects are also considered. These works show how Lorenz employed epistemological and methodological foundations of Morphology to study behavior, especially in the papers on morphology and behavior, but also in those on the sociology or social behavior of birds. The regular shape of behavior as an object of observation, description and comparison is used to reach phylogenic conclusions.

*Index terms: Lorenz. Animal social behavior. Birds.*

Konrad Lorenz (1903-1989), Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina em 1973, produziu uma obra extensa e diversificada, contando com cerca de 250 títulos publicados, incluindo livros, artigos, capítulos de livros, prefácios, entre outros. Sua obra discute problemas de interesse para pesquisadores de diferentes áreas, como a Epistemologia Evolucionista, a Psicologia do Desenvolvimento, a Psicologia Soci-

al, a Ecologia, a Ética, entre outros temas. O conjunto de sua obra ainda carece de análises quanto a sua estrutura interna e a sua fundamentação histórica e epistemológica. Apesar de

---

Agradecimentos ao Instituto Konrad Lorenz para a Pesquisa da Evolução e Cognição, na pessoa do Prof. Dr. Rupert Riedl e à Sra. Agnes (Lorenz) von Cranach, pela permissão de acesso aos documentos da biblioteca pessoal de Konrad Lorenz, em Altenberg. A Dra. Linda Birch, da biblioteca de Zoologia da Universidade de Oxford, e a Sra. Marina Werbeloff, da Universidade de Harvard, pelo auxílio para a localização de documentos escritos por Konrad Lorenz.

---

Depto. de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, Av. Prof. Mello Moraes, 1721, 05508-900. São Paulo, Brasil. E-mail agarcia@usp.br

tratar-se de um autor popular, parte considerável de sua obra é pouco conhecida, seja por ter permanecido em alemão, seja por ter sido publicada em revistas de circulação local ou em periódicos antigos.

O objetivo deste trabalho é descrever o conteúdo e analisar a estrutura formal de 15 trabalhos empíricos sobre o comportamento das aves não incluídos na coletânea de obras do autor (Lorenz, 1971). Procuramos, assim, apresentar e analisar alguns documentos menos conhecidos do autor e indicar os aspectos epistemológicos e metodológicos subjacentes a esses trabalhos visando contribuir para uma melhor compreensão de sua obra.

## **A Obra Ornitológica de Konrad Lorenz**

Os 15 documentos analisados foram reunidos em 3 grupos temáticos. O primeiro grupo reúne trabalhos em que Lorenz registra diversos tipos de comportamento, representando, geralmente, os primeiros estudos realizados com uma determinada espécie. O segundo grupo inclui os estudos em que o autor enfatiza a relação entre forma física e o comportamento. Neste grupo, o voo ocupou um posição de destaque. O terceiro grupo, onde se situa a maior parte dos trabalhos de Lorenz analisados neste artigo, aborda o comportamento social ou a sociologia das aves.

### *Anotações de Campo*

Alguns dos trabalhos de Lorenz reúnem observações sobre vários aspectos da vida das aves, de forma ideográfica, com referência a locais e momentos históricos particulares.

Seu primeiro artigo publicado (Lorenz, 1927) é um diário de campo onde o autor narra comportamentos observados na gralha Tschok, em condição de semi-cativeiro, em Altenberg. O texto apresenta observações de Lorenz realizadas a partir de 1926, quando adquiriu a gralha Tschok, ainda jovem, em uma loja de animais de estimação, em Viena. Muitas notas narram o comportamento da ave em di-

versas situações, sendo típica a integração do autor com a cena observada, em um tipo de observação participante. A insatisfação com observações de um animal social isolado levaria o autor a reunir dados durante cinco anos para publicar seu segundo artigo, sobre os Corvídeos sociais.

Outro conjunto de notas praticamente casuais foram registradas por Lorenz durante o ano de 1931, quando um grande número de andorinhas morreu durante uma migração (Lorenz, 1932). As observações que registrou referiam-se ao comportamento de algumas andorinhas que haviam sido vistas em Altenberg, em setembro de 1931.

Outra série de notas foi reunida por Lorenz a respeito dos hábitos da garça-noturna (Lorenz, 1934a). O trabalho foi apresentado em um Congresso da Sociedade Ornitológica Alemã e foi, aparentemente, um observador do encontro quem resumiu a contribuição do autor. O relator menciona as dificuldades encontradas por Lorenz para a manutenção das aves. Lorenz teria obtido 14 espécimes junto ao Zoológico de Berlim, no início de 1931, que teriam sido mantidos em condições de semi-cativeiro, em Altenberg. No início de 1932, as aves já haviam sido colocadas em liberdade, permitindo-se que voassem. Algumas deixaram Altenberg e, posteriormente, foram encontradas mortas ao longo do rio Danúbio, perto de Budapest. No início de 1933, ainda sobreviviam 6 garças (3 casais). Algumas observações sobre a formação de pares e o comportamento reprodutor são apresentadas. O macho escolheria o lugar para construir o ninho e começaria a fazê-lo na ausência da fêmea, cuja aproximação dá-se posteriormente, constituindo-se o par. Lorenz ainda descreve o cuidado com os filhotes e sua alimentação. O autor compara os episódios que narra com o comportamento da garça-pescadora observada por Verwey. Neste curto resumo, já é possível notar que Lorenz passa a concentrar sua atenção no comportamento reprodutivo das aves que observa.

Estas observações casuais pertencem aos primeiros anos de pesquisa de Lorenz e começam a orientar-se para o comportamento social das aves. No caso da gralha, alguns padrões de comportamento mostraram-se de difícil explicação porque a ave estava isolada de seu grupo social. A partir do artigo de 1927, Lorenz percebeu que somente poderia entender uma ave social dentro de seu grupo social. Por esse motivo, seus estudos posteriores serão feitos com as aves inseridas em seus grupos, seja de Corvídeos, seja de Anatídeos.

### *Morfologia e Comportamento*

Vários trabalhos empíricos de Lorenz tinham por objetivo estudar as relações entre a forma física (morfologia) e a forma dos movimentos (comportamento). O pensamento morfológico é uma influência marcante sobre toda a obra de Lorenz e este laço com a Morfologia lhe permitiu relacionar-se com a Zoologia clássica de seu tempo.

Alguns dos trabalhos relacionando forma e comportamento voltaram-se para o voo das aves. Se nos trabalhos mencionados acima há notas sobre diversos aspectos do comportamento das aves, a investigação de Lorenz sobre o voo das aves foi realizada com o rigor necessário ao trabalho do morfologista atuando no meio acadêmico. Dois trabalhos empíricos foram realizados sobre o voo das aves, incluindo sua tese de doutorado (Lorenz 1933a, 1933b).

Sua tese de doutorado (Lorenz, 1933a), defendida na Universidade de Viena, analisava o voo das aves dando atenção especial à relação entre a forma das asas e cauda e o tipo de voo. Lorenz realiza um estudo eminentemente morfológico e comparativo. Analisa as relações entre características físicas (anatômicas, morfológicas) e formas de comportamento (o voo). A morfologia e o tipo de voo de diversas espécies e grupos de aves são comparados e as conclusões visam estabelecer relações filogenéticas entre essas espécies e grupos. As características do voo de dezenas de espécies de aves são mencionadas, parte com base em observações originais e parte com base na literatura.

Um outro artigo relacionado a sua tese (Lorenz, 1933b) analisa o voo contra e a favor do vento, comparando aspectos anatômicos e sua relação com o comportamento em diversos grupos de aves.

Nos anos 40, Lorenz (1949) analisou as relações entre a forma da cabeça e o movimento circular dessa parte do corpo em Esturnídeos e Icterídeos. O movimento circular é considerado um padrão de movimento instintivo (endógeno, automático, de coordenação central). Lorenz observa detalhes que indicam a adaptação da forma da cabeça da ave a esse padrão de movimento. Considera que o movimento circular represente uma autêntica homologia filogenética e é, portanto, mais antigo que a separação das duas famílias de aves. Esta consideração também se apoia em modificações morfológicas nesses grupos de aves como manifestações de convergência. O movimento circular de cabeça, presente nos Corvídeos, por outro lado, é considerado filogeneticamente muito mais recente que nos Icterídeos e Esturnídeos, não havendo, no grupo, adaptações estruturais para este padrão de comportamento.

Lorenz e von Saint-Paul (1968) investigaram o desenvolvimento de dois movimentos do comportamento alimentar (bicar e balançar a presa) em três espécies de *Lanius*: *Lanius collurio*, *L. sanator* e *L. excubitor*. Algumas comparações ainda foram feitas com *L. nigriceps* e *L. ludovicianus*. Os autores estudaram a influência da coordenação hereditária, filogenética e da aprendizagem individual nos dois movimentos.

O interesse de Lorenz pela relação entre morfologia e comportamento foi mais intenso por volta dos anos 30, quando Lorenz estava trabalhando como assistente de Hochstetter em Anatomia Comparada. A maior parte dos trabalhos seguintes, contudo, deslocam-se para o comportamento social das aves. O artigo de 1968 também investiga uma questão não comumente presente nos estudos de Lorenz, que é a consideração da aprendizagem individual durante a ontogênese.

*A Sociologia das Aves*

A "Sociologia," ou o comportamento social das aves, foi um dos temas mais intensamente investigados pelo autor de um ponto de vista empírico. Lorenz, desde o início de sua carreira como pesquisador, trabalhou com aves sociais, como a gralha, o ganso cinzento e a garça noturna. A visão que Lorenz tinha desses grupos sociais era de sistemas bem integrados em que os animais dispunham de comportamentos que possibilitavam o funcionamento do sistema de modo satisfatório, especialmente para possibilitar a reprodução. A sobrevivência da espécie dependeria diretamente de comportamentos bem ajustados entre os membros do grupo, desde a aproximação do macho e da fêmea até o cuidado com os filhotes. Os padrões de comportamento social, portanto, funcionariam como chave e fechadura, uns liberando o comportamento dos outros, como grandes sistemas fisiológicos.

O procedimento utilizado no artigo de 1927, o de observar um indivíduo isolado de uma espécie social de ave, deixou claro para Lorenz que o comportamento de uma ave social, como a gralha, somente poderia ser compreendido se a ave fosse observada em grupo. Assim, estabeleceu uma colônia de galhas no telhado de sua casa, em Altenberg, e dedicou-se a estudar a sociologia da espécie. Depois de três anos, segundo o próprio autor, procurou saber se suas observações sobre o comportamento das galhas se repetiriam com outras espécies sociais. Por esse motivo, escolhendo a garça-da-noite, *Nycticorax nycticorax*, como objeto de estudo, por ser uma espécie social e muito diferente da gralha.

Ao participar do VIII Congresso Internacional de Ornitologia, realizado em Oxford, Lorenz (1934b) apresentou um texto sobre a "sociologia comparada" de aves que nidificam em colônias (basicamente sobre galhas e garça-noturnas). Apresentou, então, um sumário do comportamento social das galhas e das garças que havia observado. Segundo o autor, as galhas apresentariam instinto territorial, se reconheceriam individualmente e recusar-se-

iam a admitir aves estranhas no bando, apresentando hierarquia entre seus membros. O líder do grupo, contudo, zelaria apenas pela manutenção da hierarquia em indivíduos próximos à sua posição na ordem social. Para Lorenz, as galhas formariam uma das mais organizadas sociedades dentre os Vertebrados. Quanto à estrutura social das garças-da-noite, estas apresentariam fortes reações territoriais. No momento da reprodução, por exemplo, estas reações territoriais levariam o macho a apresentar um conflito de impulsos (para cortejar ou defender o território) em relação à fêmea. Por este motivo, cerimônias de apaziguamento seriam necessárias na espécie. Conclui que o desenvolvimento filogenético dos instintos sociais nessas duas espécies atingiu resultados semelhantes por meios muito diversos, resultando em estruturas sociais muito diferentes.

O comportamento sexual foi um dos aspectos da vida social das aves que mais despertou o interesse do autor. Em um trabalho apresentado durante a 56.<sup>a</sup> Reunião Anual da Sociedade Ornitológica Alemã, ocorrida em Berlim, em 1938, Lorenz (1939) comparou aspectos comportamentais relativos ao cio dos Anatídeos. O trabalho, na realidade, chegou até nós através de um resumo, aparentemente elaborado por um observador do congresso que incumbiu-se de relatar as apresentações dos participantes. Primeiramente, o relator do evento apresenta alguns dos aspectos fundamentais da pesquisa conduzida por Lorenz. Menciona o estudo de movimentos instintivos e suas características conservadoras. Expõe como a questão filogenética, na abordagem de Lorenz, é esclarecida pelo comportamento animal de modo semelhante ao que ocorre na Morfologia comparada. Relaciona alguns procedimentos utilizados nesta forma de pesquisa, como o reconhecimento de características comportamentais taxonomicamente importantes a partir de sua presença em todos os representantes da espécie (como no caso da Morfologia). Segundo o relator, o ponto de vista genético buscaria a aplicação do autêntico conceito de homologia da Zoologia comparada na pesquisa do instinto.



Ainda neste trabalho (Lorenz, 1939), são apresentadas algumas vantagens para a utilização de Anatídeos na pesquisa do comportamento, como a possibilidade de se obter híbridos e o fato de muitos destes híbridos serem fecundos, fato evidentemente muito propício para a pesquisa da filogênese do comportamento. No final do documento, o relator apresenta algumas poucas palavras sobre o cio dos Anatídeos. Assim, por exemplo, no caso desses animais, o macho deveria aguardar a ocorrência de movimentos instintivos por parte da fêmea no cio para participar da formação do par. Menciona que o comportamento no cio de vários híbridos foi examinado, tendo-se observado comportamentos dominantes, recessivos e intermediários.

Lorenz (1940) analisa a formação do par (casal) em aves com algumas observações sobre a formação do par no corvo. Na garça-noturna, por exemplo, é o macho que dá início ao período de reprodução, começando a mostrar movimentos instintivos de construção do ninho. Ainda observou a escolha de parceiro sexual no corvo, fazendo comparações com outras aves, como pombos, gralhas, gansos e cisnes. O encontrar-se de dois animais de sexo distinto para a formação de um par é discutido em diferentes espécies. Este encontro seria possibilitado pelo "encaixe" de movimentos instintivos específicos que são muito diferentes de grupo para grupo e de espécie para espécie. Em animais com tamanhos e cores semelhantes, por exemplo, os gêneros das aves seriam manifestados por movimentos instintivos próprios de cada gênero (características sexuais), possibilitando a formação do casal.

Lorenz produziu dois textos que acompanhavam dois filmes produzidos para o "Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht," em Göttingen. O primeiro filme de 16 mm, com 103 metros e duração de 11,5 minutos, e seu anexo, versavam sobre a etologia do ganso cinzento (Lorenz, 1950). O anexo apresenta descrições e diagramas de formas do comportamento social do ganso cinzento. O filme e as notas dão uma visão geral dos padrões inatos do comportamento reprodutor, inclu-

do o chamado de triunfo, o cortejamento, o acasalamento, a construção do ninho, e os cuidados com os ovos e com a prole. O filme ainda contém exemplos de padrões de comportamento de aves jovens, criadas artificialmente, como as reações de seguir dessas aves e suas variantes.

Um segundo filme e um texto foram produzidos posteriormente (Lorenz, 1952) sobre o cio e a formação de par em *Anas platyrhynchos*. O filme de 16 mm tinha 81 metros e 9 minutos de duração e registrava padrões de comportamento ou movimentos instintivos presentes no comportamento de reprodução de alguns Anatídeos. Lorenz (1952) recorda que os movimentos instintivos dos Anatídeos foram um dos primeiros objetos da pesquisa comportamental comparada, referindo-se a Heinroth e suas observações sobre a homologia desses movimentos. Os padrões inatos de comportamento do cio e da formação do par são descritos no texto com o auxílio de diagramas.

Lorenz e von de Wall (1960) investigaram os movimentos expressivos (empregados na comunicação entre membros da mesma espécie) de *Anas falcata*, descritos e analisados em comparação com os movimentos de outras espécies do gênero *Anas*. Com esta comparação, os autores obtiveram os mesmos resultados a que chegaram através da comparação de características morfológicas, ou seja, *Anas falcata* ocuparia uma posição sistemática entre outras três espécies do grupo.

Lorenz (1966) analisou a cerimônia de triunfo do ganso cinzento *Anser anser*, concluindo que a função da cerimônia seria manter junto o grupo familiar, separando-o de outros grupos. A cerimônia é descrita como constando de um ataque real ou simulado de um macho contra um outro indivíduo da mesma espécie e seu retorno para perto de seu par com uma típica exibição corpórea e sonora. Propõe que tal cerimônia tenha uma dupla motivação (agressão e impulso de fuga) e, filogeneticamente, derivaria de uma ameaça redirecionada que teria alcançado autonomia mediante um alto grau de ritualização. A cerimônia ocorreria particularmente quando o macho sai vitorioso em uma

luta real com um indivíduo da mesma espécie. Na cerimônia de triunfo, o peito é projetado para a frente, o pescoço esticado obliquamente e o bico aberto com som característico.

## Aspectos Epistemológicos e Metodológicos

A comparação entre os 15 trabalhos analisados permitiu derivar algumas dimensões que parecem constituir o arcabouço teórico-epistemológico subjacente à abordagem de Lorenz ao comportamento das aves. Os fatores indicados são a forma do comportamento como objeto de estudo, a observação e a descrição como formas primárias de abordagem desse objeto, a comparação como atividade intelectual exercida sobre as formas obtidas levando à reconstituição da relação entre os animais estudados e sua origem filogenética.

### O Objeto de Estudo - A Forma

Os estudos empíricos sobre o comportamento de aves partem do olhar do morfologista. A forma do corpo (anatomia e morfologia) continuam-se na forma dos movimentos (etologia). A base ou fundamento empírico destes trabalhos é a forma, nos dois casos. A forma, ao lidar com o movimento, é compreendida como na Morfologia, como constituída de categorias formais. A forma é o ponto de partida destes estudos e serve de objeto para o tratamento comparativo.

A partir de sua tese de doutorado (Lorenz, 1933a), a forma torna-se o elemento central em vários artigos. Sua tese é um trabalho acadêmico de Morfologia, preocupado com a forma do vôo e sua relação com a forma do corpo. Discute o vôo das aves e o papel da cauda e das asas, numa extensão clara de uma Morfologia funcional. Pensa como o anatomista que observa, descreve e compara formas. Ele tem as formas do movimento de vôo das aves como seu objeto de estudo. As formas dos movimentos propriamente ditos podem ser "capturadas" pelo observador como padrões de

movimento. Lorenz estuda estruturas dinâmicas do movimento. O anatomista descreve partes, segmenta o todo faz análises. Lorenz também descreve partes do comportamento, que organiza em seqüências.

A forma também ocupa o lugar central no artigo sobre a relação entre a forma da cabeça e o movimento circular desta parte do corpo (Lorenz, 1949). Neste caso, a forma anatômica (morfológica) e a forma do comportamento estão relacionadas como forma e movimento. A partir da forma, Lorenz investiga sua função adaptativa e sua história filogenética. A forma volta a prevalecer nos filmes que o autor produziu (Lorenz, 1950, 1952) sobre a etologia do ganso cinzento. Desenhos, filmes, esboços, esquemas visuais tentam dar conta da forma do movimento. A forma está presente também no artigo sobre os movimentos expressivos de *Anas falcata* (Lorenz & von de Wall, 1960) e em seu estudo sobre o desenvolvimento do bicar e balançar a presa de *Lanius collurio*, *L. sanator* e *L. excubitor* (Lorenz & von Saint-Paul, 1968).

Mesmo quando Lorenz passa a tratar do comportamento social, o grupo é visto como uma estrutura, uma forma complexa em que cada indivíduo desempenha um papel específico. Enfatiza a estrutura social, empregando o termo Sociologia. Mesmo os pares que estuda são considerados díades estruturadas, com formas inter-relacionadas de comportamento. Os indivíduos são vistos como parte de um todo maior.

A forma também está presente nos seus estudos sobre o comportamento social. Lorenz não se restringe à forma de comportamento de um indivíduo mas interessa-se por sistemas sociais estruturados, formas de comportamento social. No fundo, Lorenz está percebendo uma grande forma em que os indivíduos de um grupo social são partes que mantêm relações estáveis com sinais morfologicamente estáveis e construídos ao longo da evolução. A estrutura morfológica ultrapassa a forma física (atinge também os movimentos) e, além dos movimentos individuais, há os sistemas sociais. As aves sociais formam sistemas de relações estruturadas

passíveis de observação e descrição por métodos morfológicos.

Lorenz constrói uma morfologia do movimento com o pressuposto de sua regularidade, repetição de formas passíveis de serem abstraídas como elementos repetitivos constituintes do comportamento. O estudo da forma, seja estática (órgãos) ou dinâmica (movimento) é o ponto central de seu trabalho e baseia-se em pressupostos morfológicos. Assim como o morfologista, consciente de que cada órgão de cada animal apresenta variações, continua tratando esse órgão como uma abstração útil. O olhar de morfologista de Lorenz permite ver no comportamento essa estruturação que, certamente envolve abstração. Assim como os ossos e a musculatura são estruturados, os movimentos e posturas que estas estruturas limitadas permitem também são limitados. A Morfologia pode, então, estender sua objetivação em direção ao movimento. A disposição espaço-temporal do corpo é objetivada e recebe uma denominação morfológica. Estes elementos descritivos são peças passíveis de comparações. A comparação da arquitetura destas formas de movimento permitirá, segundo Lorenz, a recuperação de sua história.

Para Lorenz, o ambiente evolutivo moldou, esculpiu as formas físicas e comportamentais das aves. Isto significa que ele rejeita o idealismo das formas abstratas, como entidades transcendentais apenas reproduzidas pela natureza. A Etologia, para Lorenz, surge a partir da tomada de consciência desta estruturação formal do comportamento, que o torna objeto passível de estudos morfológicos com suas implicações.

#### *A Unidade da Forma do Comportamento – O Movimento Instintivo*

O morfologista trabalha com órgãos e tecidos que compõem unidades comparáveis. Lorenz propõe que o comportamento possa ser estudado a partir de unidades formais: os movimentos instintivos. Esta é uma necessidade para a abordagem morfológica comparativa, pois órgãos e unidades de comportamento de-

vem ter sido igualmente objeto de pressões seletivas ao longo da filogênese. A força ontológica destas unidades é um pressuposto para poder considerá-las como lapidáveis pela história evolutiva. O movimento instintivo é uma forma estável e conservadora e, portanto, passível de transformações devido a pressões seletivas. O movimento instintivo deve ter a força de um órgão criado pela evolução para poder ser objeto do estudo comparado. Ele também é criado pela evolução e pode ser estudado quanto a sua origem ontogenética e filogenética, causação e função adaptativa.

O emprego de adjetivo “pulsional” ou “instintivo” conduz a análise para outro nível estrutural, também moldado pela evolução, o nível de controle interno do comportamento ou sua dinâmica causal ou motivacional. O impulso é uma força que gera o movimento a partir da coordenação hereditária. O movimento impulsivo ou instintivo (*Triebhandlung* e *Instinkthandlung*), ambos os termos empregados por Lorenz, reúne a qualidade do morfológicamente estável e do dinamicamente causado por um funcionamento também herdado e endógeno e, portanto, também construído na filogênese e que se expressa na fisiologia. O movimento instintivo tem uma dimensão morfológica, uma dimensão funcional, uma dimensão histórica (filogenética e ontogenética) e uma dimensão causal ou dinâmica (motivacional).

#### *A Dinâmica Motivacional*

Os estudos empíricos de Lorenz lidando com as aves se referem apenas secundariamente a uma dinâmica motivacional. Há indicações de explicações motivacionais já em seu primeiro artigo (Lorenz, 1927), que trata da transferência pulsional (*Trieb* – impulso), quando os padrões de comportamento se mantêm morfológicamente íntegros mas são dirigidos e liberados por outro objeto. Neste caso, a forma do comportamento se mantém, o que muda é sua relação com o objeto. Um exemplo deste fenômeno é a possibilidade de uma gralha dirigir seus impulsos sociais e seus movimentos instintivos sociais para um ser humano. A estrutura

pulsional, neste caso, seria mantida, com a substituição do objeto da pulsão (de outra gralha para o ser humano). A gralha apresentaria plasticidade de objeto em seu comportamento social. Ela se comporta em relação ao homem como se comportaria em relação a outras gralhas.

Apesar destes artigos estarem mais próximos da Zoologia clássica e do trabalho do sistemata, Lorenz chegou a introduzir conceitos motivacionais. Mesmo ao relatar observações casuais (Lorenz, 1932), o autor chegou a comentar o papel do impulso (*Trieb*) e sua adaptação. Neste artigo, mencionou uma "*Triebanpassung*," a adaptação (*Anpassung*) de um impulso (*Trieb*) no comportamento das andorinhas em migração, permitindo a sobrevivência da espécie.

Contudo, quanto mais Lorenz se aproxima das relações entre forma e comportamento, mais se afasta da dinâmica motivacional do comportamento. Isto parece estar relacionado com sua aproximação da Morfologia, da Anatomia e da Sistemática. Assim, por exemplo, a discussão da dinâmica pulsional perde sua importância nos artigos extremamente morfológicos de 1933 (Lorenz, 1933a, 1933b). Estes estudos, de fato, haviam sido produzidos dentro do contexto da Anatomia Comparada. Os conceitos motivacionais parecem ser mais freqüentes quando Lorenz discute os aspectos fisiológicos do comportamento.

Lorenz (1934) ainda investigou o comportamento territorial de gralhas e garças, introduzindo os "instintos territoriais" e explicando o comportamento instintivo como uma forma de comportamento semelhante ao reflexo. Procurava comparar a liberação de uma reação puramente instintiva com uma chave (conjunto de estímulos) abrindo uma fechadura (um padrão de comportamento). Neste artigo, discutiu brevemente o impulso e procurou integrar a visão dinâmica com a visão filogenética ao tratar do desenvolvimento filogenético de instintos sociais.

Por vezes, chegou a discutir simultaneamente aspectos descritivos, relevantes do ponto de vista taxonômico, e aspectos fisiológicos

ou dinâmicos. Por exemplo, procurou estabelecer relações filogenéticas entre um movimento instintivo, a "cerimônia de triunfo," e sua dinâmica motivacional (Lorenz, 1966).

Apesar de Lorenz ter empregado conceitos motivacionais nos artigos analisados, são os aspectos morfológicos e suas implicações sistemáticas os aspectos mais comumente abordados. A noção de "movimento instintivo," contudo, permite que o conceito seja empregado tanto no sentido descritivo, quando são tratados como órgãos, passíveis de comparação e classificação, quanto no sentido dinâmico, com implicações fisiológicas e funcionais. A idéia de "movimento instintivo" serve de elo entre uma abordagem descritiva do comportamento visando interpretações filogenéticas e uma abordagem dinâmica, buscando causas, forças que determinem o comportamento.

Quanto mais Lorenz se aproxima das relações entre forma e comportamento, atendendo às necessidades da Zoologia e seu caráter descritivo e taxonômico, mais se afasta da dinâmica motivacional. Esta problemática, contudo, presente na obra do autor desde 1927, também ocupou um lugar de destaque na obra de Lorenz.

#### *A Observação – O Método de Apreensão da Forma*

O instrumento para o estudo da forma de um movimento é primeiramente a observação (visual), mas os sons também são percebidos e registrados, ainda que de forma simplificada, por Lorenz. Mesmo nos processos de comunicação entre as aves (que regulam as relações sociais), o elemento visual é privilegiado pelo autor, seguido pela forma sonora. A observação não é um ato "natural," mas decorre de pressupostos teóricos e epistemológicos. Admitir-se a regularidade das formas e a possibilidade de se abstrair de atos semelhantes, repetitivos, padrões, categorias ou esquemas de ação é um pressuposto fundamental para o tipo de observação que Lorenz se propõe a fazer. Observar, como faz Lorenz, é uma atividade epistemologicamente e metodologicamente complexa. Qualquer pessoa que tenha saído a campo "ape-

nas para observar o comportamento” deve ter-se dado conta que observar implica em tomadas de decisão nada simples ou “naturais.”

O conjunto de artigos analisados apresenta uma evolução no conceito de observação empregado por Lorenz. A observação típica da História Natural está presente nos primeiros artigos (Lorenz, 1927, 1932). Os primeiros relatos descritivos de Lorenz são, na realidade, narrativos, no sentido de “descreverem” episódios particulares, histórica e geograficamente determinados. A partir de observações dispersas, em que o animal está imerso em coordenadas de espaço e de tempo definidas, como em Lorenz (1927), o autor caminha para a descrição propriamente dita de movimentos repetitivos, instintivos.

Em 1933, por exemplo, formas de vôo já são descritas independentemente de sua contextualização dentro de uma narrativa particular (Lorenz, 1933a, 1933b). Isto significa extrair de movimentos diversos esquemas repetitivos que podem ser tratados como padrões de comportamento, cuja descrição pode agora libertar-se dos aspectos meramente figurativos. Esta desvinculação da forma de seu condicionamento histórico e geográfico é a indicação de que Lorenz passa a trabalhar com a forma do comportamento como um elemento regular, repetitivo e, portanto, passível de categorização ou abstração. Lorenz busca esquemas de ação repetitivos através da observação.

Deve-se ter em conta que Lorenz, especialmente nos anos 30, estava muito próximo da Morfologia, abordando o comportamento como um anatomista. Em outros momentos, contudo, também pensava na Fisiologia do comportamento, inclusive através de conceitos motivacionais. Ao tratar do comportamento das aves, Lorenz descreveu e comparou os padrões de comportamento como um anatomista, de forma semelhante ao que fez em seu único trabalho sobre anatomia, onde descreveu, comparou e procurou implicações filogenéticas sobre a anatomia do sistema nervoso de uma espécie de ave (Lorenz, 1936).

Do ponto de vista teórico, ao lado do registro das observações, Lorenz trabalhou com seqüências de comportamento “conservadoras,” ou seja, que se repetem em diferentes indivíduos da mesma espécie e mostram semelhanças com espécies próximas. Estes movimentos instintivos, repetidamente observados e registrados, são tratados pelo método comparativo. Lorenz (1939), por exemplo, comparou o cio em diferentes espécies de Anatídeos e propôs o “movimento instintivo” (*Instinkthandlung*) como uma característica conservadora, passível de comparação filogenética. Neste artigo, afirmou utilizar métodos da Zoologia na pesquisa comparada dos movimentos instintivos. Nota-se, neste artigo, a ênfase na questão da importância taxonômica, atendendo especialmente aos interesses do zoólogo. A mesma tônica no valor sistemático do comportamento está presente também em outros artigos (Lorenz, 1940, 1949). No artigo de 1939, apresentou algumas idéias sobre o comportamento como instrumento para o sistemata e procurou justificar sua pesquisa com Anatídeos pela variabilidade do grupo e pela possibilidade de se investigar o comportamento de híbridos. Nesta comunicação, já é citada a preocupação com um inventário do comportamento ou etograma (*Das Inventar der Bewegungsweisen*), um tipo de “atlas” de formas de comportamento, semelhante aos tratados anatômicos conhecidos pelos zoólogos.

Lorenz sempre mostrou interesse pelo registro de imagens. Em vários destes artigos, empregou recursos como o cinema e a fotografia, citando filmes que foram empregados para a elaboração de descrições mais precisas do comportamento (Lorenz, 1939, 1950, 1952; Lorenz & von de Wall, 1960). Dois estudos sobre padrões do comportamento reprodutor de aves (Lorenz 1950, 1952) foram baseados em filmes produzidos por iniciativa do próprio autor. O recurso cinematográfico também foi empregado para investigar movimentos expressivos no gênero *Anas* (Lorenz & von de Wall, 1960), visando sua descrição e comparação com o comportamento de aves do mesmo gênero (*Anas*) para situar a espécie dentro do grupo.

Os artigos analisados revelam um rigor crescente quanto ao estilo de observação do autor. Os primeiros textos traziam relatos curtos, verdadeiros diários de campo em que Lorenz relatava o comportamento das aves que observara, sem uma seleção prévia de categorias. Este estilo, típico do zoólogo, do historiador natural, que narra observações casuais feitas em ambiente natural, aparece várias vezes nestes artigos, especialmente nos mais antigos (Lorenz, 1927, 1932). Como um zoólogo interessado no ciclo de vida dos animais que investigava, Lorenz (1934a) procurou descrever o ciclo reprodutivo da garça-noturna, desde a construção do ninho, a formação do par, até o cuidado com os filhotes, complementando a descrição da espécie e seus hábitos.

Desde o início, Lorenz valorizou muito a observação e a descrição, ainda em seu estilo mais bruto, sem um esforço claro para derivar categorias precisas. Em 1934, em um congresso de Ornitologia, em Oxford, ao apresentar resumos de suas observações, confessou que preferiria apresentar suas observações sobre o comportamento das aves como um diário de campo (de observação) por extenso (Lorenz, 1934b). Declarou, ainda, que suas condições de trabalho (a investigação de animais em condição de semi-cativeiro) trariam vantagens, pois criavam a possibilidade de se repetir e checar observações dezenas de vezes, transformando-as de casuais em sistemáticas.

O autor, ao conseguir um contato mais próximo, freqüente e continuado com os animais observados, pode registrar e descrever padrões repetitivos de comportamento, chegando à sua categorização. Historicamente, estes artigos revelam que Lorenz partiu de um tipo de observação mais espontânea e não dirigida, passando a uma observação mais intensa que lhe sugeriu que unidades repetitivas fossem categorizadas. Finalmente, este acúmulo de dados, de "padrões" de comportamento, forneceria elementos valiosos para o emprego do método comparativo e suas implicações para a filogênese e a classificação. A partir da observação livre, os olhos do morfologista viram pa-

drões de comportamento que podiam ser devidamente categorizados por seu caráter estável ou conservador. Com estes elementos em mãos, o zoólogo compreendeu o valor do método comparativo para analisar e comparar estes padrões de comportamento e tirar conclusões sobre filogênese e sistemática.

#### *A Comparação – Acessando o Diacrônico pelo Sincrônico*

Lorenz propôs-se a tratar estruturas comportamentais (os padrões de comportamento) como objetos passíveis de comparação estrutural. O método comparativo, clássico nos estudos morfológicos, permite estudar a origem do comportamento a partir da comparação de formas presentes.

A comparação é outra decorrência de Lorenz pensar como um morfologista. A morfologia fornece as formas (dados concretos) sobre os quais percursos históricos (filogenéticos) são reconstruídos à luz da teoria da evolução. Lorenz, de fato, geralmente denominou sua atividade como Pesquisa Comportamental Comparada. De certa forma, a Etologia (descrição dos movimentos e posturas a partir da observação) seria a base fatural para essa pesquisa comparativa. É a utilização das unidades comportamentais em comparações que justifica a observação de padrões (formas) de comportamento. Comparar é estabelecer semelhanças e diferenças e serve para organizar-se filogeneticamente as formas. O método de comparação pressupõe estruturas observáveis.

A comparação é comumente observada nos artigos analisados a partir de 1933. Por exemplo, Lorenz compara o comportamento social de gralhas e garças (Lorenz, 1934), o cio em diversas espécies de Anatídeos (Lorenz, 1939), a formação do par em corvos e em outras aves (Lorenz, 1940), Esturnídeos e Icterídeos quanto ao movimento circular do bico (Lorenz, 1949) e o desenvolvimento ontogenético do bicar e balançar a presa em três espécies do gênero *Lanius* (1968). Para Lorenz, reconhecer formas estáveis (por um processo de abstração e conceituação) e lidar com estas for-

mas através de um método comparativo que leva a uma recuperação filogenética parece ser a estratégia central, mesmo quando considera a forma das estruturas sociais e os movimentos que as regulam.

As estruturas observadas e descritas têm gênese e a comparação transforma uma leitura sincrônica em uma interpretação diacrônica. Este foi outro pressuposto aceito por Lorenz, de que a evolução não precisaria ser estudada apenas a partir de dados da Paleontologia, mas que informações provenientes de estudos morfológicos (e etológicos) também serviriam para o mesmo fim.

## Conclusão

Do ponto de vista descritivo e temático (semântico), os quinze trabalhos analisados podem ser reunidos em três grupos: a) trabalhos reunindo anotações de campo sobre o comportamento das aves (gralhas, garças-noturnas e andorinhas); b) análises da relação entre a morfologia e o comportamento das aves (investigação do voo e de alguns movimentos específicos); e c) comportamento social das aves (com ênfase na estrutura social e no comportamento de reprodução).

Do ponto de vista formal ou estrutural (sintático), o modo de produzir conhecimento de Lorenz revela como a forma dos comportamentos (aspectos descritivos) torna-se o fundamento para considerações sobre o parentesco filogenético (aspectos evolutivos). Aspectos da dinâmica motivacional também são abordados, como os conceitos de transferência de impulsos.

Estes trabalhos mostram como Lorenz fundamentou sua posição epistemológica e metodológica na Morfologia Comparativa clássica para estudar o comportamento. A forma regular do comportamento é o objeto da observação, descrição e comparação para chegar-se a reconstruções filogenéticas. A estrutura subjacente às investigações empíricas de Lorenz inclui os seguintes aspectos, típicos dos estudos morfológicos: a) o objeto de estudo do autor é uma forma ou padrão de comportamento, en-

tendido como uma unidade formal e repetitiva do comportamento (movimentos instintivos); b) a observação é o método de abordagem dessas formas e seu registro é feito pela descrição; c) a comparação dessas unidades (movimentos instintivos) permite a reconstrução filogenética, permitindo a elaboração de hipóteses diacrônicas (filogenéticas) a partir de dados sincrônicos (morfológicos).

Lorenz preocupa-se principalmente com as formas “esculpidas” pela evolução, a forma física e os movimentos, sua função adaptativa, filogênese e ontogênese. A Etologia, para Lorenz, é um tipo de expansão da descrição morfológica, que passa a ser empregada para movimentos, muitos dos quais voltados para outros indivíduos da mesma espécie (comportamento social). As explicações motivacionais são pouco freqüentes nos estudos empíricos analisados e quando surgem também revelam estruturas subjacentes aos movimentos observados (a estrutura permanece e muda o objeto). De certo ponto de vista, pode-se propor que a Etologia, no sentido que Lorenz utiliza o termo, é a disciplina imediatamente anterior à Pesquisa Comportamental Comparada, pois forneceria os inventários de padrões de comportamento necessários para o trabalho comparativo.

## Referências Bibliográficas

- Lorenz, K. (1927). Beobachtungen an Dohlen. *Journal für Ornithologie*, 75 (4), 511-519.
- Lorenz, K. (1932). Beobachtungen an Schwalben anlässlich der Zugkatastrophe im September 1931. *Der Vogelzug*, 3 (1), 4-10.
- Lorenz, K. (1933a). Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel- und Steuerform zur Art des Fluges. *Journal für Ornithologie*, 81 (1), 107-236.
- Lorenz, K. (1933b). Fliegen mit dem Wind und gegen den Wind. *Journal für Ornithologie*, 81 (4), 596-607.
- Lorenz, K. (1934a). A contribution to the comparative sociology of colonial nesting birds. Em *Proceedings of the VIII International Ornithology*

- Congress. (pp.207-218). Oxford: Oxford University Press.
- Lorenz, K. (1934b). Betrachtungen an freifliegend zahmgehaltenen Nachtreihern. *Journal für Ornithologie*, 82 (1), 160-161.
- Lorenz, K. (1936). Über eine eigentümliche Verbindung branchialer Hirnnerven bei *Cypselus apus*. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch (Leipzig)*, 77, 305-325.
- Lorenz, K. (1939). Vergleichendes über die Balz der Schwimmenten. *Journal für Ornithologie*, 87 (1), 172-174.
- Lorenz, K. (1940). Die Paarbildung beim Kohlraben. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 3, 278-292.
- Lorenz, K. (1949). Über die Beziehungen zwischen Kopfform und Zirkelbewegung bei Sturniden und Ikteriden. In *Ornithologie als biologische Wissenschaft (Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (pp.153-157))*. Heidelberg: Carl Winter.
- Lorenz, K. (1950). *Ethologie der Graugans*. Anexo ao filme com mesmo título. Göttingen: Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht.
- Lorenz, K. (1952). *Balz und Paarbildung bei der Stockente (Anas platyrhynchos L.)*. Anexo ao filme com mesmo título. Göttingen: Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht.
- Lorenz, K. (1966). The triumph ceremony of the greylag goose *Anser anser* L. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 251 (Ser. B), 477-478.
- Lorenz, K. (1971). *Studies in animal and human behaviour (Vols. 1-2)*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lorenz, K., & von Saint-Paul, U. (1968). Die Entwicklung des Spiessens und Klemmens bei den drei Würgerarten *Lanius collurio*, *L. sanator* und *L. excubitor*. *Journal für Ornithologie*, 109 (2), 137-156.
- Lorenz, K., & von de Wall, W. (1960). Die Ausdrucksbewegungen der Sichelente, *Anas falcata* L. *Journal für Ornithologie*, 101 (1-2), 50-60.



## Comportamento Animal: entre o Sujeito e o Objeto

HILTON FERREIRA JAPYASSÚ

*Instituto Butantan*

Além da Etologia, a Psicologia e a Biologia são também abordagens importantes ao Comportamento Animal. Estudos psicológicos enfatizam o subjetivo e a causalidade externa, e estudos na perspectiva biológica são mais centrados na espécie, mais afeitos à causalidade interna. Apresento, de um lado, um histórico resumido das condições de nascimento da Psicologia e de seu desenvolvimento desde a Psicologia Introspectiva até o Behaviorismo; de outro lado, mostro o surgimento da Etologia, seus conflitos com as psicologias de inspiração ambientalista, e as múltiplas e contraditórias influências que recebe em seu desenvolvimento histórico. A Ecologia Comportamental é também apresentada (como um projeto ultradarwinista de análise do comportamento) e seus vieses formativos são discutidos. Em meio a esta multiplicidade de abordagens, surge uma síntese consensual que coloca na inter-ação entre sujeito e meio a construção dos caracteres comportamentais. Tal síntese, no entanto, mais afeita ao espaço do desenvolvimento individual, apresenta dificuldades em integrar duas abordagens importantes: a ontogenética (ou das causas proximais) e a filogenética (ou das causas últimas). Além disto, este interacionismo se multiplicou em variadas nuances, as quais permitem a sobrevivência da dicotomia externalismo-internalismo. Procuro mostrar que a irresolução deste conflito reflete não apenas uma crise acerca das concepções de comportamento animal, mas também uma crise de identidade do ser humano e, mais que isto, uma crise acerca do processo de constituição do ser e do pensar.

*Descritores: Etologia. Psicologia. Ecologia comportamental. História da Ciência. Epistemologia.*

**Animal behavior: between subject and object.** The study of Animal Behaviour has been approached by two other distinct scientific areas, besides Ethology itself. Psychological studies emphasize subjective and external causes of behaviour, while biological studies focus on species level and internal causes of performance. I present the historical scenario that led to the emergence of Psychology as a discipline, and sketch some aspects of its development from Introspective Psychology to Behaviorism. I also show the emergence of Ethology, its conflict with psychologies of environmental inspiration, and the multiple and conflictuous influences it receives from other disciplines. Behavioural Ecology is presented as an ultradarwinian research project, and I discuss its main theoretical presuppositions. From this multidisciplinary approach a consensus emerges that construction of behaviour phenotypes lies upon the interaction between external and internal factors. Unfortunately, this consensus is more akin to the developmental level of analysis, failing to integrate the ontogenetical (immediate causes) and phylogenetical (ultimate causes) approaches. In addition, interactionism has branched into various nuances which allow for the external-internal dichotomy survival. I try to show that this is not only a conceptual problem in Animal Behaviour, but that it is also related to the question of human identity (or human nature), and more than that, that it reflects a crisis about the constitution of being and thought.

*Index terms: Ethology. Psychology. Behavioral Ecology. History of Science. Epistemology.*

As perspectivas histórica e filosófica têm sido constantemente eliminadas do processo pedagógico. Isto ocorre também em várias áreas do conhecimento, nas quais uma crescente preocupação com a "cientificidade" tem trazido à tona formas de pensamento mais matematizadas,

formalizadas. Tais perspectivas procuram desta maneira se tornar "objetivas" e impessoais, intersubjetivas e generalizáveis para amplos setores do saber, universalizando-se. Diz-se que a perspectiva histórica caminha no sentido inver-

---

Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan Av. Vital Brasil 1500, São Paulo, Brasil, 05503-900. E-mail: japyassu@usp.br

---

Agradeço a Eduardo Ottoni, a Nelson Coelho e a um revisor anônimo pela leitura crítica e pelas sugestões. Agradeço também a Cristina Anne Rheims pela ajuda com o resumo em inglês.

so, qual seja o da busca da origem individualizada, subjetiva (não apenas no sentido psicológico, mas também no sentido de própria a cada disciplina, a cada momento histórico), tendo desta forma uma utilidade restrita. Acredito, no entanto, que somente quando é contextualizada a origem das idéias, quando elas são colocadas em seu embate teórico historicizado, é que ocorre uma real compreensão das *questões* importantes em cada área. Além disso, a abordagem histórico-crítica permite um tráfegar mais livre entre os diversos discursos, estimulando o intercâmbio de idéias entre contextos teóricos e sociais diversificados, de modo a ancorar o fazer científico em uma comunidade mais ampla.

O estudo do comportamento animal, por sua natureza interdisciplinar, é praticado tanto em meio à Psicologia como junto à Biologia. Na Psicologia, cujo objeto de estudo principal é a subjetividade (ou os constructos internos ou internalizados do sujeito), o estudo do comportamento vai privilegiar o ambiente como determinante da ação. Por outro lado, na Biologia, cujo objeto principal de análise é a morfologia da matéria viva, seus movimentos e inter-relações, o estudo do comportamento vai privilegiar as concepções inatistas. A idéia central do presente trabalho é a de que o estudo do comportamento, por receber influências tanto das ciências que focalizam o animal como o sujeito de sua ação (Psicologia) quanto daquelas que o consideram como o objeto de processos naturais (Biologia), estaria em uma posição privilegiada para discutir as relações entre estas duas esferas do conhecimento e para propor possíveis rotas de integração entre elas.

O objetivo do trabalho é apresentar histórica e criticamente as principais idéias advindas de uma comunidade de pesquisadores que trabalham com o comportamento animal, avaliando como se encaminhou a resolução dos principais conflitos teóricos da área. Para tanto, início o artigo contextualizando o surgimento de tais idéias, ressaltando as condições necessárias para sua ocorrência. Discussões mais aprofundadas sobre este assunto podem ser encontradas em Bukhardt (1981) e Figueiredo (1989, 1994).<sup>1</sup>

## Pré-condições para o surgimento de uma Ciência do Comportamento<sup>2</sup>

Para que pudéssemos falar em uma determinação interna ou internalizada do comportamento (em fatores como características pessoais, tipos de aprendizagens, etc), ou seja, para que nos preocupássemos em buscar as causas do comportamento de um indivíduo nele mesmo, seria necessário inicialmente que o indivíduo vivenciasse espaços de liberdade. Para tanto, foi necessário o esfacelamento das “civilizações fechadas” (a partir do século XVI), com uma conseqüente expansão dos espaços de liberdade individual. O incremento destes espaços de liberdade levou a uma multiplicação de papéis, de vivências alternativas e alternantes (variáveis e/ou contraditórias inclusive no curso de uma mesma vida), a uma maior diversidade social, aumentando o poder explicativo do singular em relação ao geral, ressaltando o papel do particular sobre o coletivo.<sup>3</sup>

Esta maior diversificação de papéis e possibilidades diminuiu a força da identificação social como produtora de identidade, predominante em civilizações fechadas como a sociedade agrária medieval. Figueiredo (1989) ressalta que em tais sociedades o indivíduo era “em grande parte o que a comunidade definia, restringindo-se, ainda que não eliminando de todo, a faixa das opções individuais capazes de ... contribuir para sua identidade social” e que, a partir da “dissolução dos vínculos pessoais calcados na tradição, ... ser alguém passou a pressupor *tornar-se* alguém” (pp. 20-22). Com o surgimento de grandes entrepostos comerciais e financeiros, de grandes aglomerados humanos, surge também uma multiplicidade de novos espaços urbanos com variados níveis de privatização (cafés, *pubs*, clubes, etc), nos quais se podem exercitar diversos níveis ou faces da subjetividade.

Após esta expansão dos espaços de liberdade individual, seguem-se inúmeras tentativas de submetê-los a normas. Algumas passam pela via do auto-controle, da metódica interiorização de regras de comportamento (como entre alguns reformadores católicos); outras buscam normatizar os novos espaços públicos, prescre-

vendo regras básicas de etiqueta, de condutas socialmente aceitáveis. Formas posteriores e mais elaboradas de regulação dependeram inicialmente de uma cisão da subjetividade em duas porções: uma mais previsível, comum a grupos de indivíduos e portanto partilhável, passível de exposição pública, e outra mais inconstante, sujeita a desejos e movimentos passionais; esta última subjetividade passou a ser expurgada, excluída através do uso de *métodos* que privilegiavam ora as idéias claras e distintas (a dúvida metódica cartesiana), ora a observação baconiana, empírica e despida de “ídolos.” Estas tentativas de circunscrição dos espaços de liberdade individual foram suplantadas por novas defesas da privacidade, movimentos que enfatizavam ora a igualdade de direitos e a liberdade individual<sup>4</sup> (individualismo “ilustrado,” mais afeito à esfera pública), ora a singularidade e a necessidade de expressão destas particularidades (individualismo “romântico,” mais afeito à esfera do privado).

É a partir destes movimentos de expansão e retração dos espaços de liberdade privatizada que o “psicológico” se constitui em um objeto de investigação. Em seu movimento de expansão, o “psicológico” não requer análises; apenas quando a privacidade entra em crise é que ela se converte em objeto de suspeitas e de cuidados especiais; apenas quando o conhecimento subjetivo passa a desconfiar de si mesmo é que surge a necessidade de uma busca pelo que se encontra para além das aparências e ilusões;<sup>5</sup> é somente após expansões e, especialmente, retrações da experiência subjetiva individualizada que os tempos estão maduros para uma ciência psicológica do comportamento, a qual vai buscar as razões dos atos não no senso comum (que não é confiável, que não tem isenção para falar de si próprio, que é ilusório), mas no campo da lógica e do intersubjetivo.<sup>6</sup>

## **Os Projetos de uma Ciência do Comportamento**

Como fruto destas expansões e retrações dos espaços de liberdade individual, as psicologias contemporâneas apresentam uma dupla

filiação. Por um lado encontram-se “os projetos de psicologia concebidos como desvelamento de ilusões, como genealogias de identidades civilizadas, como desconstrução de identidades fictícias” (Figueiredo, 1994, p. 103).

Nestes projetos cabe às psicologias apenas o desvendamento de toda subjetividade como contingência, como fruto de dimensões históricas, políticas, religiosas, éticas e até biológicas da experiência, cuja principal característica é a arbitrariedade. Por isto, abdicam de toda pretensão à “verdade” e, nas palavras de Figueiredo, “nos convidam a rir,” a nos divertirmos como em um grande baile de máscaras. Em contraposição a tais projetos de ciência psicológica encontramos

as psicologias que se levam a sério como conhecimento objetivo dos caracteres, ou seja, das identidades substantivadas nos diversos “tipos psicológicos;” as psicologias que se voltam para o estudo analítico-funcional dos processos cognitivos ou das paixões e demais “estados subjetivos.” (Figueiredo, 1994, p. 103)

São os projetos ditos “científicos” de Psicologia, entre os quais se encontram aqueles que influenciaram fortemente a Etologia, seja como fonte de inspiração (Psicologia Comparativa), seja como contraponto teórico (Psicologia Experimental). É entre tais “psicologias que se levam a sério” que se encontram as “bases psicológicas” do estudo do comportamento animal.

Nesta vertente de influências, a pesquisa em comportamento animal privilegia o destrinchamento causal das estruturas comportamentais, buscando evidenciar sua lógica interna e os mecanismos responsáveis pelo seu estabelecimento. O apreço às causas proximais do desempenho, tanto no que se refere aos condicionantes externos enfatizados por uma Psicologia Experimental, quanto no que diz respeito aos determinantes internos estudados na tradição da Psicologia Comparativa, é uma herança clara das psicologias presente na Etologia.

A Etologia, no entanto, sofre também fortes influências de uma outra área do saber: a Biologia, que privilegia a **funcionalidade e as conseqüências evolutivas do desempenho.** Esta

ênfase na função pode se dar por influências da Ecologia (com sua preocupação com o valor adaptativo das relações organismos/ambientes, a função mais imediata do desempenho) ou da Evolução (construção de genealogias, fruto da história das funções no tempo).

#### *Sistemas Causais e Comportamento*

Um dos primeiros pesquisadores a apresentar uma proposta coerente para a compreensão das causas do comportamento foi o fisiologista alemão Wundt. Para ele, o objeto desta nova ciência (localizada entre as ciências da natureza e as da cultura) é a experiência imediata, cujos elementos (sentimentos, emoções, sensações) seriam os átomos da consciência. Tais elementos seriam identificados através da introspecção treinada e controlada (para que não houvesse “erro de estímulo:” o relato de algo acerca do objeto construído socialmente, e não acerca das sensações primárias).<sup>7</sup> Sua metodologia buscava a quantificação das operações mentais a partir de experimentos relativamente simples.<sup>8</sup>

*A tradição norte-americana.* Um dos principais entraves para o projeto de Wundt era a sua abrangência (procurou manter unidos o mundo “natural” e o cultural), que colocava problemas para a definição da natureza humana. Seu discípulo inglês, Titchener,<sup>9</sup> procurou deixar de lado o estudo do comportamento social e das expressões culturais, e aproximou sua análise da fisiologia reflexológica russa (Bechterev, Sechenov, Pavlov); a imagem de homem passa então por uma decomposição em *elementos* (reflexos inatos ou aprendidos), que se associam uns aos outros.<sup>10</sup>

Neste período há uma breve passagem funcionalista no pensamento da Psicologia dita “científica.” Opondo-se à tradição elementarista de Titchener, pesquisadores como Dewey e Thorndike procuraram direcionar suas observações para a função. Para eles os comportamentos dos seres vivos se distinguem claramente dos movimentos mecânicos da matéria inerte por serem articulados e hierarquizados, visando uma meta, e por estarem submetidos a sistemas de auto-

regulação que garantem a persecução da meta diante de resistências interpostas pelo ambiente.<sup>11</sup> Seguindo uma tendência comum à época, eles procuram eliminar de sua metodologia a introspecção, colocando em seu lugar a experimentação controlada. Na visão de Thorndike, o modelo evolutivo darwiniano de variação e seleção é mimetizado pelo modelo de aprendizagem por ensaio e erro. Estes autores procuram um pragmatismo na solução de problemas clássicos como o problema mente-corpo.<sup>12</sup>

Neste contexto, surge a proposta radical do Behaviorismo norte-americano (inicialmente com Watson e posteriormente com Skinner). Este movimento condena a pretensão de se ir além do observável (com a completa desconsideração da introspecção e da vida interior), trabalhando exclusivamente com as respostas observáveis a estímulos controlados pelo experimentador. Ele inaugura a concepção de caixa-preta, dentro da qual se encontram todos os supostos determinantes internos do comportamento (fisiologia, conexões neurais, pré-disposições “inatas”).<sup>13</sup> O ambiente é decomposto em estímulos (e não mais em situação-problema) e os comportamentos são analisados em termos de respostas unitárias (e não mais em termos de ações que transformam o ambiente para a solução de problemas). Este projeto não nega a existência de estados internos e predisposições inatas, apenas os relega a um papel secundário, afirmando que o principal da existência se encontra naquilo que o animal aprende ao longo de sua vida.

Toda a tradição americana no estudo da ontogênese do comportamento foi caracterizada por uma predominância da abordagem ambientalista. A tradição de pesquisa de Thorndike/Watson/Skinner (estudando a aprendizagem) apresenta níveis crescentes de uso desta abordagem. O clímax se dá com Skinner, mas já é claramente prenunciado por Watson, que dizia que a partir de uma criança qualquer ele poderia obter qualquer tipo de profissional ou de personalidade (desde que lhe fosse permitido utilizar as leis da aprendizagem e do condicionamento), numa clara indicação de que a aprendizagem é todo poderosa e de que o organismo é uma tabula rasa, uma entidade

despossuída de estrutura relevante e que, portanto, está apta a ser moldada em qualquer direção. Para Skinner, o sujeito é controlado pelo ambiente (estímulos externos) que estrutura o organismo via reforço de respostas com conseqüências. O ambientalismo norte-americano foi marcante mesmo entre seus etólogos (p. ex., Schneirla),<sup>14</sup> que valorizavam a interação com o ambiente mesmo nos comportamentos tidos como “instintivos”, típicos da espécie. Como conseqüência desta abordagem, o sujeito é encarado de forma passiva, como sendo moldado pelas forças ambientais: a imagem de sujeito é a de um ser que apenas reage (paradigma estímulo > resposta), destituído de espontaneidade e de direção.

Figueiredo (1989) sugere haver um certo conjunto de idéias que vão sendo reforçadas ao longo desta tradição norte-americana de estudo do comportamento. Uma delas, paradoxalmente, é a eliminação do subjetivo, tanto no campo metodológico (fim da introspecção como um método válido) como no teórico (para o behaviorista o sujeito é fruto de sua história de vida; sua liberdade é uma ilusão e sua individualidade um mero acaso histórico, em si desprovido de interesse científico).<sup>15</sup> Na verdade, ao longo do século XX o sujeito vai sendo gradativamente expulso não apenas das psicologias, mas das ciências humanas como um todo (história, sociologia, antropologia), fruto da predominância dos determinismos neste período (Morin, 1996). Uma outra tendência constante é para a quantificação e a formalização de leis gerais, que se acompanha de perto por uma atomização do sujeito, seqüência de eventos que mimetiza a evolução histórica das ciências exatas (em particular a da Física). Uma outra concepção que ganha progressivamente importância é a do funcionamento mecânico: o sujeito é concebido como um mecanismo programado para associar respostas com reforços ou recompensas. A história de vida vai cada vez mais se tornando a introjeção de associações com conseqüências positivas somada à eliminação daquelas com conseqüências negativas, num processo semelhante ao da seleção natural darwiniana (veja p.ex., Skinner, 1981).

*A tradição européia.* A abordagem iniciada por Lorenz e seu colega Tinbergen (Etologia Clássica), contemporânea e contrária à escola behaviorista skinneriana, é o mais biologizante dos projetos de estudo do comportamento animal.

Pode-se dizer que a observação naturalística do comportamento animal teve como precursores proto-etologistas como Henri Fabre, George e Elizabeth Peckham, Julian Huxley, naturalistas com uma aguda percepção, que descreviam episódios de comportamento nos quais os animais eram o sujeito principal da narrativa (Crist, 1998).

Entre os precursores do lado experimental da Etologia Clássica temos Müller e von Uexküll. A psicofisiologia de Müller (ou de Hering), no século XIX, postulava que a sensação seria determinada fundamentalmente pelo que há de específico em cada via sensorial: um mesmo estímulo (p.ex., uma batida) gera uma sensação luminosa (no olho), dolorosa (na pele) ou sonora (no ouvido), o que mostra que é a via sensorial que estrutura o estímulo. Esta idéia foi ampliada por von Uexküll que, estudando o comportamento de diferentes espécies animais, percebeu que uma explicação destes comportamentos dependia do conhecimento da natureza do “mundo sensorial” de cada espécie. Assim o ambiente de cada espécie não seria aquele que a Física ou a Química descrevem, mas um conjunto articulado de estímulos com valor e significado: para um carrapato pendurado no galho de uma árvore, o odor de um quadrúpede que passa abaixo tem um significado muito diferente do de todos os outros odores, tanto que resulta no desprendimento do carrapato (que cai sobre o quadrúpede). Os estímulos percebidos pelas diferentes espécies não são os mesmos, de modo que cada organismo vive dentro de seu próprio universo sensorial (Umwelt): o ambiente efetivamente não controla o organismo e sim é selecionado, estruturado e valorado por ele.

As raízes desta abordagem etológica nativista se encontram na permanente **resistência** dos fenômenos biológicos a se moldarem às concepções mecânicas e atomizadas da natureza. Três fenômenos característicos dos **seres vivos** desafiaram o poder compreensivo do

mecanicismo/atomicismo: a reprodução, o desenvolvimento e a autoconservação.<sup>16</sup> Tais características levaram inicialmente à postulação de energias vitais (vitalismo) e, posteriormente, com uma abordagem mais materialística, culminaram no surgimento das noções de “organismo,” “função” e “evolução,” dando origem a uma ciência biológica moderna.

A noção de organismo aparece já em Cuvier, segundo o qual todos os órgãos de um mesmo animal formam um sistema único em que todas as partes se sustentam, atuam e reagem umas às outras, não podendo haver modificações numa delas que não acarretem modificações análogas nas outras (Mayr, 1989). Assim, o organismo é uma estrutura hierarquizada e funcional, que não pode ser reduzida à soma de suas partes. Juntamente com a noção de estrutura (organismo hierarquizado) vem a de função adaptativa; os organismos tendem a atingir certas metas que os tornam mais aptos a viver em seu habitat;<sup>17</sup> para se explicar o fato de que tais metas são atingidas, criou-se em fisiologia o conceito de homeostase, de flutuações ao redor de uma média (adaptativa): são mecanismos de autorregulação, retro-alimentação positiva e negativa, até então característicos dos seres vivos (e atualmente, característicos também dos sistemas cibernéticos). O conceito de evolução, como é sabido, manifestou-se inicialmente através de duas versões, a de Lamarck (enfocando basicamente os aspectos plásticos da interação organismo/ambiente) e a de Darwin (ênfatisando a seleção dos mais aptos dentre uma variabilidade naturalmente dada). Posteriormente, a primeira versão foi descartada e a segunda foi reinterpretada, salientando-se a base genética da variabilidade natural (neodarwinismo).

Na abordagem da Etologia o finalismo é substituído pela teleonomia e de certa maneira materializado (quantificado), na medida que se expressa através de taxas de sobrevivência.<sup>18</sup> O mecanicismo é combatido pela sua incapacidade de apreender a intencionalidade do comportamento.<sup>19</sup> O atomismo, por sua vez, perde, segundo os etólogos, a capacidade de lidar com as unidades funcionais significativas para a adaptação, reduzindo-as a um aglomerado de elementos.<sup>20</sup>

Uma das preocupações fundamentais da nascente Etologia (Lorenz, 1993) dizia respeito à possibilidade de uso do comportamento para traçar filogenias, havendo um esforço teórico e empírico para uma equiparação entre os caracteres comportamentais e a morfologia e a fisiologia. Tal atitude era necessária para a fundação de um projeto vigoroso de pesquisas sobre a evolução do comportamento, e pressupunha uma causação endógena, uma forte base genética para o comportamento. Para tanto Lorenz recupera o conceito de instinto, caracterizando-o como uma cadeia de atos funcionais orientados para uma finalidade conservadora da espécie. Na busca desta ordenação endógena do comportamento surgiram, entre outros, os conceitos de padrão fixo de ação, mecanismo liberador inato, atividade deslocada ou atividade no vácuo e energia específica de ação, as principais proposições conceituais da Etologia Clássica, que foram posteriormente sintetizadas em um quadro teórico mais amplo, um sistema explicativo poderoso denominado modelo psico-hidráulico do comportamento.<sup>21</sup>

Tais propostas levaram a uma fértil controvérsia com um grupo de pesquisadores de propensão mais psicológica (p.ex. Lehrman, 1953), mais afeitos a explicações fundadas em uma causação externa.<sup>22</sup> Como fruto desta controvérsia, e também da influência de escolas interacionistas, houve modificações e ajustes em ambos os lados do debate (ver abaixo, “As faces persistentes da interação”).

Curiosamente, apesar da oposição, em ambos os grupos é a causalidade próxima que está em jogo: Tinbergen estuda atentamente a estrutura dos mecanismos liberadores inatos, a causa próxima endógena (filogeneticamente determinada) que dirige o comportamento; já um ambientalista extremado como Kuo (1932) estuda o ambiente estimulatório do pintinho dentro do ovo, considerando-o o determinante externo que produz o sistema comportamental responsável pelas respostas do filhote, ou seja, estuda o modo como as causas próximas exógenas determinam o comportamento. Dessa forma ambas as abordagens focalizam uma causalidade próxima (interna ou externa), o que permite uma articu-

lação entre elas. Talvez mais complexa seja uma integração entre aqueles que estudam esta causalidade próxima e os que privilegiam a função e a adaptação do comportamento.<sup>23</sup>

#### *Sistemas Funcionais e Comportamento*

A Etologia também se dedicou ao estudo da função e do valor adaptativo dos comportamentos, mas este enfoque foi mais prolífico junto a uma nova ciência, derivada da sociobiologia e denominada Ecologia Comportamental.

Um dos compromissos básicos da Ecologia Comportamental (EC) é a sua filiação a uma leitura genetizante do neodarwinismo.<sup>24</sup> Um segundo compromisso igualmente básico desta disciplina é com o conceito de adaptação: não há um só artigo nesta linha de pesquisa que não inclua a palavra *fitness* ou aptidão (darwiniana, inclusiva, abrangente). O valor dos comportamentos para a sobrevivência é uma das caixas de toque da Ecologia Comportamental. Poderíamos dizer que a linha mestra desta disciplina seria: "genoma > comportamento > valor adaptativo." As ligações genoma > comportamento não são ao menos tematizadas:<sup>25</sup> são sempre subentendidas, não fazendo efetivamente parte do campo de investigação sociobiológico. O que é efetivamente característico do fazer científico desta linha de pesquisa é a conexão comportamento > valor adaptativo. Sua prática consiste geralmente em medir unidades comportamentais e correlacionar variações nestas unidades a variações na aptidão darwiniana (tomada como o número de descendentes) ou então a alguns *proxies*<sup>26</sup> desta. São propostos experimentos (geralmente naturalísticos) nos quais intervenções simples mostram as conseqüências adaptativas do comportamento. O imaginário por trás da investigação é o de uma constante competição por recursos (fêmeas, alimentos, habitats) considerados escassos e de difícil obtenção.

Vemos então que a EC tem nitidamente uma tradição funcionalista (estuda a função, o valor adaptativo) associada a um atomicismo/mecanicismo subentendido (modelo nativista de desenvolvimento). Pelo lado funcionalista ela vai propor a construção de modelos otimizados,

recebendo aí, entre outras, as críticas de Gould com seu paradigma panglossiano e as críticas relativas à teleologia em Biologia. Pelos pressupostos atomicistas ela vai receber críticas mais fundamentais, relativas à própria ontologia da disciplina e, conseqüentemente, à sua validade enquanto área do saber.

*Gould e o paradigma panglossiano.* Um dos objetivos básicos da EC é a detecção de adaptações e a identificação das pressões seletivas que moldaram a evolução dos comportamentos adaptativos. A seleção é tomada como um processo otimizador de caracteres. Uma das críticas que a EC recebe é a de que o pressuposto de que "os organismos estão constantemente exibindo a melhor saída possível" não é verdadeiro: a seleção não teria à sua disposição todas as alternativas fenotípicas entre as quais escolher a melhor opção. A EC responde a isto corretamente, dizendo que realmente um comportamento é considerado ótimo ou otimizado na medida em que é a melhor das alternativas *que efetivamente surgiu* na história filogenética do grupo, e não a melhor alternativa possível. Para a EC, Gould e Lewontin (1979), com sua crítica ao mundo panglossiano (onde tudo é ótimo, o melhor concebível ou imaginável), erraram ao tocar neste ponto, pois a suposição de otimização que faz a EC inclui uma relativização do conceito de ótimo (não o melhor panglossianamente concebível ou imaginável, mas o melhor *entre as alternativas reais*). A questão é que muitos pesquisadores continuam a utilizar-se de argumentações panglossianas. Como um exemplo (nada isolado) Dawkins (1989, pp. 13-18 e pp. 25-28) afirma que um comportamento é otimizado (ou foi selecionado otimamente) quando ele se aproxima daquilo que um engenheiro poderia projetar. Há aí *apenas* dois problemas: (1) supor que o ótimo é o melhor projetável, concebível e (2) supor que o melhor que o homem pode projetar é o melhor projetável.

*Utilidade atual versus origem evolutiva.* De qualquer maneira, sendo o comportamento o melhor projetável ou a melhor alternativa entre projetos reais (que existiram no passado filogenético), existe embutida a noção de que os

comportamentos são selecionados para uma determinada função, para a qual eles estão, dessa forma, adaptados. Uma importante crítica é a de que nem todas as características são adaptativas, podendo haver caracteres neutros ou até mesmo deletérios presentes no repertório comportamental dos organismos. Gould e Vrba (1982) formulam o termo *exaptação* para se referir a características que (1) surgiram como adaptações a uma determinada função e posteriormente foram cooptadas para outros usos ou (2) surgiram absolutamente neutras e foram depois cooptadas para uma função específica. Ele argumenta que tais características são extremamente frequentes e compõem uma parte importante do processo evolutivo. O primeiro tipo de exaptação quebra a conexão origem evolutiva/uso presente de um caractere (a EC trabalha com o uso presente). O segundo tipo de exaptação elimina da origem evolutiva de um caractere a seleção e a adaptação. Quando um caractere é uma adaptação há uma seleção dos melhores variantes para uma determinada função (que permanece até hoje) de modo que faz sentido buscar as pressões seletivas que o moldaram ou avaliar o quanto ele é otimizador para tal função; já quando se trata de uma exaptação não cabe questionar-se sobre o quanto a característica está otimizada, dado que a função que modelou a característica não existe mais ou nunca existiu.

É certo que poderíamos considerar a adaptação uma hipótese a ser testada, de modo que considerar adaptativos os comportamentos não seria uma pré-concepção, mas sim uma ferramenta heurística. A questão é que poderíamos igualmente tomar como hipótese inicial a exaptação, o que seria igualmente heurístico e conduziria à formulação de diferentes experimentos, à busca de diferentes evidências. O fato de isto não ocorrer é um indicativo de que é muito mais *habitual* pensar-se no comportamento como adaptativo que o contrário.

*Correlação e Causa.* Uma das práticas da EC é a mensuração de aspectos do comportamento (manipulados experimentalmente ou não) seguida da mensuração das conseqüências adaptativas das pequenas variações comportamentais (ou manipulação experimen-

tal) em termos de número de descendentes. Tal prática incorre num erro clássico: mede a correlação entre duas variáveis (comportamento e aptidão darwiniana) e infere da correlação uma causação. O problema é que correlação não implica em causa. Formalmente, o teste da existência de causação só pode ser feito a partir de matrizes de correlação quando o sistema é previamente especificado de maneira parcial ou total.

Uma outra prática da EC é a correlação de aspectos do comportamento não com a aptidão darwiniana, mas com alguns *proxi* dela. Verifica-se, por exemplo, que o comportamento X leva a um aumento na quantidade de alimento, energia, parceiros sexuais, etc, denominados *proxi*. Neste tipo de experimento subentende-se que as correlações entre o comportamento X e o *proxi* e entre o *proxi* e a aptidão darwiniana são ambas indicadoras da existência de uma relação causal. A pressuposição mais problemática é a da causalidade entre *proxi* e aptidão darwiniana: o animal pode estar otimizando no curto prazo (por exemplo, conseguindo bastante alimento) mas não no longo prazo (por exemplo, perdendo locais para construção de refúgio). Assim o otimizador de curto prazo pode facilmente ser eliminado no longo prazo, visto que a seleção não atua apenas sobre um aspecto da vida do animal, mas sobre o seu funcionamento como um todo.

*Atomização.* A Ecologia Comportamental procura criar modelos que levem em conta um grande número de variáveis ambientais e de estratégias comportamentais alternativas para se atingir uma determinada função (alimentação, reprodução, defesa de território, etc). Um dos grandes problemas para ela, no entanto, é que o organismo se comporta como um todo, respondendo às pressões provenientes de todas as suas áreas de atuação. Frequentemente os modelos em EC são refutados após se verificar que o animal não reagia otimamente como previsto pelo modelo em função de ter que simultaneamente atender a outras necessidades concomitantes. O procedimento quando destas refutações é o de procurar reformular o modelo, incluindo nele as novas necessidades descobertas como impor-



tantes na determinação do comportamento do animal. Isto frequentemente leva a uma sucessão de modelos errôneos; muito tempo e esforço talvez fossem poupados se nos interessássemos em montar experimentos que buscassem destrinchar a estrutura causal do sistema em questão, a cascata de eventos que ligam o comportamento à aptidão. Neste tipo de abordagem, o que estaria em evidência seria a estrutura do sistema e sua construção ao longo da história, o que poria em relevo as limitações e possibilidades *reais* do sistema.

Ahouse (1998) argumenta que, para que o modelo ultra-darwinista (adotado por boa parte dos ecólogos comportamentais) possa ser encarado como correto, precisamos admitir que a seleção é a responsável única pelo direcionamento da evolução. Tal raciocínio corre da seguinte maneira: as variações herdáveis disponíveis são abundantes, pequenas e aleatórias; uma miríade de pequenas variações herdáveis não direcionadas não pode originar sozinho adaptações cumulativas; à seleção cabe o papel criativo de moldar as futuras gerações. No entanto, argumenta Ahouse (1998, defendendo as idéias de Gould), a dinâmica das variações possíveis disponíveis para uma determinada população são parte da explanação: entre os processos que determinam esta dinâmica se encontram, entre outros, os *constraints* ontogenéticos e biofísicos, as contingências históricas e a cooptação de funções.

Uma outra questão importante é a pres-suposição de uma determinação linear gene>comportamento. Quando se pressupõe a determinação unidirecional gene>comportamento,<sup>27</sup> admite-se que o estudo do comportamento é necessário apenas por uma falta temporária de conhecimento acerca da genética. A questão fundamental que aí se coloca é a da existência de algo no comportamento que o defina, que lhe seja próprio e exclusivo; na ausência disto, ele passa a ter uma existência meramente operacional, calcada no mundo das palavras, passa a não ser ontologicamente distinto de suas unidades explicativas: os genes. Se fosse este o caso, as ciências humanas já teriam desaparecido e sido substituídas pela sociobiologia, conforme profetizou Wilson (1975). Se fosse este o caso, a própria

EC não teria razão de existir, sendo ela própria gradualmente substituída por uma genética do comportamento.

## Os interacionismos

Atualmente não encontramos nunca as respostas ambientalistas e nativistas em seu estado puro, pois neste estado elas destruiriam o que há de característico do ser vivo, que é a noção de organismo. Ambos os monismos, nativista e ambientalista, destituem o organismo de validade ontológica na medida que o explicam inteiramente a partir de conceitos internos (genes) ou externos (estímulos).

Baldwin e Lloyd Morgan, no final do século XIX, procuraram desenvolver uma visão interacionista do desenvolvimento. Segundo Morgan, além das estruturas e formas de reagir estereotipadas, um organismo herda uma certa plasticidade inata (capacidade de aprender com a experiência); em situações estáveis, o mais vantajoso é a estereotipia das formas, e, em situações variáveis, o mais vantajoso é a plasticidade, que permite modificações comportamentais originadas da experiência individual; estas modificações não seriam transmitidas hereditariamente, como pensavam os lamarckistas, mas poderiam de alguma maneira afetar o rumo da evolução: quando as condições ambientais se alteram, sobrevivem apenas os organismos cuja plasticidade é adequada a esta mudança (ou seja, num primeiro momento, a plasticidade onto-genética é favorecida); a partir daí a estereotipia que mimetize o fenótipo plástico adaptado ao novo ambiente seria selecionada (em um segundo momento, a estereotipia seria favorecida). Esta posição, que introduz a necessidade de se levar em conta a interação com o ambiente, é extremamente moderna para sua época, sendo totalmente compatível com o atual neodarwinismo na medida que plasticidade e estereotipia são selecionadas dentro de uma variabilidade disponível na população.

Waddington, um embriologista e geneticista contemporâneo de Piaget, foi um pouco além nas formulações interacionistas. Se-

gundo ele, é freqüente observarmos que variações tanto no ambiente quanto na composição genética de um organismo *não* promovem alterações no fenótipo resultante. Para explicar este fenômeno ele propõe o conceito de *canalização*.<sup>28</sup> Segundo este conceito, as possibilidades genóticas de uma espécie, quando em interação com os possíveis ambientes desta espécie, formariam uma estrutura multidimensional que, para fins de compreensão, poderia ser imaginada como um relevo, uma paisagem. Cada indivíduo desta espécie, dotado de um genoma e exposto a um ambiente particular, inicia sua ontogênese em um determinado ponto deste relevo. Poderíamos imaginar este indivíduo como uma pequena esfera solta na paisagem a partir das coordenadas X e Y (seu particular genoma e ambiente). Dadas estas condições iniciais, a bola percorreria todos os vales do relevo, descendo sempre e traçando um caminho: sua ontogênese. Dependendo da topografia, indivíduos soltos em diferentes pontos do relevo poderiam apresentar trajetórias ontogenéticas semelhantes ou distintas.<sup>29</sup> O conjunto dos caminhos possíveis seriam as múltiplas possibilidades de trajetórias ontogenéticas (*developmental pathways*) da espécie. Esta proposição já amarra mais fortemente as influências ambientais e genéticas, costurando-as em uma mesma paisagem fenotípica e forçando a seleção a atuar não apenas sobre os genes, mas sim sobre todo o organismo.

Piaget, biólogo, psicólogo do desenvolvimento e epistemólogo, também segue uma trilha semelhante, só que agora na área da cognição. Para ele todo conhecimento envolve um processo duplo de assimilação/acomodação, no qual os dados exteriores são assimilados às estruturas internas vigentes (que fazem em um certo sentido uma "leitura" estruturada de tais dados) e tais estruturas se acomodam ou se ajustam às novidades e dificuldades colocadas pelo meio. Dessa forma, nenhuma cognição é cópia dos dados exteriores; ao contrário, ela é mais rica que eles, posto que se integra a informações endógenas e a esquemas internos de ação, modificando-os de forma a ajustá-los às novidades do meio (Piaget, 1973, pp. 12-18).

Piaget faz uma crítica ao esquema estímulo>resposta ao tornar relativos os elementos de tal esquema: o estímulo sofre metamorfoses ao ser assimilado, e a resposta carrega em si traços deste estímulo, da integração deste sinal aos mecanismos internos (pp. 17-19); a percepção é *uma* leitura do objeto, que é assimilada a um esquema de ação de forma a alterá-lo: estímulo e resposta se modificam na interação. Desta forma, o ser vivo deixa de ser passivo, de ser um conjunto de mecanismos que apenas respondem aos estímulos do ambiente; o organismo modifica o estímulo, impondo-lhe certa estrutura própria. Por outro lado ele faz também uma crítica (mais amena) à Etologia Clássica, à causalidade centrada nos mecanismos inatos (que seriam, segundo o próprio Lorenz, a materialização das proposições apriorísticas de Kant),<sup>30</sup> na medida que os esquemas "fixos" de ação seriam constantemente alterados pela experiência, modificados no processo de acomodação, de ajuste às condições dadas.

Piaget nos traz a imagem de um organismo ativo, cujo desenvolvimento não é uma mera resposta aos estímulos, mas uma elaboração progressiva a partir dos problemas colocados pelo ambiente. Há duas estruturas (a organísmica e a ambiental) que se entrechocam, se atritam, e é como resultado deste confronto que a estrutura organísmica se modifica e atualiza, ao mesmo tempo em que modifica o próprio ambiente. Uma imagem muito interessante para se entender este interacionismo é apresentada por Oyama (1986). O processo de produção de lentes esféricas junta duas peças rígidas, uma levemente côncava e a outra convexa, que se movimentam de uma maneira bastante imprevisível, para todos os lados; um pedaço do material que compõe a lente atrita-se em meio a estes movimentos caóticos e o resultado invariável é uma lente perfeita. A forma final da lente não está prevista em nenhuma das duas peças que se movimentam (analogicamente, genoma e ambiente) e nem seria previsível a partir dos movimentos caóticos delas. Este exemplo mostra um processo estocástico inerentemente preciso, que serve perfeitamente como uma analogia para os conceitos interacionistas de desenvolvimento.

*As faces persistentes da interação*

Apesar do relativo consenso atual acerca de um referencial teórico interacionista, que resolve os problemas dos monismos genético (inatismo apriorístico) e ambiental ao introduzir na produção das estruturas biológicas (ou do conhecimento) uma relação causal dialética entre os mecanismos internos e a estimulação externa, tanto a Etologia quanto a análise experimental do comportamento (Behaviorismo) persistem enquanto projetos válidos e atuantes de pesquisa científica; e persistem apesar das críticas mútuas que tais epistemologias claramente opostas se lançaram ao longo de sua história em comum. A sobrevivência e vitalidade de tais projetos é fruto de um amadurecimento conceitual promovido inclusive por tais entrecosques conceituais.

No que se refere à Etologia Clássica, as críticas acerca do foco excessivo na determinação endógena do comportamento foram assimiladas através da incorporação dos mecanismos de aprendizagem no quadro teórico da disciplina,<sup>31</sup> permitindo assim a intromissão de variáveis ambientais na determinação do comportamento. Quanto ao behaviorismo, a visão de um Skinner mais maduro (p.ex., 1981) já apresenta algumas nuances que apontam na direção de uma integração etologia/behaviorismo; ele já se permite falar, por exemplo, em “susceptibilidades espécie-específicas” a determinados estímulos, de modo a valorizar a organização endógena da percepção. Dessa forma, ajustes em ambas as partes levaram a uma certa aproximação entre a Etologia e o Behaviorismo, resultando em uma aproximação mútua ao referencial teórico interacionista.

Apesar destas transformações, estes “novos interacionistas” preservam fortes traços de seus projetos iniciais de pesquisa. A incorporação da aprendizagem elaborada pelos etólogos não deixa de privilegiar o endógeno, na medida em que se introduz o conceito de aprendizagem programada ou de auto-aprendizagem (numa tentativa de dar conta do fato de que os animais de uma mesma espécie, apesar de estarem expostos a contextos muito variados, aprendem de

um modo geral as mesmas coisas, nos mesmos momentos de suas vidas). Apesar das concessões à estruturação endógena, o Behaviorismo persiste em sua ênfase na estrutura externa (estímulos e conseqüências a eles associadas) como fonte da organização interna, de modo que o agente causal está, não nesta organização, mas sim nas contingências de reforçamento. Tais considerações mostram que, apesar das alterações buscando aproximar tais epistemologias opostas, direcionando-as no sentido de uma síntese interacionista, os interacionismos assim obtidos apresentam matizes diferenciados, os quais permitem uma sobrevivência da dicotomia clássica instinto-aprendizagem.

Por outro lado, o interacionismo piagetiano, apesar de apresentar uma solução original para esta dicotomia, parece mais afeito à integração entre a estimulação externa e a interna conforme se manifestam no desenvolvimento do comportamento ao longo de *uma* vida; é mais propriamente no espaço das causalidades próximas, dos determinantes imediatos, que tal solução se situa. Suas tentativas de ligar tais causalidades próximas às causalidades últimas (Ecologia - funções adaptativas - e Evolução - histórico destas adaptações) estão fortemente apoiadas nas analogias (que ele chama de isomorfismos parciais) entre seus trabalhos e os de Waddington, que também é um estudioso do desenvolvimento; mas, em ambas as linhas de pesquisa, é precisamente quando se tenta romper a barreira de uma geração, quando se tenta ultrapassar o tempo das influências no desenvolvimento de *um* indivíduo, passando-se então para o campo da evolução, é justamente neste momento que suas inferências se tornam mais fracas, menos corroboradas e menos exploradas em pesquisas posteriores. A noção de assimilação genética (ponte entre ontogênese e filogênese: a herança genética de caracteres adquiridos), proposta por Waddington e tão cara a Piaget, pode facilmente conformar-se a uma explanação neodarwiniana tradicional (e portanto, próxima à Etologia Clássica, às concepções de determinação endógena), aliás, conforme aponta o próprio Piaget (1973, pp. 127-128).

## Interação e sujeito epistêmico

Os vários matizes que o interacionismo apresenta, em função dos projetos de pesquisa aos quais se filia, produzem diferentes concepções de sujeito (e, conseqüentemente, de objeto). Sujeito e objeto são noções muito amplas e com um histórico bastante longo; mantêm entre si estreita relação de dependência: sujeito é aquele que fala, e objeto é o predicado, é aquilo de que se fala; ao falar de si, o sujeito se transforma em seu próprio objeto, um objeto de pesquisa eminentemente filosófico. Com o advento da ciência moderna, a Filosofia passa a partilhar este objeto de pesquisa com outras ciências, tais como a Psicologia, a Sociologia e a Antropologia, as quais nascem desde sempre no bojo de uma crise de objetividade, que basicamente se resume à inerente dificuldade de se falar de si próprio de maneira isenta e imparcial. Esta crise é mais acentuada na Psicologia, possivelmente pelo fato de ela se ater mais diretamente ao “si-próprio,” de ela realizar tentativas de circunscrever e delimitar este difícil objeto de estudo: o sujeito psicológico.

No entanto, o que parecia uma crise restrita às ciências humanas em geral, ou à Psicologia em particular, se converteu em uma crise mais geral na medida em que esta investigação sobre os meandros da subjetividade humana colocou em evidência a existência de limites da razão, de alguns *a priori* que delimitam as condições de possibilidade do conhecimento. A subjetividade estaria inevitavelmente imiscuída em qualquer pretensão a um conhecimento objetivo. É neste momento que o estudo do sujeito eminentemente psicológico ou individual, vale dizer, de cada “eu” tendo consciência de sua unidade (apesar da diversidade de pensamentos ou percepções), leva à noção de sujeito epistêmico, qual seja, da existência de um conjunto de propriedades da razão, universais e idênticas em todo indivíduo.<sup>32</sup> Pois é justamente com os limites de tais propriedades universais, ou com os modos universais de construção desta razão, que as psicologias vão lidar.<sup>33</sup> É aqui que ganham relevância epistemológica o jogo entre os determinantes internos e externos do comportamento: o que está

em jogo no conflito entre as diversas concepções, entre os diversos matizes que o interacionismo possa assumir, são as condições de possibilidade do conhecimento. Uma outra forma de se ver a conexão entre o tipo de determinação do comportamento (interna ou externa) e a objetividade na pesquisa científica é através da questão: as teorias científicas são fruto da observação sistemática e metodológica (vindo portanto da “ordem natural” dos dados empíricos, exteriores) ou justamente direcionam e ordenam tais observações (sendo de certa forma concepções “apriorísticas”, no sentido de conceitos prévios do pesquisador)?

A tradição skinneriana privilegia, na interação sujeito-objeto, os aspectos do ambiente. Neste sentido, aproxima-se do empiricismo, e constitui uma imagem de homem desprovido de estrutura relevante, moldável conforme as contingências, as quais poderiam ser controladas para o melhor funcionamento das sociedades (como chegou a propor Skinner em seu romance *Walden II*). A existência de características espécie-específicas ou de diferenças individuais de origem endógena é minorada, sendo de um modo geral considerada como superável pela história de contingências à qual as espécies (ou os indivíduos) são submetidas.

A tradição iniciada por Lorenz postula uma interação que não implica necessariamente em uma abertura para o mundo. O contato com este ambiente externo é controlado pelo organismo. Ele só pode ocorrer em momentos específicos do desenvolvimento, em janelas ontogenéticas de aprendizagem,<sup>34</sup> momentos especiais nos quais os organismos se abrem à estimulação externa, antes de retornarem aos seus mecanismos endógenos. Além de a aprendizagem estar submetida a uma temporização controlada, o conteúdo desta aprendizagem também está sob controle orgânico na medida em que se postula uma auto-aprendizagem, algo como um tutor endógeno que garante uma aprendizagem típica da espécie. Esta tradição de um fechamento do orgânico sobre si mesmo, de uma autonomia o mais completa possível do ser vivo em relação ao ambiente, encontra paralelos modernos no conceito de autopoiese conforme formulado por

Maturana e Varela.<sup>35</sup> Nesta visão, o orgânico é isomórfico ao mundo exterior devido à sua história evolutiva conjunta com este mesmo mundo. O orgânico não incorpora as regularidades relevantes do mundo externo ao longo de seu desenvolvimento, ele as mimetiza de maneira endógena. As interações relevantes se dão no plano evolutivo, na história filogenética comum entre organismo e ambiente.

Já as proposições de Waddington<sup>36</sup> e Piaget admitem uma participação mais determinante do meio externo na construção do fenótipo. O organismo é tomado como um sistema mais aberto, mais susceptível a perturbações exteriores que modifiquem seu comportamento. O conceito de paisagem ontogenética proposto por Waddington admite mesmo a existência de uma mutação *fenotípica*, ou seja, fruto de variantes ambientais (e não genéticas). A herança de influências ambientais tem sido documentada em vários organismos e níveis de organização (Jablonka & Lamb, 1995; Landman, 1991; Rossiter, 1996), o que dá suporte empírico à idéia de mutação fenotípica (por oposição a mutação genética). Tais posições, por formarem uma imagem de ser vivo como sistemas abertos e dinâmicos, guardam afinidades com as idéias de auto-organização, que acrescentam que tais sistemas devem se encontrar longe do equilíbrio termodinâmico (Prigogine & Stengers, 1979). Prigogine mostra que quando estes modelos de sistemas dinâmicos longe do equilíbrio levam a pontos de bifurcação, introduz-se no sistema um elemento histórico (Prigogine, 1996). Desta forma, considerar os sistemas vivos como auto-organizadores permite a inclusão de sua história (ontogenética) como um fator explicativo, e de pequenas perturbações neste histórico como elementos que decidem seu estado atual. Nesta abordagem ao papel da interação na construção do fenótipo, as interações organismo-ambiente que se dão ao longo do desenvolvimento ganham maior relevância, e a noção de homem é a de um organismo que, a partir de uma estrutura biológica mínima, elabora novas estruturas através de um processo continuado de equilibrações e re-equilibrações. O organismo tem um papel ativo na escolha dos ambientes que vão ser por ele

assimilados e que, portanto, vão contribuir para a construção de sua estrutura.

Este estado atual das reflexões sobre o comportamento, com abordagens interacionistas que focalizam ora a história filogenética, ora a ontogenética, de certa forma reflete ainda a dupla filiação do estudo do comportamento animal. Nascido entre a Biologia e a Psicologia, entre uma prática que privilegia o típico da espécie, o universal, e outra que privilegia o indivíduo, o subjetivo, o estudo do comportamento animal guarda este vício de origem,<sup>37</sup> esta cisão radical entre o olhar que se olha de fora (as forças seletivas que moldam de fora o processo) e o que se observa de dentro (os processos morfogenéticos do desenvolvimento). A prática da pesquisa em Etologia, longe de resolver este dilema, reflete esta crise epistemológica, incorporando ambos os aspectos na pesquisa científica: em um primeiro momento o olhar é ingênuo, *ad libitum*, buscando a lógica interna, inerente ao comportamento; neste momento a subjetividade está presente na observação (embora renegada, pela suposição de "ingenuidade" no olhar). Em uma segunda fase há a imposição de estrutura ao observável: o olhar se torna exterior, metodológico, objetivo, aliando-se a ferramentas conceituais impessoais, visto serem fruto não de um indivíduo, mas de um processo histórico do qual participa uma coletividade de pesquisadores.

Agora o cientista não pode ser empirista, no sentido de ser objetivo e externo aos dados que "coleta." Tampouco pode ser o matemático que formaliza rigorosamente regras a partir de princípios lógicos imateriais por natureza, alheio aos dados empíricos. Não há mais espaço para a ingenuidade empirista ou para o solipsismo de um mundo lógico fechado.

Apesar das idas e vindas conceituais e da gama de proposições interacionistas que apresenta o estudo do comportamento, acredito que esta área do saber, nascida e embebida na dualidade dos determinismos, está em uma posição privilegiada para propor soluções para a dicotomia internalismo-externalismo. Muito já se caminhou neste sentido, sendo a posição interacionista piagetiana a que mais se aproxi-

mou de uma solução localizada.<sup>38</sup> A unificação entre tal síntese do desenvolvimento e a síntese neodarwinista ainda está por ser proposta; se ela for de fato possível, acredito que o estudo do comportamento animal deve contribuir muito para sua efetivação, visto ser aí que se manifestam mais clara e fortemente ambas as influências. Cabe aos estudiosos do Comportamento Animal buscar respostas para o que é não apenas uma crise de identidade do ser humano, mas uma crise acerca do processo de constituição do ser e do pensar.

## Notas

<sup>1</sup> Até onde sei, são poucos os textos que lidam diretamente com a história da Etologia. Informações sobre as escolas precursoras podem ser encontradas em Heidbreder (1981). Textos originais de alguns autores podem ser encontrados em Herrnstein e Boring (1971). Cunha (1983) examina os principais conceitos etológicos, introduzindo um histórico da Etologia. Ades (1989) analisa a trajetória de Lorenz, uma das mais eminentes figuras da Etologia. O próprio Lorenz (1993) tem em seu livro *Os Fundamentos da Etologia* um capítulo introdutório com informações históricas. Reflexologia e Behaviorismo, importantes contrapontos à visão etológica, são estudados por Pessotti (1976, que faz uma conexão entre a escola reflexológica russa e o behaviorismo) e Japyassú (1995, que mostra o surgimento do behaviorismo a partir das chamadas psicologias científicas, avaliando sua base epistemológica).

<sup>2</sup> Este primeiro tópico do trabalho pode ser lido como uma resenha comentada do livro *A invenção do psicológico: quatro séculos de subjetivação* (Figueiredo, 1994).

<sup>3</sup> Isto é importante não apenas para o surgimento de uma Psicologia do Homem, como também para que este mesmo homem possa procurar em outras espécies causas individualizadas do comportamento. Desta forma, isto é também um pré-requisito não só para uma análise individualizada (por oposição a típica-da-espécie) do comportamento animal, mas também para a proposição de estruturas cognitivas internas governando o comportamento visível. A imagem de homem interfere na imagem de "animal" que fazemos; a busca e o reconhecimento de estruturas internas no homem se segue pelo mesmo movimento em relação aos outros animais. Neste sentido, deve haver um paralelo entre o histórico das concepções de homem e o das concepções acerca dos outros animais.

<sup>4</sup> O nascente liberalismo, segundo o qual, para que não se conjugue liberdade/igualdade com caos - ruptura completa do tecido social - seria necessário que todos fossem

solidários e fraternos, o que faz com que ele só seja viável enquanto utopia.

<sup>5</sup> Aqui também, a crise no autoconhecimento abre espaço para a problematização - sempre num grau inferior (como "convém" aos seres inferiores) - do espaço interior dos animais não humanos.

<sup>6</sup> A crise da subjetividade é uma condição para o surgimento da objetividade em qualquer área da ciência, sendo um pré-requisito para o desenvolvimento da ciência moderna. Os caminhos que percorreu esta objetividade (lógica e intersubjetiva) ao longo dos cerca de 400 anos de sua existência são brevemente analisados em Keller (1996).

<sup>7</sup> Wundt inaugura uma indagação epistemológica fundamental acerca da possibilidade do conhecimento. Postula a existência de alguns *a priori* neurais que se interpõem entre as sensações simples (cor, forma) e a formulação do objeto (nomeado e individualizado socialmente); tais mecanismos de interpretação estariam indissociavelmente ligados à percepção, dando-lhe forma e sentido. Para ele, enquanto todas as outras ciências trabalhariam com os objetos conforme *percebidos* por nós, a Psicologia lidaria com a relação entre o objeto *em si* e os mecanismos internos de decodificação do mesmo. Apenas através do conhecimento destes mecanismos internos é que seria possível um conhecimento deste objeto *em si*, ao invés de um conhecimento acerca da *representação* que fazemos do objeto.

<sup>8</sup> Medida a velocidade de resposta de seus sujeitos aos problemas propostos, os quais inicialmente eram compostos por situações simples (discriminação de cores, formas) que se tornavam progressivamente mais complexas (escolha, julgamento). Subtraindo-se o tempo gasto nas mais simples daquele gasto nas mais complexas, pretendia-se medir a duração de cada uma das operações mentais.

<sup>9</sup> Migrou para os EUA, sendo um dos fundadores desta nova ciência na América do Norte.

<sup>10</sup> Pela simplificação do contexto experimental, pela decomposição deste contexto e do organismo em elementos e pelo papel dado às conexões entre tais elementos, tal concepção ensaia uma aproximação com idéias mais mecanísticas.

<sup>11</sup> O pensamento funcional (a preocupação com a função adaptativa dos comportamentos) é tributário direto da tradição darwinista, e traz embutida a idéia de uma intencionalidade do ato, de um ser vivo que busca suas metas adaptativas, selecionadas naturalmente em sua história filogenética. Esta teleologia (forma de pensamento segundo a qual a causa de um evento biológico é posterior a ele, é a realização de uma determinada função no futuro), muito comum no pensamento biológico, foi substituída mais recentemente pelo que se chamou de teleonomia, ou seja, a seqüência de estados pelos quais passa um organismo (ou máquina organizada) enquanto realiza um programa (Atlan, 1979, p. 22).

<sup>12</sup> Para eles, podemos atribuir consciência a um cão porque isto é *útil*, no sentido de aumentar nosso poder de previsão e controle sobre o comportamento do animal;

inversamente, atribuir consciência a uma pedra não aumenta em nada nossa capacidade preditiva acerca de seu comportamento.

<sup>13</sup> Para os behavioristas deste período, até mesmo constructos teóricos que impliquem numa vida mental são deletérios para a ciência, visto não serem quantificáveis ou refutáveis. Para eles as ciências do comportamento devem lidar única e exclusivamente com a associação entre estímulo externo e resposta observável. Devem ser propostas leis que generalizem as associações estímulo-resposta, leis estas que prescindem de conceitos acerca do funcionamento interno (fisiológico ou mental) do organismo.

<sup>14</sup> O pensamento de Schneirla, embora marcado pelo ambientalismo, é mais complexo que este, situando-se mais claramente como um interacionismo. O importante aqui é marcar a idéia de que, dentro da cultura norte-americana (e talvez anglo-saxônica), todos os pesquisadores tenderam a explicações ambientalistas, e que mesmo um etólogo (tradicionalmente instintivista) se aproxima do ambientalismo quando inserido no contexto cultural norte-americano.

<sup>15</sup> O importante não é o indivíduo e sua vida interior, mas aquilo que o transcende e é comum a todos os indivíduos, à espécie ou até mesmo aos seres vivos: as leis da aprendizagem. Curiosamente, a Biologia chega a uma concepção similar por caminhos totalmente diferentes; com a descoberta do código genético e dos mecanismos de expressão fenotípica, há um desinteresse pela origem dos caracteres, tida como fruto de uma contingência histórica em si desprovida de interesse científico, como um evento de baixíssima probabilidade (uma mutação) que ocorreu em um determinado momento na evolução da espécie (Atlan, 1979, p. 18).

<sup>16</sup> Nenhum ser inanimado se reproduz e nenhuma máquina constrói outra máquina que se lhe assemelhe ou que se conserta a si mesma, mantendo-se em funcionamento apesar dos desafios do meio ambiente.

<sup>17</sup> A noção de função neste período é acompanhada de uma certa teleologia, ou seja, um certo finalismo, uma concepção de que os organismos têm um objetivo a ser alcançado; a plasticidade que os organismos apresentam ao longo de seu desenvolvimento ou nas atividades de solução de problemas é sempre uma plasticidade que visa atingir um objetivo, um desvio de rota necessário para que não se perca a meta principal.

<sup>18</sup> Isto é uma decorrência natural das correntes próximas à teoria da evolução. Atualmente a Ecologia Comportamental é o ramo da Biologia que mais investe neste programa de pesquisas, qual seja, o das consequências do comportamento para a aptidão darwiniana e, portanto, para a evolução.

<sup>19</sup> Não há um pleno acordo quanto à eliminação do atomismo/mecanicismo na abordagem etológica. Crist (1998), numa deliciosa análise linguística dos textos clássicos da etologia, sugere que na descrição etológica o animal não é o sujeito de sua ação e que apenas responde passivamente à estimulação presente. As construções gramaticais destes textos, afirma Crist, insistentemente co-

locam como sujeito da ação os estímulos (p.ex.: “a cor vermelha do macho elicia a resposta agressiva no oponente”); além disso, utiliza-se repetidamente de construções gramaticais com a voz passiva, que associam o animal a um mecanismo passivo de respostas (p.ex.: “a resposta do besouro é eliciada por estímulos químicos e tácteis”). Crist mostra que, enquanto nas descrições dos proto-etologistas (naturalistas) o animal é dotado de razão, sentimentos, agindo como um ser vivo íntegro na busca de soluções para seus problemas cotidianos reais, os etólogos descrevem este mesmo ser vivo como um conglomerado de mecanismos liberadores inatos que respondem, não a situações significativas, mas a estímulos-signo, a partes do ambiente desprovidas de significação (o que permite inclusive respostas aos famosos estímulos supernormais, que acentuariam o detalhe do ambiente ao qual o mecanismo liberador inato é responsivo); desta forma, a etologia clássica operaria a transmutação do ser vivo de ativo a mecanístico (no entanto, ver nota seguinte).

<sup>20</sup> O sucesso do animal é assegurado não pela existência de elementos, mas por sua perfeita coordenação e hierarquização: os elementos de um conjunto (estruturado) só podem ser compreendidos simultaneamente ou não se compreendem de maneira nenhuma. Dessa maneira, a partição da unidade organísmica em sub-unidades não é necessariamente atomizante, na medida que busca compreender a integração funcional destas partes. Da mesma forma, embora o linguajar etológico possa ser mecanístico, isto não implica necessariamente numa visão mecanística do comportamento (que, no entanto, é sem dúvida presente em boa parte dos etólogos – como, de resto, em boa parte dos cientistas da natureza): este linguajar pode ser entendido de duas maneiras: (1) como uma concessão de uma ciência nascente a uma cosmovisão mecanística então imperante e (2) como uma reação a um holismo anterior paralisante e anti-heurístico. Não há, como supõe Crist (1998), uma adesão da Etologia ao paradigma behaviorista mecanicista do estímulo-resposta; uma das principais contribuições de Lorenz e Tinbergen é mostrar que o estímulo externo está internamente representado, via estruturação do mecanismo liberador inato: o organismo não responde passivamente ao meio, mas sim representa-o de maneira endógena: todo o esforço da etologia clássica é o de tornar o organismo autônomo em relação ao seu meio, enfatizando a auto-regulação, a estereotipia, o típico da espécie. Na verdade, a Etologia se debate constantemente entre uma visão subjetivizante e empática para com o animal, que busca suas próprias razões e motivos, e uma quantificação e objetivização dessa observação empática, momento em que o animal é deixado de lado e observado sob um prisma numérico. É do trafegar entre estas duas “observações” que se elaboram os constructos etológicos.

<sup>21</sup> No modelo psico-hidráulico do comportamento, a privação da execução de um determinado comportamento gera, de maneira endógena, uma *energia específica de ação* (visualizada no modelo como um líquido que se armazena progressivamente em um receptáculo). Este líquido pode escoar por um ladrão, dependendo da pressão da coluna líquida forçando o tampo deste ladrão, e ainda de um mecanismo que pode facilitar a abertura do tampo.

O tempo e o mecanismo facilitador (que pode ser mais ou menos eficiente dependendo da qualidade do estímulo-sinal) representam vias aferentes, órgãos do sentido, porção de sistema nervoso associado e mecanismos de facilitação sináptica que, juntos, compõem o mecanismo liberador inato. A energia específica de ação "cai" sobre uma bandeja multi-perfurada, que representa o sistema eferente de repostas, o padrão fixo de ação, o qual pode ser acionado em diferentes níveis (diferentes perfurações) conforme o volume do líquido. Este modelo mecanístico, concebido como uma resposta às correntes vitalistas e emergentistas ao estudo do comportamento, tem o mérito de tornar visíveis os componentes - mesmo que na forma metafórica - do sistema estudado, o que permite a formulação e o teste de hipóteses acerca dele, trazendo-o para o campo do científico. Por outro lado, algumas das metáforas empregadas na descrição do sistema não obtiveram comprovação empírica forte e sustentada (por exemplo, a energia específica de ação), o que fez com que o modelo caísse gradualmente em desuso (para uma discussão mais recente sobre os principais conceitos do modelo, ver Dawkins, 1989).

<sup>22</sup> Faz sentido que um projeto de pesquisa (psicológico) mais voltado para as especificidades do sujeito, para as razões do indivíduo, termine encontrando na causalidade externa sua maior fonte explicativa, dada a seqüência única de ambientes estimulatórios presentes na história de cada organismo. Já projetos que se fundam em uma causalidade interna devem privilegiar o típico da espécie, o universal, por focalizar um sistema interno, mais controlado e regulado biologicamente e, portanto, mais comum ao grupo, mais coletivo. É evidente que cada indivíduo é único não apenas por sua história de vida única, mas também por seu patrimônio genético único, assim como cada indivíduo é universal não apenas por seus genes compartilhados com inúmeros outros organismos (de inúmeras espécies), mas também pelo que há de universal nos ambientes estimulatórios de cada espécie. No entanto esta é uma consideração eminentemente contemporânea, fundada nos avanços do conhecimento biológico (epistasia, pleiotropia, e outras interações gênicas que tornam cada genótipo único), e que dificilmente seria formulada antes da década de 60, antes do destrinchamento do funcionamento da maquinaria genética.

<sup>23</sup> A questão sobre a função de um determinado comportamento guarda afinidades com o olhar endógeno da Etologia européia, uma perspectiva que busca o que está inscrito nos genes: o valor adaptativo das estruturas, sua função, é a motivação filogenética desta incorporação.

<sup>24</sup> Na verdade, há uma certa dificuldade em se fazer outras leituras deste corpo teórico cuja contribuição básica é justamente a de incorporar ao darwinismo as descobertas então recentes no campo da genética, preenchendo uma "lacuna" na proposição de Darwin (cujas crenças a respeito da hereditariedade passavam pela idéia do homúnculo, com sua decorrente regressão lógica ao infinito). No entanto, Raff (1996) argumenta que o darwinismo fundiu-se com um dos lados da genética, a genética de populações, e que atualmente se faz necessária uma síntese que incorpore ao paradigma evolutivo

uma parte da genética que se desenvolveu posteriormente, qual seja, a que lida com os mecanismos de expressão e controle gênico, com a produção do fenótipo a partir do genótipo. Neste sentido, pode-se dizer que o neodarwinismo é fruto de uma leitura genetizante (visto serem possíveis outras versões também genetizantes).

<sup>25</sup> Apesar de um discurso às vezes interacionista, a base da argumentação sociobiológica pressupõe fortemente uma causalidade linear genoma > comportamento. Os modelos matemáticos que abundam na literatura pressupõem esta causalidade simplificada e, dessa forma, as conclusões e previsões de tais modelos dependem dessa premissa.

<sup>26</sup> Quantidade de energia ou tempo ganho, qualidade dos recursos ou habitats resultantes destas unidades comportamentais, medidas que, embora não sejam diretamente o número de descendentes (a aptidão darwiniana real), são tomadas como fortes preditores ou como aproximações deste.

<sup>27</sup> Praticamente não existem pesquisadores que defendam explicitamente esta posição. No entanto, a imensa maioria das pesquisas sobre desenvolvimento biológico encaram o ambiente como fonte de variabilidade e o genoma como fonte de estabilidade. As pesquisas mostram acertadamente a influência tanto de variáveis ambientais como genéticas na produção da variabilidade, mas, no momento de interpretar os resultados obtidos, ao genoma é oferecido o papel de agente causal, controlador do processo, ao passo que ao ambiente é oferecido o papel coadjuvante de "influência" (muito diferente de causa).

<sup>28</sup> Ver Scharloo (1991) para um histórico e uma atualização deste conceito.

<sup>29</sup> Pequenas diferenças genéticas ou ambientais entre os indivíduos (entre as coordenadas X e Y) geralmente resultariam numa mesma trajetória ontogenética. Diferenças maiores teriam maior chance de gerar trajetórias diferentes, ou seja, de o indivíduo percorrer "vales" diferentes na paisagem; no entanto, em vales muito profundos (ou seja, em trajetórias muito canalizadas) nem mesmo grandes variações na composição genotípica ou na estimulação ambiental alterariam o fenótipo resultante: há um grande vale, com um percurso tão amplamente favorecido, que todos os indivíduos o percorrerão necessariamente.

<sup>30</sup> Piaget (1973, pp. 67, 79) cita trechos de um artigo de Lorenz (1941 - Kant's Lehre vom apriorischen im Lichte gegenwärtigen Biologie. *Blätter f. Deutsche Philosophie*, 15, 94-125) no qual ele sugere haver uma estreita relação, "de natureza funcional e provavelmente genética, entre esses *a priori* próprios dos animais e aqueles do homem" (que seriam os propostos por Kant, as "estruturas funcionais antes de toda experiência individual"). Mais à frente (pp. 138-140), ele mostra que os *a priori* biológicos de Lorenz diferem das categorias kantianas por não serem necessários (de um ponto de vista lógico), mas apenas contingentes a um processo de seleção ao longo da evolução.

<sup>31</sup> Um claro sintoma disto é o vasto espaço dedicado por um Lorenz mais maduro (1993) em seu livro *Os Fundamentos da Etologia* (quase 1/4 de suas 466 páginas) ao que



ele denominou "modificação adaptativa do comportamento", ou seja, à inclusão das várias formas de aprendizagem como determinantes da conduta animal.

<sup>32</sup> Adoto para fins desta exposição as definições de sujeito epistêmico e psicológico apresentadas por Japiassú e Marcondes (1989).

<sup>33</sup> Não pretendo e nem estou apto a desenvolver aqui toda a gama de propostas apresentadas pelas psicologias buscando solucionar tal problemática fundamental, de modo que me ateno neste ponto aos projetos de pesquisa que analisam o comportamento através de uma abordagem experimental ou comparativa.

<sup>34</sup> Para uma apresentação deste conceito, veja Alcock (1993, pp. 95-105). Evidentemente, a aprendizagem não ocorre em todos os organismos dentro destas janelas temporais; o que eu enfatizo aqui é a tendência da Etologia Clássica de buscar as limitações que o organismo impõe à intromissão do meio externo, às aprendizagens.

<sup>35</sup> Maturana & Varela (1987), Varela (1979).

<sup>36</sup> Para uma exposição crítica da obra de Waddington, ver Scharloo (1991).

<sup>37</sup> Isto não implica em uma estagnação científica: os vários conceitos abandonados ao longo de sua história (vitalismo, mecanicismo, atomicismo) atestam sua constante renovação. Curiosamente a própria subjetividade, atormentada entre os determinismos, parece figurar no hall dos ilustres desconhecidos, desta vez não só do estudo do Comportamento Animal, mas das ciências em geral (Keller, 1996).

<sup>38</sup> Embora, conforme ressaltado acima (em "As faces persistentes da interação"), a síntese piagetiana seja mais afeita às causas imediatas, à integração internalismo-externalismo na ontogênese, e não na filogênese (onde ainda prevalecem os quadros conceituais que privilegiam as influências endógenas, genéticas).

## Referências Bibliográficas

- Ades, C. (1989). Lorenz. Em K. Hoshino (Coord.), *Anais do VII Encontro de Etologia* (pp. 1-29). Botucatu, SP: FUNDUNESP.
- Ahouse, J. C. (1998). The tragedy of a priori selectionism: Dennett and Gould on adaptationism. *Biology and Philosophy*, 13, 359-391.
- Alcock, J. (1993). *Animal behavior: An evolutionary approach* (5th ed). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Atlan, H. (1979). *Entre le cristal et la fumée: Essay sur l'organisation du vivant*. Paris: Seuil.
- Burkhardt, R. W. Jr. (1981). On the emergence of ethology as a scientific discipline. *Conspectus of History*, 1, 62-81.
- Crist, E. (1998). The ethological constitution of animals as natural objects: The technical writings of Konrad Lorenz and Nikolaas Tinbergen. *Biology and Philosophy*, 13, 61-102.
- Cunha, W. H. de A. (1983). Introdução ao desenvolvimento histórico e aos princípios básicos da etologia. Em M. J. R. Paranhos da Costa (Coord.), *Anais do I Encontro Paulista de Etologia* (pp. 1-34). Jaboticabal, SP: AZESP / FCAVJ / FUNEP.
- Dawkins, M. S. (1989). *Explicando o comportamento animal*. São Paulo: Manole.
- Figueiredo, L. C. M. (1989). *Matrizes do pensamento psicológico*. Petrópolis, RJ: Vozes.
- Figueiredo, L. C. M. (1994). *A invenção do psicológico: Quatro séculos de subjetivação - 1500-1900*. São Paulo: Escuta/Educ.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205, 581-598.
- Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Heidbreder, E. (1981). *Psicologias do século XX*. São Paulo: Mestre Jou. (Originalmente publicado em 1933)
- Herrnstein, R. J., & Boring, E. G. (Orgs.). (1971). *Textos básicos de história da psicologia*. São Paulo: Herder/EDUSP.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (1995). *Epigenetic inheritance and evolution: The Lamarckian dimension*. Oxford: Oxford University Press.
- Japiassú, H. F. (1995). *Introdução à epistemologia da psicologia*. São Paulo: Letras & Letras.
- Japiassú, H. F., & Marcondes, D. (1989). *Dicionário básico de filosofia*. Rio de Janeiro: Jorge Zahar.
- Keller, E. F. (1996). O paradoxo da subjetividade científica. Em D. F. Schnitman, *Novos paradigmas, cultura e subjetividade* (pp. 93-111). Porto Alegre, RS: Artes Médicas.
- Kuo, Z. Y. (1932). Ontogeny of embryonic behavior in aves I and II. *Journal of Experimental Zoology*, 61, 1-13.
- Landman, O. E. (1991). The inheritance of acquired characteristics. *Annual Review of Genetics*, 25, 1-20.
- Lehrman, D. S. A. (1953). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly Review of Biology*, 28, 337-363.
- Lorenz, K. (1993). *Os fundamentos da etologia*. São Paulo: Editora Unesp. (Originalmente publicado em 1981)
- Mayr, E. (1989). *Histoire de la biologie: Diversité, évolution et hérédité. Tome I: Des origines a Darwin*. Paris: Fayard. (Originalmente publicado em 1982)

- Maturana, H., & Varela, F. (1987). *The tree of knowledge: The biological roots of human understanding*. Boston: New Science Library.
- Morin, E. (1996). A noção de sujeito. Em D. F. Schnitman, *Novos paradigmas, cultura e subjetividade* (pp.45-55). Porto Alegre, RS: Artes Médicas.
- Oyama, S. (1986). *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pessotti, I. (1976). *Pré-história do condicionamento*. São Paulo: Hucitec/EDUSP.
- Piaget, J. (1973). *Biologia e conhecimento: Ensaio sobre as relações entre as regulações orgânicas e os processos cognitivos* (2a ed.). Petrópolis, RJ: Vozes.
- Prigogine, I. (1996). O fim da ciência? Em D. F. Schnitman, *Novos paradigmas, cultura e subjetividade* (pp.25-40). Porto Alegre, RS: Artes Médicas.
- Prigogine, I., & Stengers, I. (1979). *La nouvelle alliance: Métamorphose de la science*. Paris: Gallimard.
- Raff, R. A. (1996). *The shape of life: Genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Rossiter, M. (1996). Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 451-476.
- Scharloo, W. (1991). Canalization: genetic and developmental aspects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 65-93.
- Skinner, B. F. (1981). Selection by consequences. *Science*, 213, 501-504.
- Varela, F. (1979). *Principles of biological autonomy*. New York: Elsevier.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

## Stressful Situations and Their Consequences on Sex Determination and on the Behavior of Stingless Bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera)

PAULO NOGUEIRA-NETO

Universidade de São Paulo

Some 30 colonies of several species and subspecies of stingless bees (Meliponins), brought from Amazonia and Northeastern Brazil to São Paulo State, died off around one year or less after arriving. This was considered to be due to "ecological stress". Also, inbreeding experiments in *Melipona quadrifasciata* and other meliponin bees did not show the die off effects that would be expected in accordance to the Whiting Principle (expectation of 50% of males among diploid individual, due to homozigosis in the sexual locus, as a result of 50% of the inbred matings). It was considered that the Whiting Principle is valid only in stressful situations.

*Index terms:* Stress. Behavioral ecology. Bees. Meliponins.

**Situações estressantes e suas conseqüências sobre a determinação do sexo e sobre o comportamento de abelhas sem ferrão (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera).** Cerca de 30 colônias de diversas espécies e subespécies de abelhas indígenas sem ferrão, trazidas da Amazônia e do Nordeste brasileiro, para o Estado de São Paulo, morreram em aproximadamente um ano ou menos, depois da sua chegada. Isso foi atribuído a um "estresse ecológico." Além disso, endocruzamentos experimentais em *Melipona quadrifasciata* e em outros Meliponíneos não mostraram a mortalidade que seria esperada de acordo com o Princípio de Whiting (expectativa de haver 50% de machos entre os indivíduos diplóides, devido a homozigoze no locus sexual em 50% dos endocruzamentos). Foi considerado que o Princípio de Whiting só é válido quando há situações de estresse.

*Descritores:* Estresse. Ecologia comportamental. Abelhas. Meliponíneos.

In the production of diploid males there is a close link between stressful situations and their consequences, chiefly in sex determination. This deeply affects colony organization and behaviour. Even mating in Meliponins may not occur as a result of stress. Such changes in behaviour may cause the death of a colony. All these facts should receive more attention. It seems that there are yet no studies of other authors on the consequences of stress in bees.

In this paper, stress is a key concept. Stress is considered here as any factor, physical or behavioral, that may change the natural physiological processes of an individual plant

or animal, or of a colony of animals, causing harm, and even death in the most severe cases.

Since 1970 (Nogueira-Neto, 1970) I have called attention of bee students to the importance of stress situations, on the survival of colonies of stingless bees (Meliponins). At that time I only kept my bees in the State of São Paulo. The City of São Paulo is almost on the Tropic of Capricorn.

During a long time (1948-1970), I received in São Paulo State, mostly in the City of São Paulo, some 30 colonies of stingless bees (Meliponinae) from several regions, as reported

---

Depto. de Ecologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, s/n, Cidade Universitária, 05508-900 São Paulo, Brasil.

---

Thanks to Prof. Vera Lucia Imperatriz Fonseca, to the reviewers of this paper, to Prof. Cesar Ades for the kind invitation and to my helpers Wilson C. de Lima e Souza, Juvenal Nascimento Flor, to my secretaries Sandra Camerata and Clemilde S. Pociano da Silva and to many others who also helped me.

in two of my publications (Nogueira-Neto, 1970; 1997). Nearly all of these colonies died. They belonged to *Melipona rufiventris* subsp, from Barra do Corda, Maranhão; *Melipona rufiventris* subsp from the Itajay valey (Santa Catarina); *M.seminigra merrillae* from Manaus, Amazonas; *M.compressipes manauensis* from Manaus, Amazonas; *M.compressipes*, from Barra do Corda, Maranhão; *M.scutellaris* from Sergipe and Alagoas. In the last few years, 2 colonies of *M.mandacaia* from Palmas de Monte Alto, Bahia, sent to Limeira (SP); 1 colony of *M.subnitida* from Rio Grande do Norte, sent to Luziânia, Goiás; a total of 4 colonies of *M.rufiventris* from Luziânia, Goiás, sent to Cosmópolis (SP), Campinas (SP), Limeira (SP), and Itanhaém, (SP) and a colony of *M.quadrifasciata quadrifasciata* from Vale do Itajaí (Santa Catarina), sent to Luziânia (Goiás), and its daughter colony. All of them perished. Colonies mentioned here, did not starve and were nearly all well protected against cold. However, they died mostly in winter. This does not apply to the colony of Santa Catarina sent to Goiás, where the climate is warmer. The colonies died nearly always around one year after arriving at their destination.

Because sometimes very small populations of stingless bees are found in Nature, I thought that it would be useful to check out what happens when these bees are inbred. My oldest colony of Meliponins alive was received in 1959 (*Tetragona clavipes*). Later it was several times inbred. Since 1990 many other experiments were made, with important results (Nogueira-Neto, 1997). Here I present a summary of what occurred as far as October, 1998, in relation to *Melipona quadrifasciata*, the species that is better known among the Meliponini. I also made inbreeding experiments with other species of Meliponins, but most of my data are from *M. quadrifasciata* colonies (Nogueira-Neto, 1997).

## Results and discussion

*Melipona quadrifasciata quadrifasciata*, in Itanhaém (SP). A single original colony from the Itajaí Valley, had the following descendants: live

colonies more than 6 months old : 22. Deaths of colonies during the observations: 5. The experiments started in 1991 with 1 colony, from the Itajaí Valley (SC). Data up to October 1998.

*Melipona quadrifasciata anthidioides* in Campinas (SP), from 2 original colonies (possibly another one also) had the following descendants: live colonies more than 6 months old: 26. Deaths of colonies during the observation: 3. The experiments started in 1990. Data up to October 1998.

*Melipona quadrifasciata anthidioides*, in Cosmópolis (SP). A single native colony, starting in 1992, was divided until there were 10 descendant colonies. Of these 10 colonies, plus the original one, 8 died. The 3 remaining ones are in good condition and soon will be divided. Data up to October 1998.

In the cases here presented, when there were no stressful situations, colony reproduction proceeded normally. However, other times something apparently went wrong with the physiology of bees and consequently with their behaviour. As we know, each species has an ecological niche, represented by all the requirements or needs that must be fulfilled for its survival. If the members of a species cannot comply with these particular requirements, their physiology does not work well and the animals or plants die off as a consequence. I call this adverse situation an "ecological stress". The theory of ecological niches and speciation was first developed by Gause, a Russian scientist, in the decade of 1930.

Now let me say something about the genetics of sex determination in the Hymenoptera (bees, wasps, ants). Normally, in these insects, females are diploid. They have two sets of similar chromosomes, one received from the father, the other from the mother. This also happens in most animals. However, in such insects normal males have only one set of chromosomes. In 1943, P.W. Whiting discovered that there is a sexual locus in one pair of the chromosomes. If in this pair of chromosomes there are genes (alleles) of the same type in the sexual locus, this homozygous individual, instead of being a diploid female, will be a diploid male. If this pair of alleles are of

different types, the heterozygous individual will be a normal female. This genetic situation has serious behavioral consequences, because diploid males almost always don't breed. Also they don't work or almost don't work, as is the case of all Hymenoptera males. This means that colonies with laying queens homozygous in the sexual locus, have 50% of their diploid bees as useless diploid males, and 50% of their bees as normal, working females. Such colonies are doomed in Nature and would also die or be too weak when kept in a meliponary. Based on these facts and on the expectations of the Whiting Principle, and taking into account that small populations lose allele genes because of genetic drift, an effect discovered by Sewall Wright, later Kerr and Vencovsky (1982), after using the Cornuet formula, arrived at the conclusion (hypothesis) that bee populations with less than 44 colonies would in time die out.

In some places, apparently the Whiting Principle holds true. This happened with a colony of *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* far away from its native range, in Luziânia (GO). Also with *Melipona quadrifasciata anthidioides* in Cosmópolis (SP), I was able to build a population of 10 colonies plus the starting one. This population went down to 3, possibly because of the Whiting Principle. In another experiment, Camargo (1979) had inbred colonies of *M. quadrifasciata anthidioides* with a large percentage of diploid males, and others with normal offspring.

Carvalho (1966) reported a monitoring of sexual alleles in Uberlândia (MG), in 88 divisions of colonies of *Melipona scutellaris* from a stock that came mostly from Lençóis-Piatã (BA). Uberlândia (MG) is far outside the native habitat of *M. scutellaris*. Diploid males were found in 12 of such divisions. This research was made in the bee laboratory of the Federal University of Uberlândia. It was not an inbreeding experiment.

We have, therefore, cases where the Whiting Principle apparently was the factor that produced diploid males, and other cases (my other experiments previously mentioned), where

certainly the number of inbred colonies failures is too small to be due to the Whiting Principle. When this principle is acting, expected colony deaths would be around 50% in an inbred population, as already explained here.

When there are adverse circumstances and therefore stresses, it is certainly difficult to point out exactly what went wrong with the physiology of individual bees and with the collective behaviour of their colony. However, climatic conditions different from those of the native habitat could well be the starting point. The frequent handling of a colony by researchers, could also provoke stress, by disturbing the conditions that the colony needs to have a normal life. Stress does not have only external physical causes. An interference in normal behaviour may also start and maintain stress.

In ethological studies, chiefly in researches that could upset individuals and colonies, an effort to avoid stresses should be made or, at least, one should recognize the problem. White rats are generally adapted to many laboratory conditions, but wild animals, including bees, may have in such places their normal lives and behaviour severely impaired by stress. This may seem obvious, but it is often not recognized by researchers, at least not in relation to bees maintained in laboratories, perhaps because generally such bees are allowed to fly out freely.

## **Conclusion**

As told here, in 1990 I started a research on the possible consequences of inbreeding in Meliponins. It began as a genetic experiment, but it also had results that showed a close relationship between behaviour, sex determination and stress.

In my opinion, the major factor that could explain both the presence or the absence of diploid males is the presence or absence of stress. Not always stress is due, as was already explained here, to adverse ecological conditions. In bee laboratories, for instance, I would say that stress is prevalent because of excessive handling.

I believe that diploid bee individuals homozygous in the sexual locus, are male or female depending on the amount of a hormonal substance present in the early embryonic stage. In stressful situations such individuals are males (50% of the diploid population of a colony) because less sex hormone is produced. In non-stressful situations the amount of such hormonal substance would be greater and therefore all diploid individuals, including the homozygous ones of such a colony, would be females (workers and queens) (Nogueira-Neto, 1997).

For evaluation purposes, all deaths of colonies in the inbreeding experiments, reported here, were considered to be caused by the presence of large numbers (50%) of diploid males, even when there was no evidence of it. This criterium was established in order to avoid needless discussions about the causes of the deaths of colonies. Few colonies died in my inbreeding experiments.

In relation to behaviour, as was reported here, stress directly or indirectly presumably affected the mating capacity of virgin queens and males of colonies that were outside the natural habitat of their species and also caused the death of such colonies. The precise cause of the death of these colonies cannot be ascertained, but they were all subjected to what I call an "ecological stress". In a few cases, males and virgin queens were seen in these colonies but did not mate (Nogueira-Neto, 1997).

If we consider a general situation, the effects of stress on the behaviour of individual stingless bees and their colony could lead to the following chain of events: normal individuals (homeostasis) → physical (climatic etc) external

aggression or other kinds of aggression → individual stress → individual behaviour altered → colony stress → more alterations in individual and colony behaviour → more general stress → rupture of vital behavioural and physiological process → individual deaths → colony death.

## References

- Camargo, C. A. (1976). *Determinação do sexo e controle da reprodução em Melipona quadrifasciata*. Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.
- Camargo, C. A. (1979). Sex determination in bees. XI. Production of diploid males and sex determination in *Melipona quadrifasciata*. *Journal of Apicultural Research*, 18 (2), 77-84.
- Carvalho, G. A. (1966). *Monitoramento dos alelos sexuais xo em uma população finita de Melipona scutellaris*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Kerr, W. E. (1974). Sex determination in bees. III. Caste determination and genetic control in *Melipona*. *Insectes Sociaux*, 21 (4), 357-368.
- Kerr, W. E., & Vencovski, R. (1982). Melhoramento genético em abelhas. I. Efeito do número de colônias sobre o melhoramento. *Revista Brasileira de Genética*, 2, 279-285.
- Nogueira-Neto, P. (1970). *A criação de abelhas indígenas sem ferrão* (2a ed.). São Paulo: Tecnápis.
- Nogueira-Neto, P. (1984). *O comportamento animal e as raízes do comportamento humano*. São Paulo: Tecnápis.
- Nogueira-Neto, P. (1997). *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. São Paulo: Nogueirápis.
- Whiting, P. W. (1943). Multiple alleles in complementary sex determination in *Habrobracon*. *Genetics*, 28, 365-382.

## Nota sobre a ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae)

FÁBIO PREZOTO

*Universidade Federal de Juiz de Fora*

FÁBIO SANTOS NASCIMENTO

*Universidade de São Paulo - Ribeirão Preto*

Este estudo descreve a usurpação e ocupação de uma colônia de *Mischocyttarus cassununga* por duas fêmeas de *Polistes versicolor*, registradas nos dias 18 de setembro e 4 e 20 de outubro de 1998. As vespas usurpadoras estabeleceram uma hierarquia de dominância e modificaram o diâmetro de algumas células centrais, adaptando o ninho às suas necessidades.

*Descritores: Construção do ninho. Dominância. Vespas.*

**Note on the usurpation of a nest of *Mischocyttarus cassununga* by *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae).** *This study describes the usurpation and occupation of a colony of *Mischocyttarus cassununga* by two females of *Polistes versicolor* recorded on September 18, October 4 and October 20, 1998. The invader wasps established a dominance hierarchy and modified the diameter of some of the central cells, adapting the nest to their needs.*

*Index terms: Nest building. Dominance. Wasps.*

A construção de ninhos do gênero *Polistes* envolve uma seqüência linear de comportamentos (Downing & Jeanne, 1988) composta dos seguintes passos: escolha e preparação do substrato, construção do pecíolo, alargamento de sua extremidade distal e construção da primeira célula. Após o término da primeira célula, a vespa fundadora inicia a oviposição. Com o passar do tempo, novas células são adicionadas e novas posturas são realizadas.

---

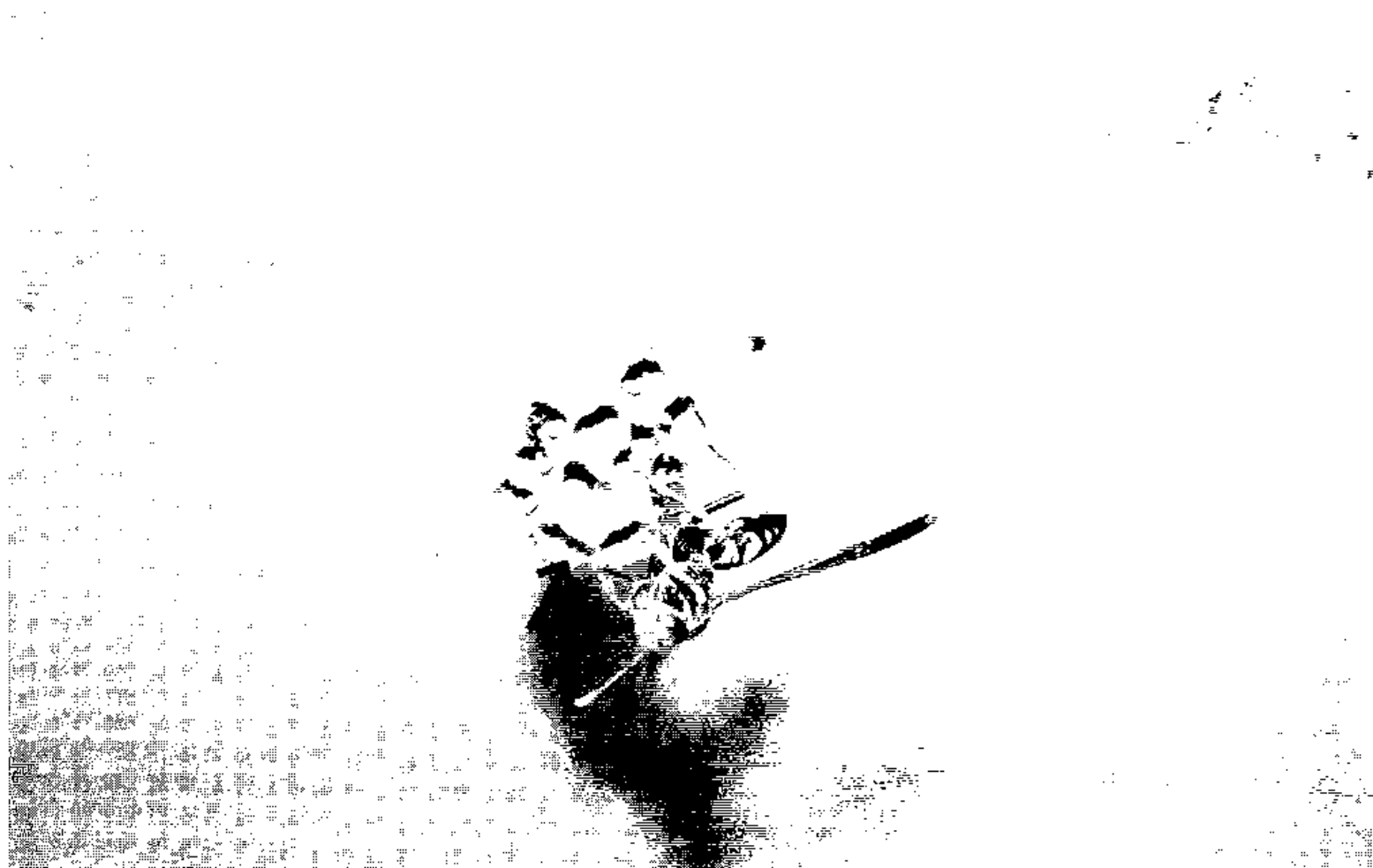
Fábio Prezoto, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora. Campus Universitário. Juiz de Fora, MG, Brasil - CEP: 36036-330. E-mail: fprezoto@icb.ufjf.br Fábio Santos Nascimento, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900. Ribeirão Preto, SP, Brasil - CEP: 14.040-901.

A fundação da colônia pode ser de dois tipos, a haplométrica, quando uma fêmea inseminada inicia independentemente a construção e a manutenção da colônia e a fundação pleométrica, quando duas ou mais fêmeas férteis associam-se dividindo as tarefas da colônia (Spradbery, 1965). Uma vespa possui, desta forma, a opção de fundar sua colônia sozinha ou de associar-se a outras fêmeas aparentadas.

Outra forma de fundação consiste em utilizar o ninho já existente de um co-específico, seja ocupando um que tenha sido abandonado ou usurpando um ninho ativo (Reeve, 1991). Alguns trabalhos recentes têm focaliza-

---

Agradecemos à Professora Lígia Vieira Lage pela revisão e pelas sugestões oferecidas durante a redação do trabalho e à Sociedade Brasileira de Etologia pela oportunidade.



**Figura 1.** Colônia de *Mischocyttarus cassununga* ocupada por *Polistes versicolor*. No centro, observam-se as células com diâmetro maior (seta) modificadas por *P. versicolor*, além da presença de ovos e larvas.

do a invasão de colônias em estágio de pré-emergência entre espécies diversas do gênero *Polistes* (Giannotti, 1995; O'Donnell & Jeanne, 1991).

No presente trabalho descreve-se, pela primeira vez, o comportamento de usurpação de uma colônia de *Mischocyttarus* por *Polistes*, comportamento este que difere dos padrões básicos de fundação de colônias relatados na literatura.

No dia 11 de setembro de 1998, foi encontrada uma colônia de *Mischocyttarus cassununga* em estágio de pré-emergência, localizada sob a borda de um transformador de energia, a um metro de altura, na Universidade Federal de Juiz de Fora (21°46'S 43°21'W), Juiz de Fora, Minas Gerais.

A usurpação desta colônia foi registrada no dia 18 de setembro, quando duas fêmeas de *Polistes versicolor* a invadiram, expulsando as vespas adultas de *M. cassununga* e destruindo a prole existente na colônia, retirando as larvas e atirando-as para fora do ninho. Neste mesmo

dia, a colônia contava com 17 células que continham ovos postos por *P. versicolor*.

Na segunda vistoria, a 4 de outubro de 1998, observou-se a presença de 3 larvas e 14 ovos; na terceira, a 20 de outubro de 1998, 4 larvas, 12 ovos e uma célula vazia. Após esta data, o ninho e as duas fêmeas de *P. versicolor* foram destruídos por ação antrópica.

Observou-se, ao longo do registro, o estabelecimento de uma hierarquia de dominância entre as duas vespas, fato comum em vespas deste gênero (Reeve, 1991). A dominante realizava a postura dos ovos, enquanto a subordinada se ocupava das atividades de forrageamento e de modelagem das células existentes (aumento de seus diâmetros).

As vespas modificaram o formato de cinco células centrais do ninho, por aumento do diâmetro de 2,6 mm (diâmetro médio das células do ninho de *M. cassununga*) para 3,5 mm (diâmetro médio das células de *P. versicolor*) possivelmente para promover uma melhor acomodo-



dação para suas larvas que são maiores do que as de *M. cassununga* (Figura 1).

Pode-se concluir que, não obstante tenha uma seqüência linear durante a construção do ninho, *P. versicolor* possui uma estratégia comportamental que permite a invasão, ocupação e modificação de ninhos de outras espécies de vespas sociais, tanto do gênero *Polistes* como do gênero *Mischocyttarus*. Fica assim demonstrada a existência de uma flexibilidade comportamental que talvez vise a economia de energia durante a fase de fundação pela aquisição de um ninho em fase mais adiantada de desenvolvimento, mesmo que seja necessário ajustar-lhe o tamanho das células.

### Referências Bibliográficas

- Dowing, H. A., & Jeanne, R. L. (1988). Nest construction by the paper wasp *Polistes*: a test of stigmergy theory. *Animal Behaviour*, 36, 1729-1739.
- Giannotti, E. (1955). Notes on the occurrence of interspecific, facultative, temporary social parasitism between two species of *Polistes* from Brazil (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 39, 787-791.
- O'Donnell, S., & Jeanne, R. L. (1991). Interspecific occupation of a tropical social wasp colony (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). *Journal of Insect Behaviour*, 4, 397-400.
- Reeve, H. K. (1991). *Polistes*. Em K. G. Ross & R. W. Matthews (Orgs.), *The social biology of wasps*. New York: Comstock University Associates.
- Spradbery, J. P. (1965). The social organization of wasp communities. *Symposia of the Zoological Society of London*, 14, 61-96.



# Normas editoriais

## Revista de Etologia

A *Revista de Etologia* tem por objetivo publicar artigos de pesquisa, artigos teóricos e revisões críticas da literatura, comunicações breves e resenhas sobre *comportamento animal*, inclusive sobre o comportamento humano. Os trabalhos podem ser descritivos ou experimentais, versar sobre temas básicos ou aplicados, e ter sido realizados no laboratório, em condições de cativeiro ou no campo.

Os trabalhos poderão ser redigidos em inglês, português ou espanhol. Em função do objetivo de a *Revista de Etologia* alcançar uma difusão ampla, recomenda-se a redação em inglês.

### Encaminhamento dos trabalhos

Os manuscritos deverão ser encaminhados à *Revista de Etologia* em três vias impressas e sob a forma de um arquivo em WORD FOR WINDOWS. Artigos plenos, salvo casos excepcionais, terão no máximo 87.500 caracteres (35 páginas), comunicações breves e resenhas no máximo 37.500 caracteres (15 páginas). Em todos os casos, será usado o tipo Times New Roman corpo 12, espaçamento 1,5, com 35 linhas por página, mantendo margens de 3 cm. Artigos maiores só excepcionalmente serão aprovados.

Na carta de acompanhamento dos manuscritos, deverá constar o nome completo dos autores, o endereço completo para correspondência, incluindo o e-mail e uma indicação de se se pretende publicar o trabalho como artigo pleno ou como comunicação breve. Trabalhos que envolvam questões éticas na manipulação dos animais deverão indicar como foram estas questões resolvidas na seção de método do texto.

Os trabalhos serão encaminhados, pela *Revista de Etologia*, a consultores ad hoc, sendo também apreciados pela Comissão Editorial. Se necessário, serão devolvidos aos autores para reformulação.

### Apresentação dos manuscritos

A *Revista de Etologia* adota as normas da *American Psychological Association* (1994).

O trabalho deve obedecer à seguinte sequência: (1) Folha de rosto, com título do artigo, nome completo dos autores, instituição a que estão vinculados, indicação do autor a quem deverá ser enviada correspondência e seu endereço institucional (incluindo o endereço eletrônico quando houver), sugestão de um título abreviado para o cabeçalho; em nota de pé de página: origem do trabalho (se já apresentado em evento, se derivado de tese, etc.), apoio financeiro, agradecimentos; (2) resumo em português ou castelhano, de aproximadamente 850 caracteres (150 palavras) com descritores ou palavras-chaves (até o máximo de sete); (3) resumo em inglês (de mesma extensão que o resumo em português) com descritores ou palavras-chaves (no máximo sete), (4) texto; referências bibliográficas dos trabalhos citados no texto; e, eventualmente, tabelas e figuras. As figuras (fotos em particular), que devem ser mantidas em número mínimo, terão o seu ponto de inserção aproximado indicado no texto do trabalho. Em artigos escritos em português ou em espanhol, deverá ser proposto um título em inglês; em artigos escritos em inglês, um título em português ou em espanhol, dependendo da língua em que for vertido o resumo.

As tabelas, cada uma em uma página, devem ser elaboradas de maneira a serem o mais simples possíveis e de maneira a serem compreensíveis sem referência ao texto. Tabelas maiores devem ser mais estreitas e longas no sentido da altura da página, do que largas e curtas, para que possam ser ajustadas à largura da coluna da revista. As figuras, com a sua legenda, devem também ser suficientemente informativas para serem entendidas sem que seja necessário recorrer ao texto. Sejam elas gráficos ou desenhos ou fotos, as figuras devem

ser apresentadas em separado do texto do artigo e ser de excelente qualidade gráfica. Devem ser preparadas levando-se em conta que sofrerão redução, seja para a largura de uma coluna da página impressa da revista (o caso mais comum), seja para a largura da página inteira. Figuras poderão ser aceitas sob a forma de um arquivo de computador, preferencialmente nos formatos JPEG, JPJ ou GIF, acompanhadas de seus originais, seja sob a forma de cromo seja como fotografia.

## Citações no texto

### *Citação de autores no texto*

Deve ser apresentado o sobrenome dos autores seguido do ano da publicação. Em citações com dois autores, os sobrenomes citados entre parênteses devem ser ligados por "&"; os sobrenomes citados no texto devem ser ligados por "e". Exemplo: Diego e Ferrari (1998) ou (Diego & Ferrari, 1998). Em artigos em inglês, Diego and Ferrari (1998).

No caso de citações com três a cinco autores, são citados todos os autores, na primeira vez em que aparecem no texto. Nas citações seguintes, aparece o sobrenome do primeiro autor seguido da expressão latina "et al.". Primeira vez: (Lázaro, Invernizzi, & Altuna, 1999) ou Lázaro, Invernizzi, e Altuna, 1999. Citações seguintes: (Lázaro et al., 1997) ou Lázaro et al. (1997).

Em citações com seis ou mais autores, cita-se sempre o sobrenome do primeiro autor seguido da expressão "et al."

Em citações de vários autores a partir de uma mesma idéia ou resultado, deve-se obedecer à ordem alfabética de seus sobrenomes. Ex.: (Gallup, 1977; Povinelli, 1993, 1996).

No caso de citações de autores com mesmo sobrenome, indicam-se as iniciais dos prenomes abreviados. Ex.: (M. M. Oliveira, 1983; V. M. Oliveira, 1984).

No caso de trabalhos de um mesmo autor, com diferentes datas de publicação, citam-se o sobrenome do autor e os anos de publicação em ordem cronológica. Ex.: (Galef, 1985,

1986, 1989) ou Galef (1985, 1986, 1989).

Em citações de trabalhos com mesma data de publicação e mesmo autor, deve-se acrescentar letras minúsculas após o ano da publicação. Ex.: (Nelson, 1992a, 1992b) ou Nelson (1992a, 1992b).

Trabalhos cujo autor é uma entidade coletiva, devem ser citados pelo nome da entidade por extenso, seguido do ano de publicação. Ex.: (American Psychological Association, 1994) ou American Psychological Association (1994).

### *Citação de informações obtidas através de comunicação pessoal*

Acrescenta-se, entre parênteses, "comunicação pessoal" e a data, após a citação. Ex.: K. Strier (comunicação pessoal, 26 de julho de 1999). Em artigos em inglês: "personal communication".

### *Citação de obras antigas e reeditadas*

Citar a data da publicação original seguida da data da edição consultada. Ex.: Darwin (1859/1979) ou (Darwin, 1859/1979).

### *Citação textual*

No caso de transcrição literal de um texto, esta deve ser delimitada por aspas, seguida do sobrenome do autor, data e página citada. Ex.: "a imitação facial madura surge, em crianças, ao mesmo tempo em que surge o autorealhecimento" (Mitchell, 1997, p. 32).

### *Citação indireta*

Na citação indireta (citação de trabalho a partir de fonte secundária), utiliza-se "citado por". Ex.: Bristowe (1941, citado por Costa, 1998). (Nas referências bibliográficas mencionar apenas a obra consultada, no caso: Costa, 1998). Em artigos em inglês: "as cited by" ou "in".

### *Citação de trabalhos em vias de publicação*

Cita-se o sobrenome dos autores seguido da expressão "no prelo" entre parênteses. Ex.: Nogueira-Neto (no prelo) ou (Nogueira-Neto, no prelo). Em artigos em inglês: "in press".

## Referências bibliográficas

### *Livros*

Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Cambridge, MA.: Harvard University Press.

### *Livro traduzido*

Lorenz, K. (1995). *Os fundamentos da etologia* (P. Cruz & C. C. Alberts, trads.). São Paulo: Editora da UNESP. Em artigos em inglês: "transl." .

### *Capítulo de livro*

Helbig, A. J. (1991). Experimental and analytical techniques used in bird orientation research. Em P. Berthold (Org.), *Orientation of birds* (pp. 217-234). Basel: Birkhäuser Verlag. Em artigos em inglês: "in". Em livros em inglês: "Ed." ou "Eds."

### *Tese ou dissertação não publicadas*

Freitas, E. G. F. (1999). *Investimento reprodutivo e crescimento em machos de tilápia-do Nilo*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.

### *Trabalho publicado em anais de congresso*

Deputte, B. (1997). Social ontogeny in primates. Em Ades, C. (Org.), *Anais do XV Encontro Anual de Etologia* (pp. 9-23). São Paulo: Sociedade Brasileira de Etologia.

### *Resumo de trabalho apresentado em congresso*

Mendes, F. D. C., Martins, L.B.R., Pereira, J.A., & Marquezan, R.F. (1999). Comportamento de manipulação e pesca em *Cebus apella libidinosus* no zoológico de Goiânia. Em *Livro de Resumos. IX Congresso Brasileiro de Primatologia* (p. 43). Santa Teresa, ES: Sociedade Brasileira de Primatologia.

### *Artigo em periódico científico*

West, M. J., King, A.P., & Freeberg, T.M. (1998). Dual signaling during mating in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Ethology*, 104, 250-267.

Indica-se o número da revista entre parêntesis, caso a paginação seja reiniciada a cada número (e não a cada volume).

Bueno, J. L. O. (1997). O imaginário animal. *Psicologia USP*, 8 (2), 165-180.



**SBE<sup>t</sup>**

**Sociedade Brasileira de Etologia**