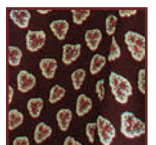




Uma Abordagem Evolucionista do Comportamento Animal

Nossos ancestrais passaram centenas de milhares de anos observando ansiosamente os animais e aprendendo detalhes precisos sobre o seu comportamento, porque disso dependia sua próxima refeição. Ainda hoje, o comportamento animal é um assunto de grande importância prática. Se você quisesse maximizar a produção de patos-carolinóis para os caçadores de patos, deveria determinar as consequências de distribuir inúmeras caixas de ninho nas áreas de reprodução dos patos.¹³⁰⁵ Se você desejasse proteger sua colheita de algodão da nociva lagarta rosada, talvez fosse bom saber que a fêmea adulta usa odores especiais para atrair seus parceiros; assim, você poderia tentar impedir a transmissão desses sinais.²²⁸ Da mesma forma, se você quisesse reduzir a incidência de estupro cometido por pessoas conhecidas das vítimas,* talvez precisasse aprender algo sobre as bases biológicas do comportamento sexual humano.¹⁴³⁸ Ou, ainda, se o seu objetivo fosse minimizar a crescente destruição ambiental causada pela nossa espécie, por que não buscar as raízes evolutivas do problema?^{1115, 1116}

Embora algumas pessoas estudem o comportamento animal para ajudar a resolver um dos tantos problemas enfrentados pelas sociedades humanas, outros se tornam biólogos comportamentais



◀ O escritório de Charles Darwin em Down House onde ele desenvolveu a teoria da evolução por seleção natural, o alicerce do estudo moderno do comportamento animal. Fotografia de Mark Moffett.

* N. de T. O termo usado pelo autor é *date rape*.

simplesmente porque consideram o tema intrinsecamente fascinante. Entre esses pesquisadores estão aqueles que querem descobrir porque machos de algumas (mas não de todas) espécies de libélulas voam agarrados às parceiras por um longo tempo depois de copularem com elas. Outros gostariam de saber como mariposas noturnas conseguem se esquivar de morcegos capazes de manobras muito mais rápidas do que elas. Ou por que em certas aves marinhas os pais permitem que seus dois filhotes briguem até que um mate o outro? E como é possível que machos da cobra-de-jardim norte-americana copulem na primavera quando quase não há testosterona circulando em seus corpos?

Nas páginas seguintes você aprenderá algo sobre guarda de parceiro em libélulas, táticas antipredatórias de mariposas, fratricídio em aves e a relação entre testosterona e atividade sexual na cobra-de-jardim. As aplicações práticas dessas descobertas são modestas, mas há algo fundamentalmente satisfatório no estudo do comportamento, que normalmente é vivenciado pelos milhares de naturalistas curiosos que tentam descobrir porque os animais desenvolvem certos comportamentos. Esses pesquisadores forneceram o material que apresento neste livro. Espero que você concorde comigo que as descobertas deles valem a pena ser estudadas e até servem como entretenimento. Mas, mais ainda, eu gostaria que você entendesse como os cientistas chegam às conclusões apresentadas aqui. Acredito que o processo de fazer ciência é tão interessante quanto as descobertas que constituem o seu produto final. Portanto, o foco de todo esse livro será em como a lógica científica promove raciocínio eficaz e leva a conclusões convincentes. Então, começaremos examinando o que alguns cientistas aprenderam sobre o comportamento do arganaz-do-campo (*Microtus ochrogaster*).*



FIGURA 1.1 O arganaz-do-campo monogâmico. Nessa espécie, machos de pelo menos algumas populações mantêm relacionamentos de longo prazo com fêmeas, com quem formam um casal e coordenam suas atividades de cuidado parental. Fotografia de Lowell Getz.

Entendendo a monogamia

O arganaz-do-campo é um mamífero semelhante a um pequeno roedor que vive em tocas subterrâneas em regiões de campos abertos na parte central dos Estados Unidos e mais ao sul do Canadá. No seu comportamento há uma importante característica: ele é frequentemente monogâmico (Figura 1.1). Isso quer dizer que muitos machos dessa espécie possuem uma única parceira sexual, com quem passam todo o ciclo reprodutivo e, algumas vezes, toda a vida.⁵³² Ao contrário deles, machos de muitas outras espécies de arganaz (há dúzias de espécies), e a maioria dos outros mamíferos, geralmente são poligâmicos. De modo distinto do arganaz-do-campo frequentemente monogâmico (um macho – uma fêmea), machos de espécies poligâmicas, como o roedor-da-campina (*Microtus pennsylvanicus*), vagam de uma fêmea para outra; alguns chegam a persuadir várias fêmeas a copular com eles na mesma estação reprodutiva.

Então, por que os machos do arganaz-do-campo são monogâmicos se a maioria das outras espécies de mamíferos é poligâmica? Um grupo de pesquisadores, chefiado por Larry Young, obteve a resposta.⁸⁶⁵ Eles descobriram que células de determinadas regiões do cérebro dos machos do arganaz-do-campo estão cheias de receptores proteicos que se ligam quimicamente a um hormônio chamado vasopressina. Quando o camundongo copula certo número de vezes com uma fêmea, a vasopressina é produzida e liberada na corrente sanguínea por outras células cerebrais. Moléculas de vasopressina são levadas à região do pálido ventral, nome dado a uma estrutura particular localizada na base do cérebro de mamíferos e outros vertebrados com a importante função de prover sensações reforçadoras associadas a certos comportamentos. Quando o receptor proteico do pálido ventral, chamado receptor V1a, é estimulado pela vasopressina, a atividade das células ricas desses receptores

* N. de T. Em inglês, *prairie vole*. Grupo de pequenos roedores miomorfos (da subordem dos ratos). Pertencem à família Cricetidae, composta de ratos, camundongos e hamsters neotropicais.

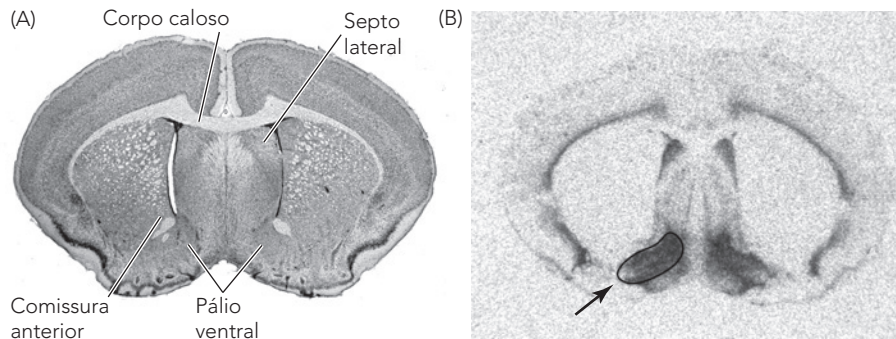


FIGURA 1.2 O cérebro do arganaz-do-campo é uma máquina complexa e altamente organizada. (A) Corte transversal do cérebro com indicação de apenas algumas de suas diferentes regiões anatómicas. No pálio ventral há muitas células com receptores proteicos que se ligam ao hormônio vasopressina. (B) Corte do cérebro tratado para corar de preto as regiões com grande número de receptores de vasopressina. O pálio ventral ocupa os dois hemisférios cerebrais; a porção do pálio ventral à esquerda na figura está marcada em preto (seta). Adaptada de Lim e colaboradores.⁸⁶⁵

é disparada (Figura 1.2). Em contrapartida, essa atividade afeta vias neurais que fornecem ao animal um *feedback* positivo.

Os pesquisadores acreditam que a ativação do circuito de recompensa encoraja o macho camundongo a permanecer ao lado de sua parceira, formando com ela um vínculo social de longo prazo. O sistema de recompensa dos cérebros dos machos de outras espécies poligínicas desse grupo de roedores é diferente, em parte porque há menos receptores V1a no pálio ventral dessas espécies. Por consequência, quando esses machos copulam, seus cérebros não dão o mesmo tipo de *feedback* que leva a formação de vínculos duradouros com suas parceiras e, por isso, eles não permanecem com as fêmeas após a cópula.

Young e colaboradores ofereceram uma explicação alternativa para o porquê de alguns machos desse grupo viverem com uma fêmea por toda a vida, concentrando-se numa possível base genética para o sistema de acasalamento monogâmico, em vez dos refinados detalhes do funcionamento cerebral.¹¹⁴⁹ Eles sabiam que o receptor proteico V1a, tão importante para o sistema de vínculo social baseado em vasopressina do arganaz-do-campo, era codificado por um gene particular, o *avpr1a*. O gene *avpr1a* do arganaz-do-campo engloba um elemento específico de DNA ausente na versão desse mesmo gene no camundongo poligâmico da montanha. Esse elemento extra do gene do arganaz-do-campo deve aumentar a quantidade de receptores de vasopressina no pálio ventral.

Quando Young e seu grupo suspeitaram que o gene *avpr1a* tinha alguma influência no sistema de acasalamento de roedores, imaginaram que, se eles pudessem transferir cópias adicionais da forma do gene *avpr1a* da espécie do campo para as células certas na região exata do cérebro de um macho dessa mesma espécie, eles tornariam o vínculo entre macho e fêmea ainda mais forte do que o normal. Usando um vetor viral inócuo, os pesquisadores inseriram cópias adicionais diretamente nas células do pálio ventral de arganazes-do-campo. Uma vez inseridas, as cópias adicionais do gene fizeram aquelas células particulares produzirem ainda mais receptores V1a do que o normal. Os machos geneticamente modificados, agora ricos em receptores, de fato formaram vínculos especialmente fortes com suas fêmeas parceiras, mesmo antes de copular com elas (Figura 1.3). Aparentemente, aumentando o número de células cerebrais com a forma ativa de um gene particular, esse grupo de pesquisadores foi capaz de impulsionar a tendência de machos roedores a manterem o vínculo a um parceiro social, concluindo, então, que o gene *avpr1a* contribui para o comportamento monogâmico do macho de arganaz-do-campo na natureza.¹⁶³²

Outros pesquisadores ofereceram uma terceira explicação para a monogamia do arganaz-do-campo. Jerry Wolff e colaboradores argumentaram que a monogamia nessa espécie ocorre porque, no passado, machos dessa espécie que formaram laços fortes de apego com suas parceiras deixaram mais descendentes do que machos com tendência poli-

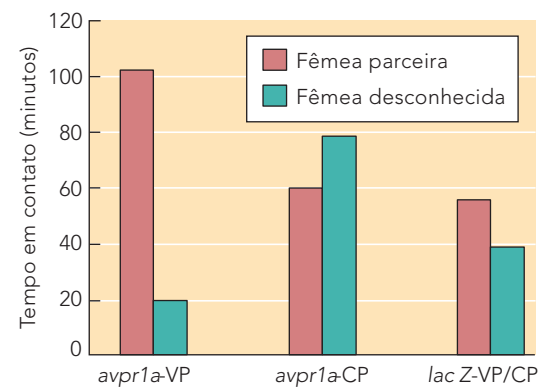


FIGURA 1.3 Gene que afeta o comportamento reprodutivo monogâmico no arganaz-do-campo. Machos que receberam cópias adicionais do gene *avpr1a* (também chamado de V1aR) no pálio ventral (machos *avpr1a*-VP), quando tiveram chance de escolher entre passar um tempo com uma fêmea familiar ou com uma fêmea desconhecida, passaram significativamente mais tempo em contato com a fêmea familiar por um período de teste de mais de três horas. Fêmeas parceiras não foram significativamente preferidas por machos que, ao contrário, receberam o gene *avpr1a* no putâmen caudado do cérebro (machos *avpr1a*-CP) ou que receberam um gene diferente, o *lac Z*, no pálio ventral ou no putâmen caudado. Adaptada de Pitkow e colaboradores.¹¹⁴⁹

gínica.¹⁶¹¹ Wolff e colaboradores acreditam que os machos que se ligam a uma parceira são reprodutivamente bem-sucedidos porque assim conseguem evitar que ela copule com outros machos. Em um experimento, machos de arganazes-do-campo foram impedidos de se associar com suas parceiras em condições de laboratório; em resposta a isso 55% das fêmeas copularam com mais de um macho. Nesse experimento, as fêmeas podiam escolher entre três machos que não podiam interferir um com o outro nem evitar que as fêmeas os trocassem por outro macho. Na natureza, machos que deixam suas parceiras provavelmente as perdem para outros machos, o que acarretaria redução da paternidade aos machos menos monogâmicos.

Essa, então, é uma explicação bem diferente para o quebra-cabeça da monogamia que gira em torno dos possíveis benefícios reprodutivos dos machos que impedem suas parceiras de copular com outros machos. De acordo com essa explicação, a monogamia do arganaz-do-campo existe porque, no passado, machos que viveram com suas parceiras mantendo-as sob vigilância obtiveram a paternidade da maioria ou da totalidade dos filhotes da sua parceira monogâmica. Essa tática reprodutiva aparentemente resultou num número maior de descendentes para os machos do que se eles tivessem adotado a tática alternativa de copular e deixar a fêmea. Essa consequência seria especialmente provável se, no passado, o arganaz-do-campo tivesse distribuição de forma esparsa, como de fato eles frequentemente o têm hoje.⁵³³ Em populações de baixa densidade, o macho que abandonasse a fêmea teria dificuldade em encontrar outra parceira disponível, particularmente se os outros machos guardassem suas parceiras.

Sob certas circunstâncias, a monogamia pode realmente aumentar o sucesso reprodutivo do macho, mesmo que machos monogâmicos, por definição, renunciem a ter filhotes com mais de uma fêmea. Se no passado machos guardiões de parceiras tendiam a deixar mais descendentes vivos que machos que se comportavam de outra forma, então aqueles indivíduos monogâmicos teriam modelado a história evolutiva de sua espécie. De acordo com esse argumento, quando encontramos monogamia no arganaz-do-campo atual, estamos olhando para o resultado histórico da competição reprodutiva entre machos com diferentes táticas de acasalamento.

Mas, além de explicar a monogamia em termos das razões para que esse sistema de acasalamento se disseminasse pela espécie há algum tempo atrás, podemos fornecer também outro tipo de explicação histórica para o comportamento. Esse outro ângulo requer o rastreamento da sequência de eventos ocorridos durante a evolução que originou a monogamia e a espalhou por algumas linhagens de roedores (*ver* Quadro 1.1 sobre como isso pode ser feito). Certamente, houve uma época em que o arganaz-do-campo, ou, mais provavelmente, uma espécie já extinta que eventualmente tenha originado o arganaz-do-campo moderno, não era monogâmica. Como dito anteriormente, na grande maioria das espécies atuais de mamíferos, os machos tentam se acasalar com mais de uma fêmea, o que sugere que esse padrão provavelmente tenha prevalecido por muito mais tempo na linhagem que por fim deu origem ao primeiro roedor desse tipo. Esses roedores também não são todos monogâmicos; o de dorso vermelho, por exemplo, parece manter o padrão poligínico ancestral ainda hoje (Figura 1.4). Se a poliginia era o sistema de acasalamento original, então, em al-

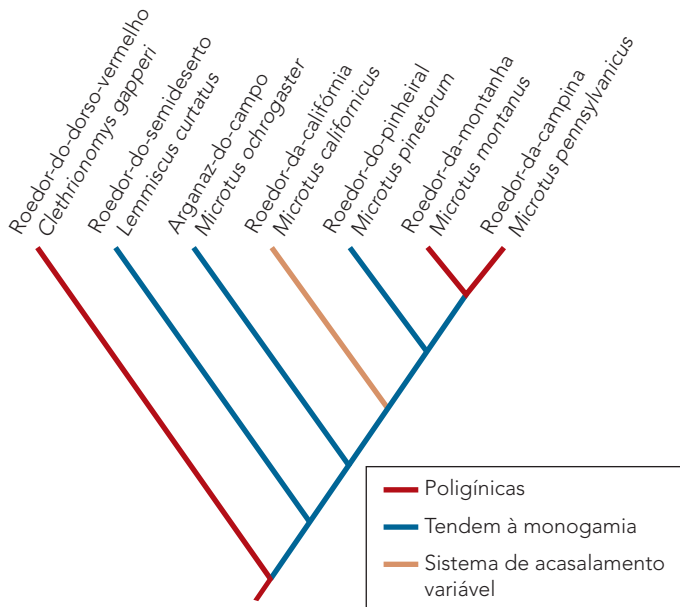


FIGURA 1.4 Relações evolutivas entre o arganaz-do-campo e outras seis espécies aparentadas. O diagrama sugere que uma tendência à monogamia deva ter se originado primeiro na linhagem do gênero *Microtus* e então se manteve nas espécies monogâmicas atuais desse grupo, que incluem o arganaz-do-campo e os roedores-do-pinheiral. A poliginia como sistema de acasalamento do macho muito provavelmente foi o estado ancestral que precedeu a evolução do cuidado paternal e de guarda de parceira em *Microtus*, mas algumas poucas espécies modernas desse gênero (p.ex., o roedor-da-montanha e o roedor-da-campina) evidentemente abandonaram a monogamia e recuperaram a poliginia. Dados de Conroy e Cook²⁹³ e McGuire e Bemis.⁹⁶⁸

gum momento no passado, ela deu lugar à monogamia em uma população ancestral do arganaz-do-campo moderno. A julgar pelos dados apresentados na Figura 1.4, a substituição pela monogamia deve ter ocorrido numa espécie ancestral que deu origem a dois gêneros modernos, o *Lemmiscus* e o *Microtus*. Espécies desses gêneros combinam tendências de cuidado paterno e monogamia. O arganaz-do-campo faz parte desse grupo.

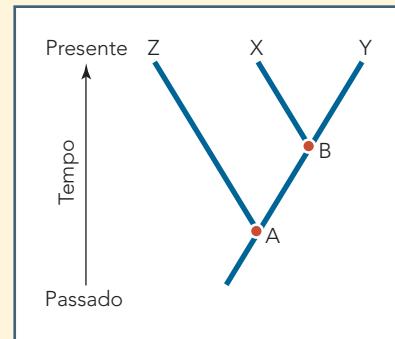
Quadro 1.1 Como são construídas as árvores filogenéticas e o que elas significam?

O diagrama da Figura 1.4 representa a história evolutiva de sete espécies modernas de roedores da família Cricetidae. Para criar uma filogenia como esta é preciso saber quais espécies estão intimamente relacionadas umas às outras e, portanto, quais descendem de um ancestral comum mais recente. Árvores filogenéticas podem ser feitas com base em comparações anatômicas, fisiológicas ou comportamentais entre as espécies, mas comparações com base em dados moleculares são cada vez mais frequentes. A molécula de DNA, por exemplo, é muito útil para esse fim, porque contém muitos "caracteres" para serem comparados, ou seja, as sequências específicas das bases de nucleotídeos que se ligam formando cadeias imensamente longas. Cada uma das duas fitas dessa cadeia tem uma sequência de bases que hoje pode ser lida automaticamente por um equipamento apropriado. Pode-se, assim, na teoria e na prática, comparar um grupo de espécies pela identificação da sequência de bases de um segmento particular de DNA extraído do núcleo ou das mitocôndrias celulares.

Para exemplificar, considere três sequências hipotéticas de bases de uma fita de DNA de parte de um gene particular de três espécies de animais também hipotéticas:

Espécie X	ATTGCATATGTTAAA
Espécie Y	ATTGCATATGGTAAA
Espécie Z	GTTGTACATGTTAAT

Com base nessas sequências de base, seria possível dizer que a espécie X e Y são mais próximas uma da outra do que qualquer uma delas é de Z. Isso porque as sequências de bases das espécies X e Y são praticamente idênticas (a única diferença está na posição 11 da cadeia), enquanto a



espécie Z difere das duas em quatro e cinco posições, respectivamente.

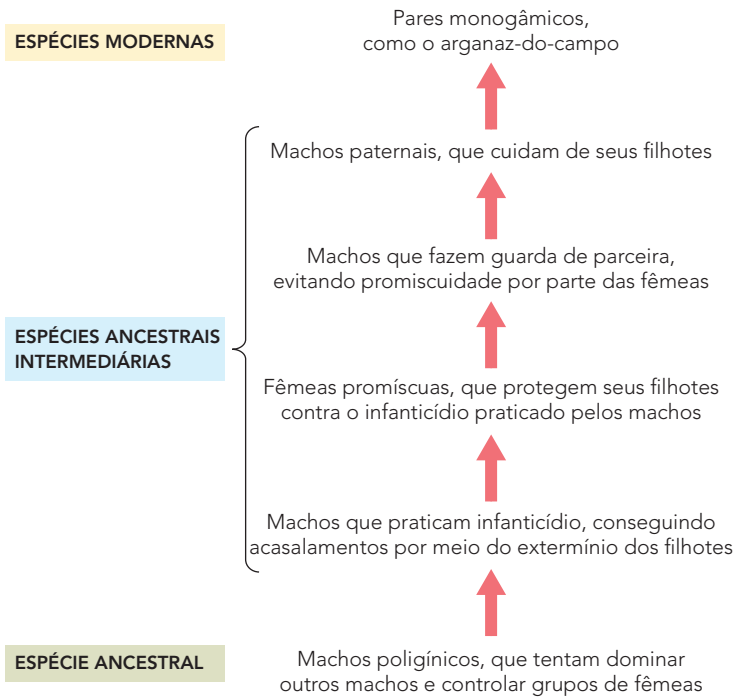
A semelhança genética compartilhada por X e Y pode ser explicada com base na história evolutiva dessas espécies, que as deve ter moldado a partir de um ancestral comum muito recente (representado por B na árvore filogenética apresentada neste quadro). A separação de B em duas linhagens que deram origem às espécies atuais X e Y deve ser tão recente que não houve tempo suficiente para que múltiplas mutações fossem incorporadas nesse segmento de DNA. A similaridade entre as três espécies, apesar de menor do que entre X e Y, é notável e pode ser explicada pela existência de um ancestral comum mais antigo, representado pela espécie A. O intervalo de tempo desde que A se separou em duas linhagens até o momento presente foi grande o suficiente para que várias mudanças genéticas se acumulassem em diferentes linhagens. Por isso, a espécie Z é consideravelmente diferente de ambas as espécies X e Y.

Para discussão

1.1 A partir das informações da Figura 1.4 e do Quadro 1.1, esboce a história evolutiva do sistema de acasalamento poligínico do roedor-da-montanha. Porque o roedor-da-campina também é poligínico? Qual o grau de semelhança genética entre o roedor-da-montanha e o roedor-da-campina? E entre o roedor-da-montanha e o roedor-do-dorso-vermelho?

A troca da poliginia para a monogamia em um ancestral do arganaz-do-campo pode ter se originado em uma espécie ancestral àquela, na qual machos com posições hierárquicas inferiores teriam desenvolvido o infanticídio como forma de combater a habilidade que poucos machos dominantes tinham de controlar várias fêmeas. Matando filhotes de outros machos, um macho subordinado seria capaz de acasalar com a

FIGURA 1.5 A possível história por trás da monogamia do arganaz-do-campo. A evolução consiste em mudanças sobrepostas a outras mudanças. A monogamia do arganaz-do-campo pode ser o produto de uma série de mudanças comportamentais, com a poliginia levando ao infanticídio, que pode ter favorecido fêmeas que tendiam a acasalar com diversos machos a fim de manter os machos incertos quanto à paternidade dos filhotes. Mas a promiscuidade das fêmeas poderia então ter favorecido qualquer macho que exibisse a guarda de uma única fêmea contra outros machos e que protegesse também seus filhotes, levando ao tipo de monogamia exibido pela espécie hoje. Adaptada de Wolff e Macdonald.¹⁶¹²



mãe daqueles filhotes e produzir descendentes seus (o infanticídio será abordado mais adiante neste capítulo). As fêmeas que até então se acasalavam com diversos machos se beneficiariam se escolhessem acasalar com aqueles que não matavam os filhotes de suas parceiras. A promiscuidade das fêmeas teria levado os machos a adotar, como contramedida, a guarda da parceira, afastando competidores. Mas a guarda da parceira restringe a mobilidade dos machos e reduz suas chances de conseguir outras cópulas em curto prazo. Nesse cenário, se a guarda de parceira também protegesse os filhotes, aumentando o número de descendentes vivos produzidos por aquele macho, o comportamento paternal teria sido o primeiro impulso para o surgimento da monogamia. Uma vez surgido o comportamento em uma espécie, ele poderia ter se mantido em algumas ou em todas as espécies que dela descenderam. Em outras palavras, o sistema de acasalamento monogâmico incomum do arganaz-do-campo de hoje pode ser o resultado de uma série de mudanças ocorridas em populações precedentes, dentre elas a mudança de poliginia para monogamia (Figura 1.5).

Níveis de análise

Então, qual é a resposta certa? A monogamia do arganaz-do-campo é o produto da fisiologia cerebral? Ou se deve a uma forma especial de gene presente em células do cérebro dessa espécie? Ou é o produto da vantagem reprodutiva adquirida por machos que guardam a parceira? Ou teria se originado, ainda, a partir de uma série de mudanças evolutivas que gradualmente converteram espécies poligínicas em monogâmicas? Chegamos a um ponto decisivo fundamental a tudo o que se seguirá neste livro: todas as quatro respostas podem estar certas, porque nenhuma dessas explicações para a monogamia do arganaz-do-campo elimina a outra. Dentro da biologia comportamental, essas quatro explicações diferentes para a monogamia representam diferentes *níveis de análise* (Tabela 1.1). Cada nível contribui potencialmente como um elemento que poderia integrar uma explicação completa e satisfatória para o comportamento.¹³¹⁶

Ilustraremos a ligação entre os diferentes níveis de análise da monogamia do arganaz-do-campo da seguinte forma. Imagine que em algum ponto da história um roedor macho, talvez membro de uma espécie que não existe mais, tenha sofrido mutação (alteração) ao acaso em um gene, e que isso tenha mudado o comportamento dele

Tabela 1.1 Níveis de análise no estudo do comportamento animal

Causas proximais	Causas distais
1. Mecanismos genético-ontogenéticos Efeitos da hereditariedade no comportamento Desenvolvimento de sistemas sensorio-motores via interações gene-ambiente	1. Caminhos evolutivos que levaram ao comportamento atual Eventos ocorridos durante a evolução, desde a origem do comportamento até o presente
2. Mecanismos sensorio-motores Sistema nervoso para a detecção de estímulos ambientais Sistema endócrino para ajustar a resposta aos estímulos ambientais Sistema esquelético-muscular para executar as respostas	2. Processos seletivos que moldaram a história do comportamento Função anterior e atual do comportamento em promover o sucesso reprodutivo do indivíduo

Fonte: Holekamp e Sherman,⁶⁶⁶ Sherman¹³¹⁶ e Tinbergen¹⁴⁴⁹

em relação à parceira (talvez alterando o número de receptores de vasopressina em seu cérebro). Em vez de “amá-la e em seguida deixá-la”, esse macho continuou com ela e, ao fazer isso, evitou que ela se acasalasse com outros machos, tornando-se o pai de todos os seus filhos. Imagine ainda que, por causa desse comportamento, esse novo macho que guardava a parceira teve, de algum modo, mais sucesso na produção de descendentes que os outros machos da espécie que tentavam conseguir várias parceiras. Por causa das diferenças no sucesso reprodutivo desses dois tipos geneticamente distintos de machos, a configuração genética da geração seguinte mudou, e a forma especial do gene associado à monogamia com guarda de parceira tornou-se relativamente mais comum.

Se esse padrão se repetisse geração após geração, os ancestrais do arganaz-do-campo moderno trocariam a poliginia pela monogamia à medida que a frequência das diferentes formas de seus genes mudasse. Imagine que uma forma particular do gene *avpr1a* tivesse o efeito de favorecer o desenvolvimento da monogamia associada com alto sucesso reprodutivo. Machos com esse padrão genético o transmitiriam a seus descendentes relativamente numerosos. Nessa próxima geração, esse padrão seria usado no desenvolvimento e no funcionamento cerebral.

Roedores com a forma moderna do gene *avpr1a* tem células no pálio ventral que captam certa quantidade de uma proteína codificada por esse gene. Essa proteína age como receptor da vasopressina liberada quando o arganaz-do-campo macho copula com sua parceira. A interação química entre a vasopressina e os receptores V1a das células do pálio ventral causa uma cascata de atividade neural que recompensa o macho por ficar perto da fêmea. Então, para assegurar um reforço positivo adicional a esse comportamento, o macho forma um vínculo social com a parceira sexual e permanece com ela durante longo período, guardando-a contra outros machos. Se nessa geração machos monogâmicos tiverem em média mais descendentes que qualquer novo tipo de macho com tendência de acasalamento geneticamente diferente, a maioria dos machos da próxima geração exibirá o comportamento de acasalamento que leva à monogamia, o tipo de acasalamento que teve mais sucesso no passado em relação a qualquer outro. Mas se no futuro o ambiente do arganaz-do-campo sofrer alguma alteração, qualquer macho com tendência hereditária à poliginia poderá também produzir mais descendentes que seus coespecíficos monogâmicos; se isso acontecer, a população poderá perder a monogamia e readquirir a poliginia. Essa capacidade de mudar junto com as mudanças do ambiente demonstra que as espécies não têm objetivo pré-determinado; em outras palavras, não existe uma meta evolutiva.

Explicações proximais e distais em biologia

Ao traçar essa explicação composta para a monogamia do arganaz-do-campo, integramos os diferentes níveis de análise seguidos por diferentes grupos de pesquisado-

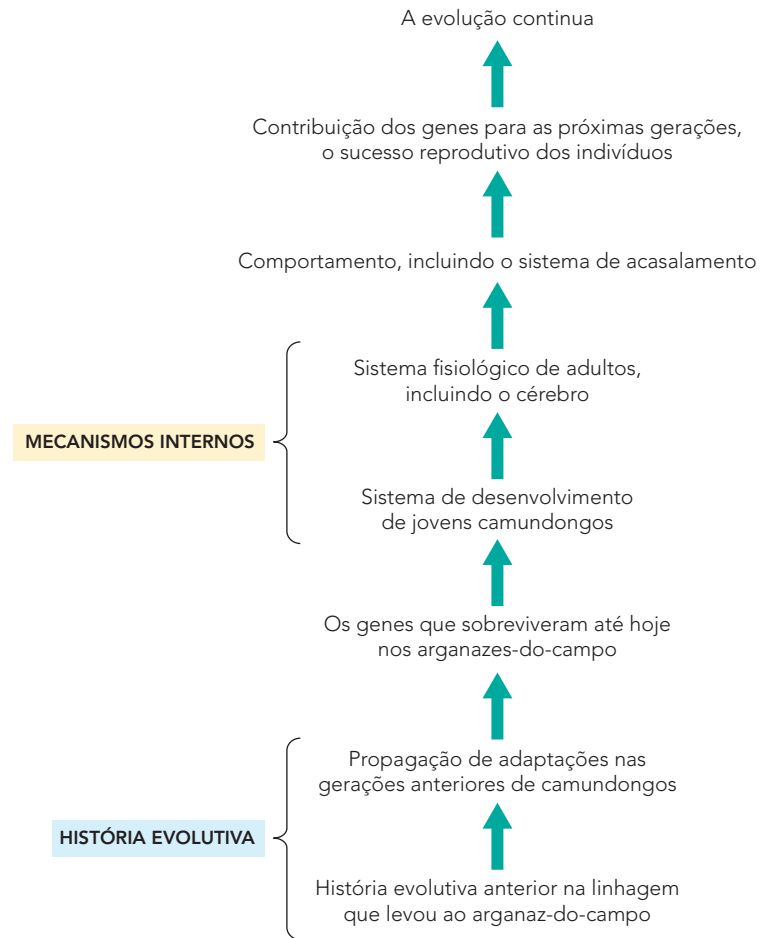


FIGURA 1.6 Relação entre história evolutiva e mecanismos do comportamento. Processos evolutivos determinam quais genes permanecem ao longo do tempo. Os genes que os animais possuem influenciam o desenvolvimento de mecanismos que tornam o comportamento possível. O comportamento afeta o sucesso genético dos indivíduos naquela geração. Mudanças evolutivas estão sempre em curso.

res comportamentais. Esses diferentes grupos descobriam coisas sobre (1) como um gene contribui para o desenvolvimento do comportamento de roedores macho dessa espécie, (2) os fundamentos fisiológicos do comportamento em termos de funcionamento do cérebro desse animal, (3) o **valor adaptativo** do comportamento em termos de suas contribuições para o sucesso reprodutivo do macho e (4) a transformação de um ancestral poligínico no atual arganaz-do-campo monogâmico (Figura 1.6). Mas podemos agrupar esses quatro níveis em duas categorias maiores, chamadas de proximais e distais.^{957, 1071}

Explicações proximais sobre o comportamento tratam de aspectos responsáveis pela forma e funcionamento de um animal que o tornam capaz de se comportar de determinado modo. Podemos, por exemplo, tratar o arganaz-do-campo como uma máquina com dispositivos internos que o tornam capaz de ser monogâmico. Esses dispositivos incluem os mecanismos sensoriais que entram em cena durante a cópula, como as células cerebrais que liberam vasopressina depois do acasalamento, o sistema que transporta a vasopressina excretada para outros centros cerebrais, as células do pálio ventral que têm receptores proteicos que se ligam à vasopressina, os sistemas visual e olfativo que fornecem informações que possibilitam ao macho reconhecer fêmeas particulares com quem se acasalaram, e assim por diante.

Todas essas proteínas, células e sistemas de regiões cerebrais conectadas surgem ao longo do desenvolvimento do indivíduo, geneticamente guiado. Conforme o macho se desenvolve de ovo fertilizado a adulto, reações químicas simples determinam que genes são transcritos em RNAm e então traduzidos em proteínas funcionais. Essas proteínas hereditárias interagem com outras moléculas no roedor em crescimento para criar uma combinação variada de células especializadas. Essas células constituem a bateria complexa de dispositivos internos que podem memorizar informações sobre a cópula, liberar vasopressina sob circunstâncias determinadas e motivar o macho a manter-se junto de uma fêmea.

Portanto, é possível explicar como um animal se comporta de um modo particular se entendermos primeiro como ele se desenvolveu durante sua vida e, segundo, como funcionam seus mecanismos internos depois de construídos. Em outras palavras, olhando dentro do animal podemos descobrir o que o leva a se comportar de um jeito e não de outro. Já que o desenvolvimento interno e as causas fisiológicas dizem respeito à vida de um indivíduo, eles são chamados de causas **imediatas**, ou **proximais**, do comportamento.

Ao contrário, o outro grupo de causas do comportamento animal se baseia em eventos que ocorreram ao longo de muitas gerações. O comportamento do arganaz-do-campo é o produto de uma longa história, durante a qual algumas formas de certos genes sobreviveram e outras não. Roedores que no passado tiveram sucesso em se reproduzir transmitiram seus genes para as gerações futuras, e esses trechos de DNA ainda influenciam o desenvolvimento do sistema nervoso, muscular, endócrino e o esqueleto de todo o arganaz-do-campo vivente. Em contraste, aqueles que falharam em se reproduzir não transmitiram todas as formas diferentes de genes que possam ter tido. Se pudermos determinar porque no passado alguns roedores conseguiram se reproduzir melhor do que outros, poderemos compreender porque alguns genes sobreviveram ao longo do tempo. O que, em contrapartida, nos fornece uma explicação de longo prazo para a existência de causas proximais particulares do comportamento.

Além do mais, se pudermos obter informações sobre a sequência precisa de eventos que ocorreram durante esse longo período, teremos uma dimensão histórica extra para explicar a monogamia. Em teoria, poderíamos saber que sistemas de acasalamento foram substituídos quando a monogamia surgiu pela primeira vez no arganaz-do-campo; quando essa forma original de monogamia apareceu e como ela era; e quantas modificações subsequentes ocorreram antes que o sistema moderno de acasalamento do arganaz-do-campo atual se estabelecesse por completo.

Se quisermos saber por que arganazes-do-campo são monogâmicos, precisamos ir além das causas proximais ou imediatas do comportamento do macho. Precisamos saber algo sobre a história da espécie, sobre os longos processos que gradualmente modelaram os seus atributos através do tempo. Como essas causas históricas envolvem eventos que aconteceram em gerações anteriores, são chamadas de causas evolutivas, ou **distais**, do comportamento.

Para discussão

1.2 As quatro questões principais dos pesquisadores comportamentais de acordo com o renomado Niko Tinbergen¹⁴⁴⁵ podem ser parafraseadas da seguinte forma:

1. Como o comportamento possibilita que um animal sobreviva e se reproduza?
2. Como um animal usa suas habilidades sensoriais e motoras para ativar e modificar seus padrões comportamentais?
3. Como o comportamento de um animal muda à medida que ele cresce, em resposta, principalmente, às experiências que teve durante seu amadurecimento?

4. Como o comportamento de um animal se compara ao comportamento de espécies proximamente aparentadas, e o que isso nos diz sobre as origens de seu comportamento e as mudanças que ocorreram durante a história da espécie?

Insira essas questões nos quatro níveis de análise e então designe cada questão às categorias proximais e distais. Se você ouvisse de alguém que as questões evolutivas da categoria “distal” são mais importantes do que as questões sobre causas proximais, você gentilmente discordaria. Por quê?

1.3 Quando uma fêmea de babuíno copula, ela vocaliza alto, mas seus gritos são mais longos e ainda mais altos se seu parceiro tiver uma alta posição hierárquica, um macho alfa.¹³⁰⁶ Um primatólogo sugeriu que as fêmeas vocalizam com mais vigor quando copulando com machos alfa porque isso alertaria os machos de posição inferior a não se aproximarem. (Machos subordinados algumas vezes perturbam casais copulando a tal ponto que a cópula termina prematuramente; mas, se isso acontece, eles podem ser atacados pelos machos dominantes que tiveram suas cópulas rudemente interrompidas.) No entanto, esse mesmo pesquisador também diz que gritos mais vigorosos da fêmea podem simplesmente refletir o fato de que ela está extremamente estimulada pelo macho alfa, que é maior e mais vigoroso. Uma explicação exclui a outra? Explique porque ambas poderiam estar certas.

Como descobrir cientificamente as causas do comportamento

Ao descrever as descobertas de várias equipes de pesquisadores sobre o que leva o arganaz-do-campo a ser monogâmico, apresentei as conclusões dos diferentes grupos e enfatizei que essas explicações eram diferentes, mas complementares. Mas por que esses pesquisadores acham que suas descobertas são válidas? E por que devemos considerar o que eles dizem? Precisamos buscar a resposta a essas perguntas nos fundamentos lógicos da pesquisa científica.¹¹⁵⁴

Analisaremos a explicação proximal para a monogamia do arganaz-do-campo, aquela que se baseia na presença de grande número de células com receptores V1a no pálido ventral do cérebro desses animais (*ver* Figura 1.2). Antes de chegar à conclusão de que cérebros com essa proteína cumpriam função primordial na formação de vínculos sociais entre o macho e a fêmea, os pesquisadores compararam cérebros de arganazes-do-campo com cérebros de roedores-da-montanha poligínicos. A comparação mostrou que os receptores do pálido para vasopressina eram mais numerosos no arganaz-do-campo do que no roedor-da-montanha. Essa diferença nos receptores serviu como possível explicação para a diferença no comportamento entre as duas espécies; uma hipótese de trabalho que precisaria ser comprovada antes de ser aceita.

Os pesquisadores desenvolveram um meio de testar a ideia de que os receptores de vasopressina do pálido ventral eram realmente essenciais para a formação de laços monogâmicos no arganaz-do-campo. Para isso, eles empregaram o que se chama de “lógica do se..., então...”: partiram da premissa de que se a explicação dos receptores de vasopressina estivesse certa, então resultados específicos seriam obtidos em determinado experimento. Por exemplo, se eles conseguissem aumentar o número de receptores V1a no cérebro de arganazes-do-campo vivos, esses roedores deveriam tornar-se ainda mais inclinados à monogamia do que machos inalterados. Em outras palavras, eles predisseram o que aconteceria se a hipótese dos receptores estivesse correta, ou seja, que machos experimentais ficariam especialmente inclinados a formar parcerias sociais com fêmeas.

Assim que os pesquisadores desenvolveram uma expectativa ou predição lógicas, eles realizaram o experimento para obter os dados necessários para testá-la.⁸⁶⁵ Eles obtiveram resultados mostrando que machos ricos em receptores associaram-se

de forma ainda mais intensa às fêmeas, de modo que se apegavam a elas mesmo antes de acasarem (ver Figura 1.3). Nesse caso, os resultados finais coincidiram com as expectativas dos pesquisadores, fornecendo evidências sólidas a favor da hipótese do receptor de vasopressina. Se os animais do grupo experimental não fossem mais monogâmicos do que o grupo-controle sem alteração no número de receptores, a confiança dos pesquisadores na hipótese dos receptores de vasopressina teria se mostrado equivocada.

A hipótese dos receptores de vasopressina pode ser aplicada a muitas outras previsões, como a de que a transferência do gene que codifica o receptor de vasopressina do arganaz-do-campo para o roedor-da-campina, também os tornaria monogâmicos. Esse experimento foi feito usando-se um vetor viral inócuo para transferir o gene *avpr1a* do arganaz-do-campo para a região do pálido ventral de machos de roedores-da-campina. Os machos geneticamente alterados formaram vínculos muito mais fortes com suas parceiras sexuais particulares do que os animais inalterados do grupo-controle (Figura 1.7).⁸⁶⁶ Esse resultado corresponde à outra linha de sustentação para a explicação da monogamia do arganaz-do-campo com base nos receptores de vasopressina.

Para discussão

1.4 Ao que parece, nem todos os arganazes-do-campo são monogâmicos.¹⁰⁷⁰ Alguns podem ser chamados de “nômades” porque viajam longas distâncias à procura de fêmeas receptivas pareadas com outros machos. Os nômades são ávidos por copular com qualquer fêmea que consigam, ainda que seja difícil alcançar essa meta porque os machos residentes monogâmicos atacam vigorosamente os machos intrusos. Uma equipe de pesquisa estudou os dois tipos de machos, os nômades promíscuos e os residentes monogâmicos, e viu que não havia diferença entre eles quanto ao número de receptores V1a no pálido ventral. Que previsão (com base nos estudos descritos acima) levou aos resultados que essa pesquisa encontrou? Por que os pesquisadores ficaram surpresos com o resultado? Que previsões você pode fazer acerca da quantidade de vasopressina disponível para se ligar aos receptores V1a do pálido ventral de machos monogâmicos vinculados às parceiras versus machos nômades solitários?

O teste de uma hipótese distal é feito da mesma forma que se faz com as explicações proximais. Considere a hipótese de que arganazes-do-campo normalmente são monogâmicos porque, ao longo do tempo evolutivo, machos monogâmicos forçaram suas parceiras a serem “fiéis”, quase sempre produzindo filhotes com os genes do macho guardião. Se essa hipótese estivesse correta e se pudéssemos criar um experimento no qual fosse impossível impedir arganazes-do-campo de guardar suas parceiras, esperaríamos encontrar ao menos algumas fêmeas dispostas a se acasalar com mais de um macho. Jerry Wolff e seus colaboradores conduziram o experimento necessário, como descrito acima. Eles confirmaram: muitas fêmeas de arganazes-do-campo quando tiveram a oportunidade, de fato copularam com mais de um macho.¹⁶¹² O fato de que essa previsão estava correta sustenta a explicação adaptativa particular para a monogamia do arganaz-do-campo.

O ideal é que muitos testes sejam feitos e, por isso, a maioria das hipóteses é submetida a vários deles. Pode-se prever, por exemplo, que arganazes-do-campo monogâmicos têm sucesso reprodutivo maior do que machos incapazes de (ou não dispostos a) permanecer com uma só fêmea. De fato, um estudo mostrou que machos residentes produziam mais que o dobro de filhotes do que machos nômades não monogâmicos.¹⁰⁷⁰ Como a hipótese de monogamia adaptativa levou a múltiplas previsões que posteriormente mostraram-se corretas, podemos aceitá-la como sendo provavelmente correta, ao passo que hipóteses que normalmente falham quando testadas são descartadas como sendo provavelmente falsas.

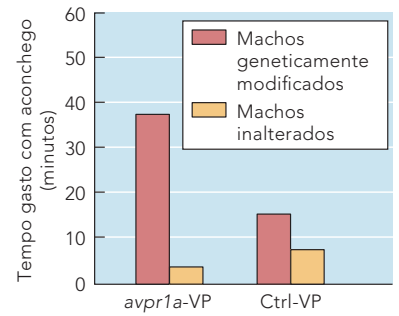


FIGURA 1.7 Testando a hipótese de que a monogamia de machos é influenciada por um só gene. Um roedor-da-campina macho criado para expressar níveis altos de *avpr1a* no pálido ventral (*avpr1a*-VP) aconchega-se mais perto da sua parceira sexual do que machos com níveis de expressão normais de *avpr1a*. Machos que expressam nível elevado de um gene não relacionado (*lacZ*; machos geneticamente modificados Ctrl-VP) não são significativamente mais prováveis de aconchegar-se com suas parceiras do que machos geneticamente inalterados de roedor-da-campina. Adaptada de Lim e colaboradores.⁸⁶⁶



FIGURA 1.8 Charles Darwin, logo depois de retornar de sua viagem ao redor do mundo no Beagle, antes de escrever *A Origem das Espécies*.

Para discussão

1.5 Imagine que fosse possível injetar arganazes-do-campo com uma substância que bloqueasse os receptores V1a no pálio ventral. Se isso fosse feito, que resultado levaria à rejeição da hipótese de receptores de vasopressina para a monogamia do arganaz-do-campo? O que é melhor, uma hipótese testada e rejeitada ou uma hipótese testada e aceita?

1.6 Considere o exposto no parágrafo da página 5, no qual se descreveu o trabalho da equipe de Larry Young sobre a hipótese do gene *avpr1a* para a monogamia do arganaz-do-campo. Reescreva o exposto usando uma única frase para descrever cada um dos seguintes itens: a questão que motivou a pesquisa, a hipótese por trás da questão, a predição para essa hipótese, o experimento conduzido para checar a predição e a conclusão à qual chegaram os pesquisadores com base em sua pesquisa.

1.7 Eis uma citação imaginária de um artigo científico: "Nossa hipótese era que se camundongos domésticos recebessem o gene *avpr1a* de arganazes-do-campo eles tenderiam mais à monogamia do que outros não geneticamente modificados desse jeito." O que há de errado com essa citação?

Teoria darwiniana e as hipóteses distais

Quando Jerry Wolff e colaboradores se interessaram em explicar o comportamento do arganaz-do-campo sob uma perspectiva evolutiva, eles usaram a teoria da evolução por seleção natural de Charles Darwin apresentada no livro *A Origem das Espécies* (Figura 1.8).³⁴⁸ De 1859 até aqui, os biólogos vêm lançando mão da teoria de Darwin sempre que querem explicar algo em termos distais. Pela importância dessa teoria no estudo do comportamento animal e pelos erros de interpretação frequentemente cometidos, vamos a seguir revisar o que faz e o que não faz parte dela.

A teoria darwiniana baseia-se na premissa de que as mudanças evolutivas são inevitáveis, se três condições forem satisfeitas:

1. **Variação** entre membros de uma espécie que diferem em algumas de suas características (Figura 1.9)
2. **Hereditariedade**, na forma de pais que transmitem algumas de suas características distintas à sua prole
3. **Sucesso reprodutivo diferencial**, entre indivíduos de uma população, com alguns produzindo mais descendentes vivos do que outros, por causa das suas características distintas.

Se em uma espécie houver variação hereditária (como quase sempre há) e se algumas variantes hereditárias se reproduzirem consistentemente mais do que outras, a crescente abundância de descendentes vivos do tipo mais bem-sucedido mudará a composição da espécie (Figura 1.10). A espécie evolui enquanto se torna dominada

FIGURA 1.9 Uma espécie variável. A joaninha *Harmonia axyridis* apresenta variação hereditária no padrão de coloração. Fotografias de Mike Majerus.



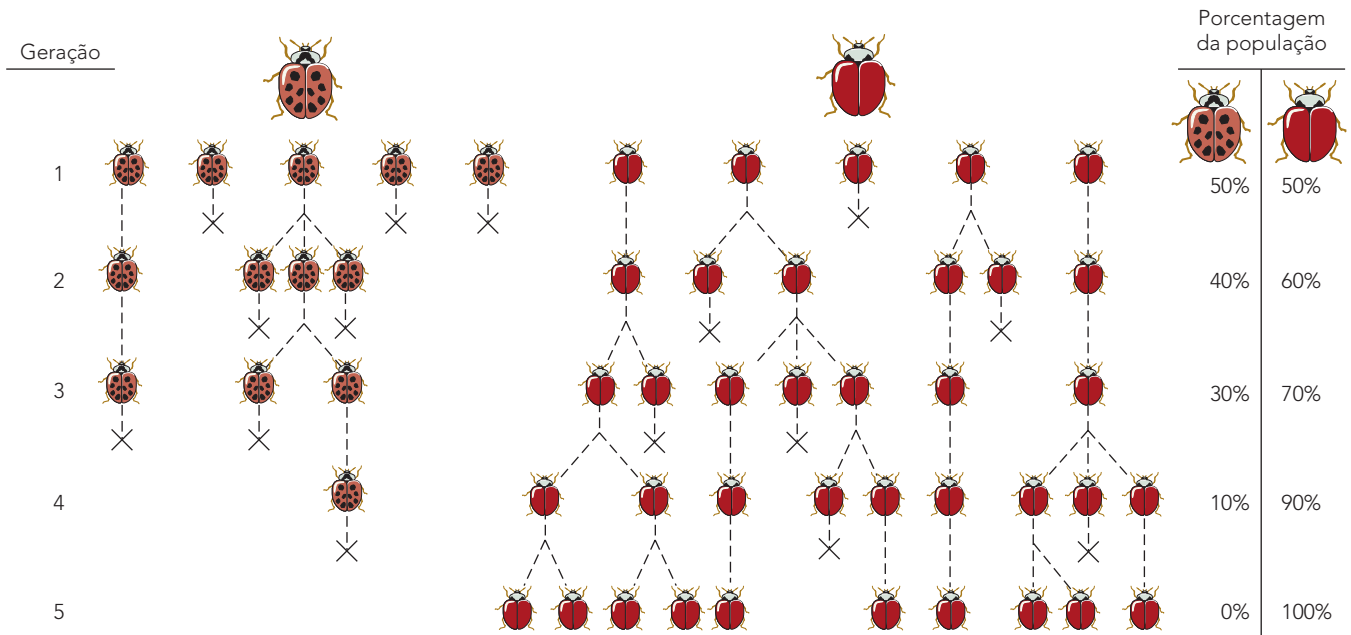


FIGURA 1.10 Seleção natural. Se as diferenças no padrão de coloração de joaninhas forem hereditárias e se um tipo de padrão deixar, em média, mais descendentes vivos do que outro, a população evoluirá tornando-se progressivamente dominada pelo tipo de maior sucesso reprodutivo.

por indivíduos possuidores de traços associados a sucesso reprodutivo no passado. (Você pode querer saber por que, então, ainda existe tanta variação genética relacionada ao padrão de coloração na joaninha *Harmonia axyridis* – e na maioria das outras espécies? Para encontrar algumas respostas possíveis para a questão, consulte Mayr.^{95b})

Como o processo que causa mudanças evolutivas é natural, Darwin o chamou de seleção natural. Ele não apenas delineou com clareza a lógica da teoria da seleção natural, como também ofereceu diversas evidências de que a variação hereditária dentro das espécies é comum e que altas taxas de mortalidade também são comuns. Assim, tipos alternativos dentro das espécies são levados a competir inconscientemente por um lugar entre os poucos que sobreviverão. Em outras palavras, as condições necessárias e suficientes para as mudanças evolutivas são uma característica padrão dos seres vivos.

Quando Darwin desenvolveu sua teoria da seleção natural, ele e colaboradores cientistas sabiam muito pouco sobre hereditariedade. Hoje, no entanto, os biólogos sabem que as consideráveis variações existentes entre indivíduos de uma espécie surgem por causa de diferenças em seus **genes**, os segmentos de DNA que codificam com fidelidade a informação necessária para a síntese de proteínas, como o segmento de DNA que codifica os receptores de vasopressina presentes no arganaz-do-campo. Uma vez que genes podem ser copiados e transmitidos para os filhotes, os pais podem passar para a próxima geração a informação hereditária necessária para o desenvolvimento de atributos criticamente importantes, como aquelas que afetam a propensão à monogamia entre os machos de arganaz-do-campo.

A variação genética dentro de uma espécie ocorre quando duas ou mais formas de um gene, ou **alelos**, estão presentes no pool gênico da espécie. Às vezes, os diferentes alelos afetam a natureza ou a abundância das proteínas codificadas pelo gene, de modo que indivíduos geneticamente diferentes transmitem instruções diferentes para a produção de proteínas à sua prole. Se alguns alelos contribuem mais que outros

umentando o sucesso reprodutivo do indivíduo, eles são passados de geração a geração, tornando-se cada vez mais comuns e substituindo seus “competidores” gradualmente ao longo da evolução. Podemos resumir a evolução no nível gênico na simples equação:

$$\text{Variação genética + reprodução diferencial} = \text{mudança evolutiva no nível gênico}$$

A conclusão lógica desse modo de pensar sobre a seleção no nível dos genes é que os alelos se propagarão na mesma proporção em que ajudarem a construir corpos especialmente bons em se reproduzir. Como colocado por E. O. Wilson, uma galinha nada mais é do que a habilidade de seus genes de produzirem mais cópias de si mesmos.¹⁵⁸⁸ Da forma como a seleção age, podemos assumir que galinhas (e todos os outros organismos) são provavelmente muito boas em se reproduzir e perpetuar seus genes especiais.

Para discussão

1.8 Imagine que este ano ocorra uma mutação no gene que codifica os receptores proteicos V1a no arganz-do-campo. As proteínas alteradas aumentarão a tendência dos machos de formar vínculos sociais com a parceira, tornando-os mais monogâmicos que os machos típicos da espécie. O que é preciso para que machos altamente monogâmicos se tornem mais comuns na espécie ao longo do tempo? Se machos monogâmicos tiverem em média 3,7 filhotes ao longo da vida e machos altamente monogâmicos tiverem em média 4,1, os alelos associados ao aumento da monogamia terão proporção necessariamente maior na população? (A resposta certa é “não”. Por quê? Dica: pense em como a seleção natural “mede” sucesso reprodutivo individual.) Imagine agora dois tipos de arganz-do-campo – um tipo que normalmente viva 1,5 anos e outro que viva 0,8 anos. Existe a possibilidade do tipo que vive menos substituir o que vive mais ao longo do tempo?

1.9 Se você quisesse criar o termo “sucesso genético” para uso em estudos evolutivos baseados na teoria da seleção natural, como você o definiria?

Teoria darwiniana e o estudo do comportamento animal

Independente de como o conceito de seleção natural é apresentado, a ideia é arrasadora. A lógica da teoria não é apenas robusta como também as condições que ela requer são aplicáveis a quase todos os organismos. Isso quer dizer que é provável que praticamente todas as espécies foram modeladas por seleção natural no passado. Esse argumento pode ser, e de fato foi, testado; o próprio Darwin o colocou em teste quando demonstrou que a evolução também acontecia quando pessoas criavam condições necessárias para a seleção ocorrer, ao domesticar espécies úteis de animais e plantas. Darwin mostrou que as diversas raças de pombos domésticos derivaram, uma atrás da outra, em pouquíssimo tempo, de uma só espécie, o pombo-comum ou pombo-das-rochas. Isso aconteceu enquanto os criadores selecionavam indivíduos com particularidades hereditárias e os permitiam que se reproduzissem, ao mesmo tempo em que descartavam membros menos desejados da espécie. Claro que as pessoas não controlam a seleção na natureza, como fazem no processo de domesticação. Mas o fato de que as diferenças entre raças de pombos, cães e gatos emergiram de populações nas quais (1) havia variação (2) que era hereditária e (3) afetava o sucesso reprodutivo das variantes deixou Darwin confiante de que sua lógica estava correta.

Podemos testar a teoria darwiniana em experimentos formais tentando produzir evolução em laboratório, começando com uma população hereditariamente variada em atributos que afetem o sucesso reprodutivo dos indivíduos (por meio do controle exercido pelo pesquisador de quais indivíduos deixarão descendentes). Considere

o experimento de seleção artificial conduzido por Carol Lynch com camundongos domésticos que na natureza constroem ninhos com gramas macias e outras partes de plantas, mas que em laboratório aceitam prontamente algodão como material para ninho.⁹⁰² Pode-se estimar a quantidade de algodão coletada por um camundongo medindo-se o peso em gramas do material que ele leva para o ninho em um período de 4 dias. Na primeira geração de camundongos do experimento de Lynch, cada indivíduo coletou entre 13 e 18 gramas de algodão de um dispensador de algodão.

Lynch adotou essa variação como diferença individual hereditária. Ela tentou desenvolver uma “linhagem altamente coletora”, cruzando machos e fêmeas que coletavam quantidades relativamente altas de algodão, uma “linhagem pouco coletora” (cruzando machos e fêmeas que coletavam relativamente pouco algodão) e uma “linhagem controle” (cruzando machos e fêmeas escolhidos ao acaso de cada geração). Os filhotes produzidos a partir desses cruzamentos foram reproduzidos na mesma condição que seus pais, eliminando variações ambientais como possíveis causas das diferenças no comportamento dos animais. Quando os jovens tornaram-se adultos, mediu-se a quantidade de material de ninho coletado em um período de 4 dias. Permitiu-se que os coletores de algodão mais ávidos da linhagem altamente coletora se acasalassem, criando uma segunda geração selecionada, e fez-se o mesmo com os coletores menos ávidos da linhagem pouco coletora.

Lynch repetiu esse procedimento por 15 gerações, até que obteve camundongos da linhagem altamente coletora que coletavam, em média, cerca de 50 gramas de algodão para seus ninhos, enquanto que na linhagem pouco coletora a média girou em torno de 5 gramas. Os camundongos da 15ª geração do grupo-controle coletaram aproximadamente 20 gramas, praticamente a mesma quantidade que seus ancestrais (Figura 1.11).

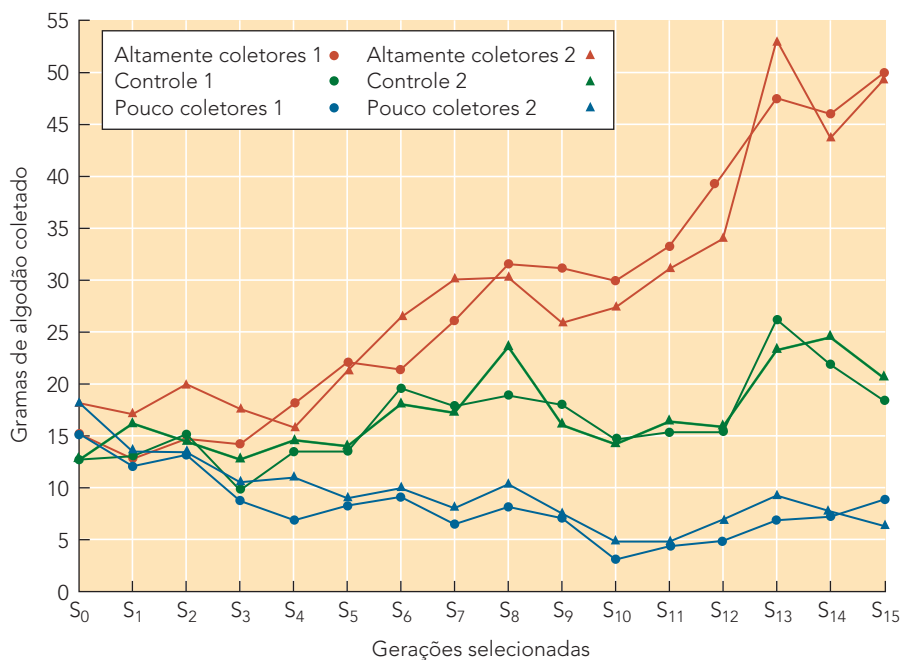


FIGURA 1.11 A seleção artificial causa mudanças evolutivas como previsto pela teoria da seleção natural. A pesquisadora permitiu que camundongos que coletavam grandes quantidades de algodão para construir seus ninhos só acasalassem entre si. Isso levou à evolução de uma população (linhagens altamente coletoras) cujos membros coletavam em média muito mais algodão do que as linhagens-controle, cujo comportamento não foi selecionado e, então, não se desenvolveu. De modo semelhante, o acasalamento seletivo de camundongos que coletavam relativamente pouco algodão resultou na evolução de linhagens pouco coletoras, cujos membros construíam ninhos muito pequenos. Os símbolos indicam a quantidade média de algodão coletado em um período de 4 dias a cada geração. Adaptada de Lynch.⁹⁰²

A evolução aconteceu em laboratório sob condições nas quais se esperaria que ocorressem mudanças evolutivas, se a teoria da seleção natural estivesse certa.

Confiança ainda maior na veracidade da seleção natural pôde ser adquirida com as várias demonstrações de que, ao contrário da seleção exercida por humanos, a seleção natural de fato causa mudanças evolutivas na natureza e isso pode acontecer extremamente rápido. Por exemplo, o sucesso com a criação de vacas de leite só se deu cerca de 5.000 anos atrás, na Europa setentrional, provavelmente porque nessa região poucas doenças fatais contagiosas ameaçavam o gado.¹³² Quando se estabeleceu a fabricação de laticínios, um gene mutante se espalhou naturalmente pela população humana tornando-nos capazes de digerir a proteína do leite na idade adulta.⁶⁶³ Embora crianças em todo o mundo sejam capazes de digerir a lactose, a maioria perde essa habilidade após o desmame, tornando-se intolerante a ela. Mas a seleção natural, agindo sobre a variação na habilidade de adultos de absorver o açúcar do leite, rapidamente disseminou a tolerância à lactose em adultos na cultura de criadores de gado da Europa setentrional e em alguns grupos africanos que criavam gado como fonte de leite tanto para crianças como para adultos.¹⁴⁵⁰

Para discussão

1.10 A Figura 1.12 apresenta os resultados de um experimento em que cães domésticos e os lobos, seus parentes mais próximos, criados por humanos, foram testados quanto à habilidade de localizar comida escondida em uma de duas vasilhas. Quando se permitia aos animais observar humanos olhando fixamente ou apontando para a vasilha que continha o alimento, os cães, significativamente mais vezes do que os lobos, iam direto para a vasilha correta. Nessa tarefa nem chimpanzés superam o desempenho dos cães. Além disso, filhotes criados em um canil com o mínimo de contato com humanos, também usam as pistas fornecidas pelas pessoas para achar a comida e fazem isso tão bem quanto filhotes que vivem com seus donos.⁶²² O que há em comum entre esse caso e o caso de evolução da tolerância à lactose em humanos?

Mudanças evolutivas ainda mais rápidas foram documentadas nos tentilhões de Darwin das Ilhas Galápagos. Ali, Peter e Rosemary Grant descobriram, por exemplo, que em anos de estiagem, quando as sementes menores que alimentam os tentilhões terrestres de porte médio (*Geospiza fortis*) eram escassas em relação às grandes sementes da planta *Tribulus cistoides*, a seleção “favorecia” animais com bico relativamente grande. Isso nos leva a pensar que pássaros com tendência hereditária a desenvol-

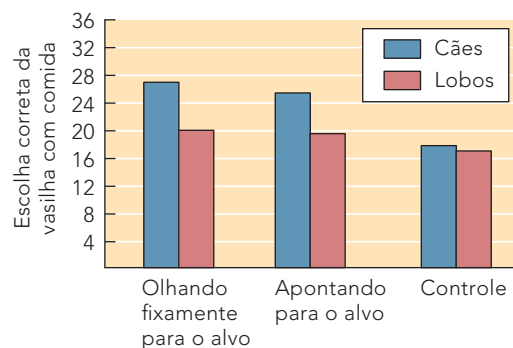


FIGURA 1.12 Um teste para ver se cães são mais sensíveis do que lobos criados por humanos aos sinais dados por seres humanos. Note como apenas os cães com fome, mas não os lobos com fome, usam a informação dada por uma pessoa que aponta ou olha fixamente para a vasilha que esconde a comida para achar a comida. Os resultados são dados pelo número médio de escolhas certas feitas em uma série de sessões com sete cães e sete lobos. O grupo-controle representa a situação em que a pessoa não olhava nem apontava para a vasilha correta. Adaptada de Hare e colaboradores.⁶²²

ver bicos maiores que a média (o tamanho do bico é uma característica transmitida de pais para filhos)⁷⁵⁴ tenham sobrevivido e se reproduzido por causa da habilidade em abrir sementes grandes e duras; enquanto isso, seus primos de bicos menores, hereditariamente herdados, morriam de fome em vez de se reproduzir.⁵⁶⁷ Em anos chuvosos, a situação se invertia, já que pássaros de bicos menores tinham mais habilidade com as sementes pequenas, agora abundantes, do que os tentilhões de bico grande. A vantagem alimentar temporária dos tentilhões de bico menor traduziu-se em vantagem reprodutiva, levando à evolução de uma população com maior número de animais de bico menor. Devido às mudanças seletivas anuais, o tamanho médio do bico dos tentilhões variou anualmente em resposta às mudanças nos recursos disponíveis para essas aves.

Existem muitos outros exemplos de efeitos evolutivos de variações não randômicas na reprodução, incluindo a evolução de bactérias resistentes à antibióticos,²⁸⁶ a mudança observada nas últimas décadas no comportamento de aves canoras no inverno (ver Capítulo 3), a velocidade e a perda de coloração melânica nas asas da mariposa *Biston betularia* nos últimos 150 anos (ver Capítulo 6) e a evolução na serpente negra australiana *Pseudechis porphyriacus* da aversão alimentar ao consumo do sapo-cururu *Bufo marinus*, introduzido recentemente no país e altamente tóxico.¹¹³²

Dada a riqueza de evidências de que mudanças evolutivas acontecem quando se tem as condições necessárias para a seleção natural, vamos assumir que indivíduos da maioria das espécies são dotados de alelos que se espalharam porque foram melhores do que qualquer outra forma alternativa em reproduzir seus dotes. Se isso é verdade, é provável que, praticamente todo o atributo hereditário de quase todas as milhares de espécies de plantas, animais, fungos, protozoários e bactérias, tenham algo a ver com o sucesso reprodutivo. Assim, quando biólogos querem entender as razões distais de porque um animal faz o que faz, eles quase sempre criam uma hipótese de estudo consistente com a teoria da seleção natural.

É preciso entender que alguns traços não parecem aumentar o sucesso reprodutivo de um indivíduo. Por exemplo, o langur hanuman, macaco asiático do norte da Índia, gasta muito tempo e energia tentando matar os filhotes de fêmeas com as quais vivem em bandos.⁶⁸⁷ Esse gracioso primata de membros longos vive em grupos de um ou mais machos adultos grandes, e diversas fêmeas menores com seus filhotes (Figura 1.13). Jovens langures correm grande risco de serem atacados quando um



FIGURA 1.13 Fêmeas de langur hanuman e filhote. Machos disputam o monopólio do acesso sexual às fêmeas do grupo, como as da fotografia.



FIGURA 1.14 Machos de langur hanuman cometem infanticídio. (A) Filhote langur que ficou paralisado depois de levar uma mordida na espinha (repare na ferida) de um macho. Esse filhote foi atacado repetidamente durante algumas semanas, perdendo um olho e depois a vida aos 18 meses. (B) Um macho infanticida foge de uma fêmea de um grupo no qual tentava entrar. A, fotografia de Carola Borries; B, fotografia de Volker Sommer, adaptada de Sommer.¹³⁶⁸

novo macho adulto torna-se dominante, o que em geral acontece quando ele consegue expulsar o macho alfa anterior. O novo macho do território, que pode vir de outro bando, se tiver chance, tentará separar mães e filhotes, atacando as fêmeas e mordendo com violência os bebês (Figura 1.14A).

No entanto, matar bebês langures não é tarefa fácil; machos infanticidas têm que enfrentar as fêmeas que unem forças para defender os filhotes (Figura 1.14 B).¹³⁶⁹ Na tentativa de eliminar um filhote, o macho corre o risco de se ferir. Por que ele se arrisca e, mais ainda, por que coloca em risco a estima de todas as fêmeas que deverão se tornar suas parceiras quando quiser produzir filhotes próprios? A aparente desvantagem de tornar-se um macho infanticida leva a crer que esse comportamento não é produto de seleção natural, mas sim um comportamento anormal ou uma resposta patológica à superpopulação. Na verdade, essa hipótese não evolutiva para o infanticídio foi levantada por observadores de langures,³³⁰ que perceberam que esses animais frequentemente são alimentados por aldeões indianos e, talvez por isso, hoje a densidade populacional seja bem maior do que no passado. Sob as novas condições, o comportamento dos machos poderia ter sido forçosamente alterado, levando a reações mal adaptativas e hiperagressivas contra os filhotes.

Mas Sarah Hrdy, outra observadora de langures, estava confiante de que a teoria darwiniana fornecia uma solução legítima para o quebra-cabeça do infanticídio.⁶⁸⁷ Ela achava que talvez machos matadores aumentassem suas chances de se reproduzir ao deixar as mães dos filhotes mortos sem outra opção adaptativa a não ser reproduzirem-se com eles. Ao ter seu filhote eliminado, a fêmea abreviaria seu ciclo reprodutivo e ficaria pronta para engravidar do macho infanticida, antes do tempo normal, trazendo como consequência um aumento no número de descendentes do macho.

Deixaremos de lado por enquanto, a questão de se a hipótese de Hrdy está correta ou não. O que interessa aqui é que a explicação dela para a pergunta “Por que cometer infanticídio?” deriva da teoria darwiniana ao se concentrar em como os machos podem aumentar o sucesso reprodutivo praticando o infanticídio. Se eles de fato aumentam, dessa forma, seu sucesso reprodutivo, as causas proximais desse comportamento teriam se difundido nas gerações passadas de langures hanuman que vivessem em condições completamente naturais.

Temos assim duas possíveis explicações para o infanticídio dos langures machos: a hipótese da patologia social e a hipótese da antecipação da reprodução dada por Hrdy. Entretanto, há ainda outra ideia: talvez machos langures cometam infanticídio como forma de regulação populacional. Sob altas densidades populacionais, há um aumento na busca dos langures por recursos alimentares, o que favoreceria mecanismos para a prevenção de superpopulação. O infanticídio, embora brutal e odioso, poderia ajudar bandos de langures a preservar os recursos vitais para a sobrevivência em longo prazo.

O problema com a seleção de grupo

Essa hipótese de regulação da população certamente é evolutiva porque explica o infanticídio em termos históricos. Ela propõe que essa característica tenha evoluído porque, no passado, grupos (ou mesmo espécies inteiras) que não tinham meios de manter suas populações em razoável harmonia com os suprimentos alimentares disponíveis se extinguíram. Ao contrário, aquelas que tinham alguns machos infanticidas tiveram mais chance de se ajustar em número de acordo com os recursos disponíveis e assim persistiram por um tempo maior. Mas note que, embora essa hipótese prediga que o infanticídio se disseminou por causa de suas consequências benéficas, o beneficiário não são os machos infanticidas e sim todo o grupo ao qual ele pertence. Portanto, o processo evolutivo que generaliza o infanticídio não é a seleção darwiniana, que se baseia na diferença no sucesso reprodutivo entre indivíduos, mas sim uma forma de **seleção de grupo**, baseada na diferença entre grupos na habilidade de sobreviver.

A teoria da seleção de grupo na sua forma original foi elucidada em detalhes no livro escrito por V.C. Wynne-Edwards, em 1962.¹⁶²² De acordo com Wynne-Edwards, as espécies têm um potencial tão grande para destruir tudo aquilo de que elas dependem, que só aquelas que adquirem a capacidade de controlar sua população conseguem evitar a autodestruição. Espécies que tivessem sucesso a ponto de ter alguns indivíduos suicidas conseguiriam manter baixos seus números de indivíduos e preservados seus recursos essenciais básicos. Wynne-Edwards identificou especificamente o infanticídio como um dos mecanismos de “mortalidade social” que contribuía para a estabilização populacional no reino animal (embora em 1962 ninguém soubesse de sua ocorrência em langures).

A teoria da seleção de grupo foi desafiada por George C. Williams, em 1966, em *Adaptação e Seleção Natural*,* provavelmente o livro mais importante já escrito sobre a teoria da seleção natural desde *A Origem das Espécies*. Williams mostrou que a sobrevivência de formas alternativas de alelos era muito mais provável de ser determinada por diferenças no sucesso reprodutivo de indivíduos geneticamente diferentes, do que por diferenças entre grupos geneticamente diferentes.¹⁵⁷⁸ Podemos ilustrar o argumento dele com o exemplo dos langures. Imagine que no passado de fato houvesse machos dispostos a correr o risco de se ferir gravemente, ou mesmo morrer, ao matar filhotes como forma de regular o tamanho do bando em benefício do grupo. Se diria, em um caso desses, que a seleção de grupo favoreceria os alelos que determinavam machos infanticidas porque o grupo como um todo se beneficiaria com a remoção do número excessivo de filhotes.

Mas, nessa espécie, a seleção natural darwiniana também atuaria, dado que em algum momento houve dois tipos geneticamente diferentes de machos – um que praticava o infanticídio para o bem do grupo e outro que deixava outros machos pagarem o preço da regulação populacional. Se os não matadores vivessem e se reproduzissem mais, qual desses dois tipos se tornaria mais comum na próxima geração? Que material hereditário se tornaria mais frequente na população ao longo do tempo? O infanticídio persistiria por muito tempo nessa população de langures?

Esse tipo de experimento imaginativo convenceu Williams e seus leitores de que a atuação da seleção darwiniana sobre as diferenças entre indivíduos de uma popu-

* N. de T. Nome original do livro: *Adaptation and Natural Selection*.

lação ou espécie normalmente terá efeitos evolutivos mais fortes do que a seleção de grupo agindo sobre as diferenças entre grupos inteiros. Sim, a seleção de grupo pode acontecer, já que os grupos podem reter sua integridade por longos períodos e diferir geneticamente de modo a influenciar suas chances de sobrevivência. Mas se a seleção de grupo favorecer uma característica envolvida em autossacrifício reprodutivo, ao mesmo tempo em que a seleção natural contra-atar, é mais provável que a seleção natural vença a seleção de grupo, como acabamos de ver no exemplo hipotético dos langures. Embora outras formas da teoria de seleção de grupo tenham merecido fortes defensores,^{1360, 1586, 1590} quase todos os biólogos do comportamento foram persuadidos por Williams a distinguir entre a ingenuidade da seleção de grupo *a la* Wynne-Edwards e a hipótese de seleção individual (ou seleção de genes). Muitos pesquisadores ao explorar as questões distais do comportamento usam a teoria de Darwin para produzir suas hipóteses.

Para discussão

1.11 Lêmings são pequenos roedores que vivem na tundra da região ártica. Sua população passa por uma grande variação. Sob altas densidades populacionais, vários indivíduos deixam seus lares e viajam longas distâncias. Durante esse tempo, muitos morrem, alguns porque se afogam ao tentar atravessar rios ou lagos. Uma explicação popular para seu comportamento é que os viajantes estão de fato cometendo suicídio para aliviar a superpopulação. Ao sair e morrer, os lêmings suicidas deixam abrigo e comida para os que ficam. Esses sobreviventes perpetuam a espécie, salvando-a da extinção. Que teoria foi usada na elaboração dessa hipótese? Como George C. Williams usaria a charge de Gary Larson (Figura 1.15) para avaliar criticamente a hipótese?

1.12 Como mencionado acima, alguns pesquisadores acreditam que a seleção de grupo exerça um papel nas mudanças evolutivas. Por exemplo, David S. Wilson e Edward O. Wilson propuseram o que chamaram de seleção multinível, que segundo eles abrange uma forma de seleção de grupo.¹⁵⁸⁶ Leia o artigo deles e depois leia o artigo de Kern Reeve.¹²⁰⁵ Qual é a visão de Reeve da seleção de grupo wilsoniana? Os Wilson estão propondo uma renovação da seleção de grupo de Wynne-Edwards ou têm outra coisa em mente? Confira também Shavit e Millstein.¹³¹⁰

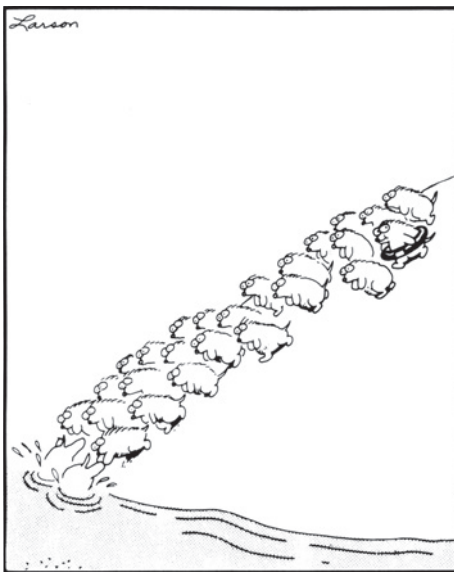


FIGURA 1.15 Variação na tendência suicida de um tipo fictício de espécie de lêmingue. Cortesia de Gary Larson.

Testando hipóteses alternativas

Temos que concordar que a hipótese de infanticídio para o bem do grupo tem deficiências lógicas que reduzem sua plausibilidade, enquanto que a hipótese de Hrdy da antecipação da reprodução tem o mérito de se apoiar em uma teoria lógica e extremamente confiável. Mas, como já vimos, isso não basta para ser aceita, independente de quão plausível ela pareça. Hipóteses precisam ser testadas. No caso do infanticídio dos langures, podemos considerar três alternativas: a hipótese não evolutiva da patologia social e as duas hipóteses evolutivas esboçadas acima. Para testar essas alternativas, precisamos primeiro fazer previsões testáveis.

Se altas densidades populacionais são de fato a causa para o comportamento anormal de machos langures (a hipótese da patologia social) ou se de fato ameaça a sobrevivência de grupos de langur e assim ativa o infanticídio por meio do autossacrifício de machos (a hipótese da regulação populacional), só esperaríamos encontrar prática de infanticídio em machos de áreas cujos grupos de langures hanuman vivem sob densidades populacionais excepcionalmente altas. No entanto, ao contrário dessa previsão, o infanticídio geralmente ocorre em grupos com densidades moderadas, ou até baixas, em locais onde não são alimentados por pessoas.^{148, 1043} Essas descobertas enfraquecem nossa confiança em ambas as hipóteses – patologia social e regulação populacional – de infanticídio praticado por machos langures.

E quanto à hipótese de antecipação da reprodução de Hrdy? Ela não é a única hipótese darwiniana para infanticídio. Outra possibilidade é a de que machos matem filhotes, depois de assumir o comando de um bando de fêmeas, para comê-los e assim repor suas reservas de energia exauridas na batalha. O canibalismo é amplamente difundido no reino animal, mesmo entre alguns primatas,⁹⁷⁴ e não podemos deixar de considerá-lo uma possibilidade para os langures também. As duas hipóteses (1) canibalismo e (2) antecipação da reprodução geram uma predição idêntica; prevê-se que o infanticídio deva acontecer logo após a tomada de comando do bando, quando os machos (1) estão presumivelmente exauridos de energia e (2) precisam se reproduzir rapidamente se quiserem ter o maior número de descendentes possível. O fato de o infanticídio estar associado com o período que se segue imediatamente após a tomada de controle do bando não nos permite discriminar as duas hipóteses. No entanto, se a hipótese de canibalismo estiver correta, podemos prever também que machos langures comerão os filhotes mortos. Como ninguém os viu fazendo isso, não é provável que o infanticídio tenha evoluído nessa espécie por causa do benefício nutricional para os machos.

A hipótese de antecipação da reprodução leva a algumas previsões adicionais. Em primeiro lugar, não esperaríamos ver machos matando os próprios filhotes, que carregam seus genes, porque isso obviamente prejudicaria seu sucesso reprodutivo. Em um grupo de langures composto de vários machos adultos, não apenas um macho dominante, foram registrados 16 casos de infanticídio a partir dos quais foi possível comparar o DNA do matador presumível com o dos filhotes mortos. Em nenhum dos casos, como previsto, o matador era o pai das vítimas.¹⁵⁰

A hipótese de antecipação da reprodução também leva à predição de que as fêmeas que tiveram seus filhotes mortos por um macho irão prontamente interromper aquele ciclo sexual e ficar receptivas para aquele mesmo macho. De fato, fêmeas de langur que têm sua receptividade sexual suprimida quando estão amamentando, ao perderem os filhotes ficam rapidamente receptivas de novo. As fêmeas sem filhotes engravidam e dão à luz filhotes cujo DNA bate com o do macho infanticida.^{687,1368} Portanto, os testes da hipótese da antecipação da reprodução foram positivos.

Mas quanto mais predições e testes são feitos, melhor; por exemplo, se o infanticídio for adaptativo para machos de langures por aumentar suas chances de engravidar fêmeas que, de outra forma, estariam ocupadas cuidando de filhotes de outros machos, ele também deveria ser adaptativo em outras espécies com sistema social semelhante ao do langur hanuman. Podemos verificar essa predição ao ver o que acontece quando leões competem pelo poder de um harém ou grupo de fêmeas que vivem juntas. Nesse momento, machos novos expulsam o chefe anterior do harém. Nessas circunstâncias, a seleção darwiniana levaria à perpetuação do comportamento infanticida por meio dos recém-chegados que, eliminando filhotes de antigos residentes, deixam as leas com poucas opções além de entrar no cio novamente para repor a ninhada morta. Como previsto, machos recém-chegados caçam filhotes de até 9 meses de vida e tentam matá-los, frequentemente com sucesso (Figura 1.16), apesar da resistência das mães.¹¹⁸⁰ Quando uma leoa perde seus filhotes, ela interrompe seu ciclo sexual e acasala com o companheiro infanticida. Se ela tivesse conseguido manter o filhote, ela não se tornaria sexualmente receptiva até ele atingir 2 anos. Como o título de dono de um harém de fêmeas de um leão



FIGURA 1.16 Prática de infanticídio por um leão. Este macho carrega um filhote que matou depois de expulsar o macho adulto que vivia nesse harém. Fotografia de George Schaller.



FIGURA 1.17 Resposta evolutiva ao risco de infanticídio. Essa barata d'água macho protege o ninho com ovos contra fêmeas infanticidas que poderiam destruir a ninhada atual para substituir esses ovos por seus próprios ovos. Fotografia de Bob Smith.

dura em média 2 anos, os benefícios reprodutivos do infanticídio para um macho depois da tomada de poder são óbvios. De fato, em algumas populações, os leões podem matar o equivalente a um quarto dos filhotes que morrem no primeiro ano de vida.¹¹⁸⁰

Embora leões e langures não sejam espécies com parentesco próximo, a existência de machos infanticidas em ambas é uma forte evidência de que esse comportamento gera vantagem reprodutiva para os matadores por adiantar seu acesso a fêmeas férteis. Até hoje, registrou-se infanticídio cometido por macho em mais de 50 espécies de mamíferos,¹⁶¹² assim como em aves¹⁴⁸⁸ e aranhas.¹²⁸⁸ Cada caso ajuda a testar a hipótese de que o comportamento evoluiu no langur por aumentar as oportunidades reprodutivas de matadores de filhotes bem-sucedidos.

Outros tipos de infanticídio também oferecem evidências relevantes para testar a hipótese da antecipação da reprodução. Por exemplo, em uma espécie em que as fêmeas competem pelo acesso sexual ao macho, podemos prever que o comportamento infanticida tenha evoluído nelas, se o infanticídio levar os machos a aceitá-las mais rápido. Isso confirmou-se na barata d'água, espécie de inseto da ordem Hemiptera e da família Belostomatidae cujos machos cuidam de grandes quantidades de ovos depositados por suas parceiras (Figura 1.17).¹³⁵⁴ Se o número de ovos sob seu cuidado for suficientemente grande, o macho não se reproduzirá com novas fêmeas. Por isso, a fêmea que encontrar um macho chocando pode acabar atacando e destruindo todos os ovos. Nessas circunstâncias, o macho que ficou sem ovos pode acasalar com a fêmea destruidora de ovos e depois cuidar dos ovos que ela puser em um galho ou graveto.

A mesma coisa acontece com a jaçanã, ave aquática na qual machos incubam os ovos das parceiras e protegem os filhotes quando eles eclodem. Também nessa espécie as fêmeas às vezes cometem infanticídio, matando os filhotes de outras fêmeas antes de se reproduzir com os machos que perderam sua ninhada. A fêmea matadora deposita seus ovos aos cuidados do macho, conseguindo um guardião para sua prole em menos tempo do que se tivesse esperado que ele concluísse a criação da ninhada anterior.⁴⁴⁰

Para discussão

1.13 Aparentemente, langures hanuman machos usam uma regra prática para decidir que filhotes matar: atacam filhotes de fêmeas com as quais eles não copularam antes do nascimento dos filhotes. Com base nessa descoberta, pesquisadores elaboraram uma explicação para a observação de que, após o processo de tomada de poder de um grupo por um macho, fêmeas já grávidas eventualmente se acasalam com esse macho recém-chegado. Esses pesquisadores sugeriram que o comportamento da fêmea criaria incerteza de paternidade, ótima forma de limitar o ato infanticida. Se as fêmeas também deixassem machos incertos quanto à paternidade dos filhotes em bandos formados por vários machos adultos, que predições você faria sobre (1) a duração da receptividade das fêmeas em cada ciclo reprodutivo, (2) a relação entre o período de cio das fêmeas e o tempo de ovulação, e (3) a ocorrência de cópulas com machos subordinados e machos dominantes que tentam monopolizar o acesso sexual às fêmeas? Com base na hipótese de incerteza de paternidade, que significado você dá para a descoberta de que langures hanuman machos copulam com mais frequência com fêmeas férteis do que com fêmeas grávidas?¹⁰⁸³

1.14 Todo quebra-cabeça científico, não apenas o infanticídio, pode ser solucionado testando-se hipóteses alternativas. Considere, por exemplo, o fato de que corujas-buraqueiras coletam fezes secas de mamíferos e as espalham em torno da entrada da suas tocas subterrâneas. Uma hipótese para esse comportamento estranho e que consome tempo é que o cheiro das fezes torna o ninho mais seguro para elas e para os seus filhotes, mascarando seu próprio cheiro que poderia ajudar predadores a encontrá-las. Que outras hipóteses você poderia apresentar para esse comportamento? Que predições você faria para as explicações alternativas para esse comportamento? Após resolver essa parte do problema, compare suas hipóteses e predições com as desenvolvidas por Matthew Smith e Courtney Conway.¹³⁵²

Certeza e ciência

A partir do resumo que fiz das pesquisas sobre infanticídio, você deve ter deduzido que acredito que a hipótese da antecipação da reprodução se aplica a langures e leões, baratas d'água e jaçanãs. E acredito mesmo – mas posso estar errado, como de fato alguns outros pesquisadores acham que estou.^{78, 135, 333} Essas diferenças de opinião nos lembram que conclusões científicas são de certo modo temporárias. Conclusões tiradas no passado mudaram de forma drástica sempre que novas evidências levantaram dúvidas sobre hipóteses, até então amplamente aceitas. Por exemplo, quando eu estudava no *Amherst College*, meu professor de paleontologia me convenceu de que os continentes da Terra nunca saíram do lugar. No entanto, à medida que novas descobertas mostravam o contrário, aquela antiga visão foi sendo abandonada, e hoje todos os professores de paleontologia ensinam a seus alunos a teoria da movimentação das placas tectônicas e a ideia de que os continentes estão hoje em locais muito distantes de suas posições originais.

Rejeitar um conhecimento previamente estabelecido é muito comum na ciência. Os cientistas tendem a ser céticos, talvez porque recompensas especiais são concedidas àqueles que mostram que conclusões já publicadas estão erradas. Cientistas constantemente reanalisam, de bom humor, ou nem tanto, o que seus colegas descobrem e, às vezes, reavaliam uma hipótese já publicada. Um exemplo é a proposição de que o gene *avpr1a* tinha conexão causal com a monogamia no arganaz-do-campo. Dados obtidos no experimento de transplante de gene, antes descrito neste capítulo, claramente sustentavam a premissa de que esse gene levava seus portadores à monogamia. Além disso, estudos adicionais feitos em 2004, depois do experimento de transplante, levaram a equipe de pesquisa do arganaz-do-campo à conclusão de que a chave da diferença genética entre roedores monogâmicos e não monogâmicos estava em um segmento de DNA (na região promotora) adjacente ao componente do *avpr1a* que codificava a proteína.⁶¹⁴ Mas, em 2006, uma equipe de pesquisa suíça chefiada por Gerald Heckel resolveu olhar novamente para o gene que expressava o receptor de vasopressina 1a.⁴⁶⁵ Ao examinarem o DNA de 25 espécies de roedores, e não apenas quatro espécies de roedores silvestres, eles viram que quase todas as espécies, independentemente de serem monogâmicas ou não, tinham formas muito semelhantes do gene *avpr1a* logo abaixo daquela região promotora supostamente crítica do gene que se supôs ser a base das diferenças entre a monogamia do arganaz-do-campo e a poliginia do roedor-da-campina. O título do artigo em que esses resultados foram publicados diz tudo: “A monogamia em mamíferos não é controlada por um único gene”. Na verdade, nem o roedor-da-campina e nem um parente próximo dele têm a sequência especial de bases encontrada na região promotora do *avpr1a* do arganaz-do-campo. No entanto, muitos outros roedores silvestres tipicamente poligínicos e outros mamíferos poligínicos têm o pedaço de DNA-chave na região promotora de gene *avpr1a*. Essa descoberta torna estranha a predição de que roedores monogâmicos e poligâmicos diferem consistentemente em relação a apenas um componente de um gene. Diante desse conflito de resultados é apropriado ter cautela em relação à hipótese da existência de um único gene para a monogamia.

A incerteza dos cientistas quanto à existência de uma verdade absoluta, pelo menos quando falam das ideias de outras pessoas, frequentemente deixa os não cientistas nervosos. Isso acontece em parte porque os resultados científicos normalmente são apresentados ao público como se tivessem sido escritos em pedra, isto é, de forma imutável. Mas qualquer um que tenha dado uma olhada na história da ciência perceberá que novas ideias chegam continuamente para substituir ou modificar as que já existem.⁸¹⁷ Sem dúvida, a grande força da ciência está na disposição de pelo menos alguns cientistas em considerar novas ideias e testar velhas hipóteses repetidamente, mesmo que algum colega pense que isso é perda de tempo.

Tenha isso em mente enquanto resenhamos algumas conclusões científicas recentes nos capítulos seguintes. Começaremos examinando aspectos proximais e distais

do canto dos pássaros (no Capítulo 2) antes de olhar mais de perto para as diferentes análises proximais do comportamento (Capítulos 3 a 5). Em seguida, vamos mudar o foco para as questões distais, sobre história evolutiva e adaptação (Capítulos 6 a 13). O livro acaba com um capítulo sobre evolução do comportamento humano. Obrigado aos muitos pesquisadores do comportamento que exploraram esses temas. Como há muito sobre o que escrever, vamos começar logo.

Resumo

1. As causas de qualquer comportamento podem ser potencialmente entendidas dentro de quatro diferentes níveis de análise, que envolvem como: (1) o comportamento se desenvolve; (2) mecanismos fisiológicos agem para tornar o comportamento possível; (3) o comportamento promove o sucesso reprodutivo do animal; e (4) o comportamento se originou e foi modificado ao longo do tempo evolutivo.
2. Esses quatro níveis de análise podem ser agrupados em dois: (1) aqueles que lidam com causas proximais ou imediatas do comportamento, ligadas à atividade dos sistemas de desenvolvimento interno e fisiológico, e (2) aqueles que lidam com causas distais ou evolutivas de longo prazo do comportamento, ligadas a questões sobre valor adaptativo e modificações históricas.
3. As causas proximais e distais estão inter-relacionadas. Os genes presentes nos animais hoje são os que sobreviveram ao processo histórico dominado pelos efeitos das antigas diferenças entre os indivíduos por meio do seu sucesso reprodutivo. O genótipo naturalmente selecionado de um animal atual influencia o desenvolvimento de um indivíduo, afetando a natureza dos mecanismos proximais que o animal adquire e que, em troca, os tornam capazes de fazer alguma coisa particular.
4. Tanto as questões proximais quanto as distais do comportamento podem ser cientificamente investigadas de modo semelhante:
 - a. Começamos com uma pergunta sobre o que leva um animal a fazer o que faz.
 - b. Planejamos uma hipótese de trabalho, uma possível resposta à questão.
 - c. Usamos essa possível explicação para fazer uma predição sobre o que esperamos observar em um experimento ou na natureza se a hipótese estiver correta.
 - d. Então, coletamos os dados necessários para determinar se a predição está correta ou incorreta.
 - e. Se os resultados reais não correspondem aos esperados, concluímos que a hipótese levantada provavelmente está errada; se as evidências conferem com os resultados previstos, concluímos que a hipótese pode ser temporariamente aceita como correta.
5. A natureza das nossas teorias afeta o tipo de hipóteses de trabalho que elaboramos. A teoria evolutiva darwiniana nos leva a questionar como dado comportamento aumenta o sucesso reprodutivo do indivíduo; se o comportamento foi moldado ao longo do tempo por seleção natural darwiniana, ele deve ter sido melhor do que todas as outras formas que tenham aparecido nas gerações anteriores em promover sucesso reprodutivo individual.
6. Uma teoria alternativa, a teoria da seleção de grupo de V.C. Wynne-Edwards, gera hipóteses de trabalho que se focam em como dado comportamento ajuda grupos a sobreviverem; se o comportamento em questão foi moldado ao longo do tempo por seleção de grupo, ele deve ser melhor do que todas as outras formas em ajudar grupos inteiros a evitar a extinção.

7. Atualmente, quase todos os biólogos do comportamento usam como alicerce para suas hipóteses a teoria darwiniana em vez da teoria da seleção de grupo de Wynne-Edwards. Isso acontece provavelmente porque a seleção no nível do indivíduo tem mais poder de causar mudanças evolutivas do que a seleção de grupo. A lógica dessa conclusão pode ser entendida se imaginarmos o que aconteceria ao longo do tempo com um comportamento benéfico ao grupo, mas que levasse indivíduos que o executam a produzir menos descendentes do que outros que não se sacrificaram (nem sacrificam seus genes particulares).
8. A beleza da ciência reside na habilidade dos cientistas de usar lógica e evidências para avaliar a validade de suas teorias concorrentes e hipóteses alternativas. O sucesso de pessoas que usam a abordagem científica está na eliminação de explicações que falham em seus testes e na aceitação das que passam em seus exames.

Leitura sugerida

Grandes livros escritos por cientistas que estudaram as questões proximais do comportamento animal incluem o *To Know a Fly*³⁸⁴ de Vincent Dethier e o *Nerve Cells and Insect Behavior* de Kenneth Roeder.¹²³⁴ Os livros *Curious Naturalists*¹⁴⁴⁶ de Niko Tinbergen e o *King Solomon's Ring*⁸⁸⁶ de Konrad Lorenz fazem a ligação entre as abordagens proximais e distais. Veja ainda *Life on a Little Known Planet*⁴⁴⁷ de Howard Evans e *The Tungara Frog*¹²⁶⁰ de Michael Ryan.

Para livros de outros cientistas que captaram a delícia do trabalho de campo, consulte *Wasp Farm*⁴⁴⁸ de Evans, *In a Patch of Fireweed*⁶⁴⁴ e *The Geese of Beaver Bog*⁶⁴⁷ de Bernd Heinrich, *The Year of the Gorilla*¹²⁸² de George Schaller e *The Herring Gull's World*¹⁴⁴⁸ de Niko Tinbergen, bem como o *In the Shadow of Man*⁵⁵¹ de Jane Goodall, *Almost Human*¹³⁹⁸ de Shirley Strum, *Elephant Memories*¹⁰¹⁴ de Cynthia Moss e *Journey to the Ants*⁶⁷⁰ de Bert Hölldobler e E. O. Wilson. *Into Africa* de Craig Packer nos fala como é trabalhar com leões na natureza,¹⁰⁹³ enquanto *Langurs of Abu* de Sarah Hrdy fornece uma descrição do trabalho dela sobre o infanticídio.⁶⁸⁷ O soberbo livro *Ravens in Winter* de Bernd Heinrich oferece um cenário especialmente claro de como os cientistas testam hipóteses alternativas.⁶⁴⁶ A complexa história da monogamia do arganaz-do-campo com seus componentes proximais e distais foi revista recentemente por Steve Phelps e Alexander Ophir.¹¹³¹ Para um ensaio provocativo sobre a natureza da própria ciência, leia "Conduct, misconduct and the structure of science" de Woodward e Goodstein.¹⁶¹⁷

Charles Darwin tinha algo útil para dizer sobre a lógica da seleção natural na *Origem das espécies*,³⁴⁸ assim como Daniel Dennett³⁸² e Richard Dawkins.^{364,368} O clássico *Adaptation and Natural Selection*¹⁵⁷⁸ de G. C. Williams derruba argumentos ingênuos tipo "para o bem da espécie". D. S. Wilson e E. O. Wilson tentam explicar porque precisamos de uma nova forma de teoria de seleção de grupo.¹⁵⁸⁶