

# Sobre a questão das estratégias alternativas em Biologia

RICARDO SERRÃO SANTOS (\*)  
LUÍS A. VICENTE (\*\*)

## INTRODUÇÃO

### UNIDADE E DIVERSIDADE EM BIOLOGIA

O investigador canadiano Mart Gross (1982), após um longo estudo de campo sobre o sistema social de uma variedade de peixe-sol da América do Norte (*Lepomis macrochirus*), concluiu que aproximadamente 85 % da população activa de machos reprodutores procurava parasitar 15 % de machos que construía ninhos e dedicavam cuidados parentais aos embriões. Como realça o autor, este resultado é de facto espantoso para um peixe em que o comportamento reprodutor do macho era previamente caracterizado pela sua territorialidade, corte activa às fêmeas e cuidados parentais.

É possível, mesmo que parcialmente, relacionar esta aparente inadequação entre os factores observados por Gross e as ideias anteriores ao seu trabalho, com a história das concepções abstractas e dos modelos dos cientistas.

O objectivo de qualquer ciência é pelo menos numa fase de afirmação, a definição

de um campo próprio; assim, os naturalistas tiveram, a certa altura, necessidade de «arrumar», de ordenar, de classificar os seres vivos que são o seu objecto de estudo. Deste modo, havia que, numa fase inicial, abstrair de uma parte substancial da diversidade orgânica, para que fosse possível uma organização dos seres por relações de semelhança, tanto estruturais como funcionais. Deste modo, a necessidade de classificação exigia a valorização da unidade do mundo vivo.

Este processo histórico é particularmente evidenciado pela evolução da taxonomia biológica. Refira-se que para o seu fundador, Lineu, no século XVIII bastou um sistema hierárquico de classificação apenas com os seguintes cinco níveis: *reinos*, *classes*, *ordens*, *géneros* e *espécies*. Um tal sistema mostrava-se suficiente para classificar as 5250 espécies vegetais do seu *Systema Plantarum* de 1753, e as 4235 espécies de animais constantes do *Systema Naturae* de 1758 (Dobzhansky, 1970). Todas as outras categorias taxonómicas foram sendo acrescentadas à medida das necessidades, à medida que se penetrava mais na diversidade e na complexidade dos sistemas em estudo. Nesta fase inicial é suficiente e perfeitamente compreensível a adopção de um conceito tipológico

(\*) Universidade dos Açores.

(\*\*) Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

de espécie (sobrevvalorização da unidade, em que ao indivíduo médio é atribuído um valor de arquétipo e aos desvios à média um valor ilusório). O conceito populacional (a variabilidade é reconhecida como real e a média como uma abstracção da qual se aproximam os elementos da população, em resultado das pressões de selecção) só surge quando se torna necessário, quando os taxonomistas se começam a debruçar sobre a diversidade intra-específica.

É, de facto, um engano pensar-se que os «tipologistas» do século XVIII não tinham consciência da diversidade intra-específica. Essa consciência está bem patente nas descrições específicas, em que desde o início são explicitados os «intervalos de confiança» para cada descrição. As razões da adopção de tal conceito deveriam ser fundamentalmente de ordem pragmática — o conceito tipológico respondia claramente à necessidade das classificações iniciais: a definição da diversidade supra-específica.

Mas, como muitas outras disciplinas da Biologia, a etologia, particularmente nas suas fases iniciais, teve a maior parte das vezes o seu universo conceptual ligado à evolução das concepções teóricas da taxonomia. A constatação de uma unidade específica que só poderia ser explicada pela existência de um conjunto de mecanismos biológicos tendentes a assegurá-la, levaria os primeiros etólogos a tentar demonstrar que também o comportamento deveria, pelo menos em parte estar sujeito a esses mesmos mecanismos, podendo portanto ser abordado como qualquer fenótipo morfológico (Santos, 1988).

Herdeira dos processos de abordagem da Vida próprios da História Natural e com uma evolução paralela aos outros campos da Biologia, procurando a unidade do mundo vivo postulada por Darwin, a etologia começou pela busca dos mecanismos universais do comportamento de que é paradigma, por exemplo, a elaboração de *uma teoria universal do instinto*.

Assim, se em determinada altura a taxonomia se debruça fundamentalmente sobre a diversidade supra-específica, também a etologia, que se baseia na observação naturalista e na teoria da evolução, dos dois princípios darwinianos — *variação e sobrevivência dos mais aptos*, teve tendência a concentrar o primeiro na dimensão supra-específica.

Por outro lado, o conceito de *sobrevivência dos mais aptos*, na sua interpretação mais restritiva, talvez tenha também contribuído para limitar a apreciação de variação intra-específica, contribuindo para que se apreciassem fenótipos dominantes, i.e. fenótipos caracterizados pela excelência e eficácia e que se supunha moldados pela selecção natural, sendo as diferenças, quando referidas, atribuídas a variações em extinção, falhas de valor de sobrevivência.

A partir da década de 30, a noção de *Umwelt*, introduzida por Jakob von Uexküll (1921) é impregnada pela ideia de *comportamento típico da espécie* (*species typical behaviour*), que se articula com o objectivo inicial da investigação etológica: demonstrar que o comportamento é passível de constituir carácter taxonómico válido e que, uma dada espécie tende a apresentar um repertório característico de padrões comportamentais (e.g. Lorenz, 1941).

Nesta perspectiva, o objectivo de grande parte dos trabalhos de etologia é a elaboração exaustiva de inventários de actos (etogramas) num conjunto de animais, do mesmo modo que o anatomista com fins taxonómicos descreve os ossos que constituem o esqueleto desses mesmos animais.

A reforçar este tipo de investigação havia por exemplo, no dizer de Mayr (1970), indícios evidentes de que *o mecanismo etológico de isolamento entre espécies deveria ser um dos mais importantes e frequentes nos animais* (vd. também Médioni & Boesinger, 1977). Na realidade, a comunicação recíproca entre potenciais parceiros sexuais através de um conjunto de padrões de comporta-

mento conduz os indivíduos à reprodução. Geralmente, a receptividade só é no entanto possível se os padrões forem específicos, caso contrário pode nem chegar a haver cópula (Santos, 1988). Os etólogos criaram mesmo o conceito de *eto-espécies* que diferem das afins somente pela diversidade de comportamentos (Vicente *et al*, 1987).

A etologia dedicou assim grande parte do seu esforço à catalogação dos comportamentos típicos das espécies. Nos seus primeiros anos a etologia apareceu embebida de uma perspectiva de classificação muito rígida.

Deste trabalho germinou a ideia chave da etologia clássica, a de *comportamento típico da espécie*, que se articula com outros conceitos estruturais de alguns dos seus modelos de comportamento, como os de *estímulo sinal*, *padrão fixo de acção* e de *mecanismo desencadeador inato*. Tais conceitos, apesar de alguns dos seus méritos, limitaram de forma reducionista a estratégia de interpretação do *mundo próprio dos animais* e da sua ampla diversidade sempre mais complexos do que aqueles modelos permitiam mostrar.

Como observa Dunbar (1982), eles foram, em parte, directamente responsáveis *pela tendência para descrever os animais que agiam de um modo que o investigador considerava anómalo como variedades biológicas inevitáveis ou como aberrações mal adaptadas de pouco interesse evolutivo*.

Contudo, as noções dos geneticistas de populações, de «polimorfismo balanceado», «selecção disruptiva ou diversificante», «selecção estabilizante», «selecção dependente da frequência», etc., já a floradas na primeira metade do nosso século por autores como por exemplo Fisher (1930), vieram a partir dos anos 50, com Levene (1953), Li (1955), Wallace (1968), Stebbins (1969), etc., e em particular com a generalidade dos trabalhos de Dobzhansky (para uma revisão veja-se, por exemplo, Mayr, 1970 ou Dobzhansky, 1970), abrir definitivamente aos

outros ramos da Biologia o vasto campo da diversidade intra-populacional.

São aliás mecanismos deste tipo que permitem explicar a manutenção, no seio de uma mesma população, de soluções adaptativas alternativas.

A ideia de que as variações individuais são mais importantes do que se pensava inicialmente começa a sobressair na década de 70, após os investigadores terem passado a dar um relance especial às identificações individuais dos animais que observavam. Por essa altura começa então a ganhar fôlego, entre os etólogos, a ideia de que podem coexistir, na mesma população, soluções adaptativas múltiplas (para uma discussão deste conceito em Biologia vd. Ridley, 1983).

*A maior mudança nas técnicas de investigação ao longo da última década, faz notar John Krebs (1985) foi a ênfase crescente no comportamento individual em detrimento de classes de indivíduos*. Por exemplo, há alguns anos, uma investigação típica sobre o valor de sobrevivência da vida em grupo teria comparado o sucesso médio (a arranjar comida, evitar predadores, atrair fêmeas, etc.) de indivíduos em grupos de diferentes dimensões. Hoje o mesmo estudo teria provavelmente enfatizado que dentro de um grupo de um dado tamanho, diferentes indivíduos beneficiam de modos diferentes. Estas noções já enquadram perfeitamente a existência de tácticas alternativas estáveis no seio de uma população.

As tácticas alternativas ocorrem associadas a aspectos múltiplos da história individual e da ecologia das populações. A sua adopção permite muitas vezes minimizar quebras de eficácia individual devidas a situações de assimetria competitiva, de escassez ou variabilidade na distribuição de recursos, diferença de tamanho e/ou de idade, etc., permite, no fundo, uma exploração mais eficiente do nicho, o seu alargamento, a conquista das fronteiras das zonas adaptativas (Dunbar, 1982).

## VANTAGENS E LIMITES DE ALGUNS CONCEITOS

Com o dealbar deste século assistimos a uma proliferação na transferência interdisciplinar de termos e conceitos, aliada, aliás, à formação de um largo conjunto de neologismos nas novas ciências e tecnologias.

Isto resulta, por um lado, da necessidade de encontrar toda uma nova terminologia com que passar a designar as descobertas e, mais que isso, as invenções tecnológicas e, por outro, da vontade de ampliar os modelos que procuram referir o real. Existem numerosos exemplos de inspiração transdisciplinar; para apenas referir um — a *teoria do campo psicológico* de Kurt Lewin tem a sua base e origem nas teorias físicas dos campos magnéticos. Isabelle Stengers (1987) chama *nómadas* a estes conceitos que se transferem de uma ciência para outra.

Esta situação não é contudo isenta de consequências. A aplicação de um conceito originário de um campo teórico determinado, num campo teórico, pode determinar incongruências e transfigurar o novo domínio de aplicação, porque o deslocamento pode comportar uma carga conceptual mais ampla e não transferível.

Isto é particularmente evidente com termos que vêm do campo ideológico e do domínio da linguagem quotidiana. Um caso muito debatido é, por exemplo, o conceito de *altruísmo* aplicado ao comportamento animal, ou o conceito de *egoísmo* traduzindo o «comportamento» dos genes. Alguns autores consideram inadequado o emprego destes conceitos em ciências exactas, pela carga antropomórfica que obrigatoriamente encerram (vd. e.g. Sacarrão, 1986).

Referimo-nos a este assunto porque se observa, no domínio da ecologia comportamental, uma certa proliferação destes conceitos. Veja-se, por exemplo, os modelos sobre a evolução dos sinais e da comunicação com base em conceitos como os de *manipulação e leitura-da-mente* (Krebs &

Dawkins, 1984). Um outro desses conceitos é o de estratégia.

Somos da opinião de que é importante, na utilização destes «nomadismos conceptuais», delimitar o domínio explicativo dos conceitos. Os *sabores* em física quântica não têm nada de sensitivo, e o *encanto* está longe de ser uma categoria estética. Mas, mesmo conceitos que não se distanciam tanto da sua representação original, como são os casos dos conceitos de *estratégia* ou de *táctica*, é possível defini-los com rigor de modo a perderem o significado teleológico e antropomórfico que possuem num contexto humano e que autorize assim a sua utilização num contexto mais exacto.

Os termos *táctica* e *estratégia* colocam um problema delicado. Ambos de origem grega, têm origem no vocabulário da guerra; se *estratégia* é a arte de comandar um exército, ou a arte militar que se aplica às grandes operações da guerra, ou melhor ainda, a direcção de um conjunto de operações previsionais e de disposições a prazo mais ou menos longo que têm por objectivo conduzir o exército à vitória e, no caso desta não poder ser obtida, assegurar a menor derrota possível, *táctica* é a arte de dispor por ordem as tropas, a investigação e organização do conjunto dos meios imediatos para a obtenção de um resultado desejado. A *táctica* insere-se assim na *estratégia*.

«... *os resultados da táctica, os resultados dentro dos quatro cantos da batalha e antes do final desta... o resultado da estratégia... o resultado do combate total, das vitórias realizadas...*»(Clausewitz, *Da guerra* — 1832).

«... *toda a massa da força militar, a sua organização, a proporção entre as três armas... o ângulo das linhas de operação, os movimentos concêntricos e excêntricos, as influências da região..., pontos capitais, colinas, rios, florestas, estradas..., todo o sistema de abastecimento...*» (Clausewitz, *op. cit.*).

Todos estes elementos apontados por Clausewitz são *constrangimentos* a ter em

conta na concepção de uma estratégia, ou no traçado de qualquer tática.

Constrangimento, do latim *constringere*, é definido em Ciências Sociais por Durkheim como algo que obriga, submete, integra, delimita as condições de liberdade.

Do vocabulário militar, os termos estratégia e tática penetraram rapidamente o das matemáticas e da economia, para se aplicarem hoje às condições mais diversas.

Constrangimentos são limitações que em análise operacional podem ser expressas matematicamente, sob forma de desigualdades ( $x > a; y < b; w < c$ ) ou de igualdades ( $z = d$ ); no fundo são, na matematização dum problema, as relações de partida que não se podem alterar. Com a análise operacional a estratégia deixa de ser uma arte para se tornar uma ciência. Este tipo de análise baseia-se na chamada «teoria dos jogos», cujo universo, no seu sentido mais amplo, havia sido desenvolvido como modelo matemático por John von Neuman em 1928, sendo a análise económica o seu campo de aplicação por excelência.

Só muito recentemente estes termos passaram ao campo da Biologia, mais precisamente ao domínio das teorias da evolução. Pode dizer-se que a sociobiologia «aderiu» a Maynard-Smith com a adopção dos modelos de evolução deste autor, baseados na análise do destino evolutivo de populações em que existem múltiplas respostas alternativas em campo utilizadas pelos animais na «resolução» de situações determinadas, e que é conhecida pela «teoria dos jogos evolucionários» (Maynard-Smith, 1982). Para este autor cada fenótipo comportamental representa simplesmente uma estratégia.

Só que em Biologia as metáforas não são lineares. A simplificação matemática só tem sentido desde que se entendam perfeitamente as suas limitações. Transpôr literalmente, do campo militar ou económico para o domínio da Biologia os conceitos de estratégia, tática e constrangimento, pode ser um contributo fundamental para a compreensão dos

mecanismos da evolução, mas tem que se atender a que o salto dialéctico para a Vida implica a existência de variáveis qualitativamente novas e de alcance dificilmente quantificável.

As simplificações são legítimas desde que se compreenda exactamente de que forma foram feitas, bem como o domínio limitado ao qual se podem aplicar com um mínimo de pertinência. Estes conceitos, utilizadas as devidas precauções, têm prestado de facto um serviço inestimável à clarificação de muitos dos processos comportamentais e evolutivos.

Por exemplo, a noção de constrangimento tem de ser encarada à luz da complexidade do diálogo constante entre organismo e ambiente. Em etologia e evolução, constrangimentos são complexos de factores ectogenéticos, endogenéticos e ontogenéticos que interactuam constantemente ao longo de um vector tempo, na construção de um «produto» que em cada momento tem «um-modo-de-ser-adaptado» perfeitamente dinâmico, e qualitativamente diferente do seu antecedente e do seu consequente.

Há alguns anos atrás não era comum a utilização dos termos estratégia e tática aplicados ao estudo do comportamento animal. Por exemplo, quando Breder & Rosen, em 1966 publicam o seu tratado sobre a reprodução em peixes, escolhem o título «Modes of Reproduction in Fishes». Recentemente, em 1984, Potts & Wooton publicam outra obra sob o mesmo tema, mas já com o título «Fish Reproduction: Strategies and Tactics».

Dominey (1984) e Dunbar (1982) procuraram normalizar a utilização dos conceitos de estratégia e de tática em ecologia comportamental. Em muitos outros autores a distinção não é evidente, esvaziando-se assim o seu sentido.

Com o conceito de estratégia referem-se a objectivos a longo prazo, donde o facto de não poder ser linearmente substituído por comportamento ou por estado, como proce-

dem outros autores. A estratégia é constituída por um conjunto de regras que estipulam que padrão comportamental alternativo será adoptado (ou com que probabilidade) em qualquer situação ao longo da vida. Em relação às opções referidas, cada indivíduo terá *uma e só uma* estratégia, e «... *diferentes estratégias deverão representar diferenças genóticas...*» (Dominey, 1984). A estratégia diz respeito, no fundo, à abertura do programa comportamental.

O termo «estratégia» é rejeitado por alguns autores que o substituem por «padrão de comportamento». No entanto esta substituição é incorrecta, o que se pode demonstrar através de um exemplo: «numa população em que os machos apliquem a estratégia *se é grande actua como territorial, se é pequeno actua como satélite*, estamos perante dois planos de acção, duas tácticas ou dois padrões de comportamento; ambos os padrões são, contudo, manifestações da mesma estratégia condicional».

A táctica refere-se a objectivos mais imediatos. Uma das «opções» comportamentais (fenótipos) que um indivíduo pode manifestar.

Alternativa é uma de diversas «opções» (ou soluções) que permite realizar uma função ou objectivo. A «opção» pode ser exclusiva (i.e. adopção de uma táctica em detrimento de outra ou outras) ou em sucessão (i.e. adopção de duas ou mais tácticas, uma de cada vez).

As alternativas em consideração podem ser intra-específicas ou intra-populacionais.

Todo o nosso discurso se tem baseado no postulado de que todos os comportamentos são fenótipos determinados por interacções complexas entre os animais e o ambiente.

A optimização parece ser naturalmente seleccionada. No entanto, certas estratégias (agressão intra-específica, conflito pais-filhos, proporção entre sexos, estratégias de caça) parecem ter sido seleccionadas, mais pela sua imutabilidade, isto é, por serem evo-

lutivamente estáveis, do que pela optimização dos benefícios individuais.

A estratégia é um programa comportamental inconsciente, competindo durante a evolução com outras alternativas; «... *a evolutivamente estável é aquela que é capaz de resistir a essa competição...*» (Parker, 1984).

Contudo, o que parece verificar-se é um equilíbrio de estratégias alternativas. O sucesso de cada uma parece depender, não só da sua estabilidade evolutiva, mas também por vezes da frequência relativa de indivíduos que as adoptem (Vicente *et al*, 1987).

Os fenómenos vitais são multivariados e deve sempre ter-se em conta que constituem hiper-espacos que só parcialmente entendemos, e que é com base na parcialidade da nossa compreensão que vamos construindo o universo conceptual da evolução.

Pode-se assim dizer que em etologia, qualquer comportamento, qualquer táctica ou qualquer estratégia, são limitadas por um complexo de constrangimentos, endógenos (factores genéticos) e exógenos (factores ambientais) tão dialecticamente entrelaçados entre si como os organismos e o meio ambiente em qualquer processo evolutivo.

Outros conceitos metafóricos largamente utilizados no contexto das tácticas alternativas são os de «opção» e «decisão». É importante ter presente que estes conceitos, no campo etológico, dizem muito simplesmente respeito aos limites de variabilidade possíveis no quadro de constrangimentos existentes.

Assim, qualquer «decisão» por esta ou aquela táctica comportamental está, num determinado momento, dependente de múltiplos constrangimentos. Se entre diversas possibilidades o animal «opta» por uma delas, dizemos que «*foi constrangido a isso*», mas temos que muito claramente compreender o significado, em Biologia, de «*ser constrangido a...*».

Mas ainda não é tão simplesmente assim. Um constrangimento genético funciona como um «controlo remoto não preditivo».

Qualquer organismo está sujeito a uma multiplicidade de solicitações e contingências no decurso do seu desenvolvimento. Só uma parte dessas solicitações é mais ou menos previsível, no sentido do seu aparecimento se processar regularmente, por exemplo pela acção de processos cíclicos presentes no ambiente. Outras contingências, pelo contrário, surgem de forma irregular e aleatória. Só é de esperar que a selecção natural torne possível o aparecimento de respostas adaptativas dos indivíduos, no caso de solicitações previsíveis e regulares.

As contingências que ocorrem de forma imprevisível e/ou irregular, dificilmente poderão dar origem a respostas adaptativas específicas, seja porque a sua irregularidade e ausência em muitas das gerações não chega a criar pressões selectivas direccionais e suficientemente fortes, seja porque a elaboração de respostas particulares a cada uma dessas contingências raras está para além das possibilidades estruturais do sistema orgânico, ou seja ainda porque a própria irregularidade do surgimento leva a que a elaboração de respostas específicas se torne anti-económica, uma vez que os custos de edificação das disposições fenotípicas necessárias só esporadicamente serão compensados pelos benefícios de os possuir.

Assim, em relação a situações irregulares e imprevisíveis, a selecção natural deverá favorecer o aparecimento de respostas adaptativas funcionais apenas em termos estatísticos, ou correspondendo a compromissos que poderão não ser óptimos para nenhuma das circunstâncias do leque possível, mas que serão viáveis na maioria delas.

Deste modo, um organismo está sujeito a uma multiplicidade de factores, mas limitado à determinação endógena de uma certa *plasticidade adaptativa*. É por estas razões que dizemos que os constrangimentos endógenos funcionam por *controlo remoto não predictivo*. O organismo não conhece de antemão as solicitações do ambiente; está simplesmente melhor ou pior equipado para lhes

dar resposta através da sua plasticidade adaptativa. O resultado é um processo de selecção natural que se vai fazendo sentir, em cada geração, por aumento ou diminuição do sucesso reprodutor.

E é desta maneira que o complexo diálogo se vai desenrolando. Não é um mecanismo puro e simples de retro-acção, mas um intrincado processo em que cada resposta só se faz sentir *a posteriori*. Um gene não «espera» uma resposta imediata do ambiente que o fará modificar-se, mas se ele não tiver capacidade para pormover uma resposta adequada do organismo, o seu sucesso reprodutor diminuirá, sendo provavelmente suplantado por outros mais eficazes. No fundo a sua frequência no seio da população baixará. Deverá ser este um dos mecanismos fundamentais dos processos evolutivos, um intrincado desenvolvimento dialéctico entre organismo e meio ambiente cujo resultado é a alteração das frequências génicas no *pool* populacional, de geração para geração. No quarto capítulo do «Selfish Gene», Dawkins (1976) consegue uma boa aproximação a esta questão.

Mas aqui coloca-se outro problema fundamental que é a transposição dos modelos económicos de optimização para a teoria dos jogos evolucionários.

Quando em Biologia se fala em «optimizar», não significa que as únicas soluções com valor adaptativo sejam as soluções óptimas no sentido da análise operacional de von Neuman. A selecção natural não é somente a selecção dos mais aptos, mas é um pouco mais vasta que isso, é a selecção dos *toleravelmente aptos*, e ser *toleravelmente apto* não é exactamente o resultado de uma optimização matemática, mas o resultado de uma *optimização biológica*. Assim, optimização no sentido em que se usa em Biologia, não significa mais que *selecção de fenótipos toleráveis*. Vê-se que, também aqui a metáfora tem de ser cuidadosamente entendida para que não haja erros de interpretação.

Quando procuramos analisar táticas alternativas de comportamento à luz da teoria dos jogos evolucionários, o que estamos a fazer é, de entre os constrangimentos que nos é possível detectar, seleccionar os que nos parecem mais relevantes para com eles elaborar modelos matemáticos simples que nos permitam dar os primeiros passos na compreensão do problema. E isto é inovador e pode ser altamente produtivo. Mas quem analisa táticas alternativas por esta via, tem sempre que ter em mente que os modelos que constrói não são, por si só, explicativos, mas muito simplesmente constituem mais um auxiliar na compreensão dos complexos evolutivos.

Assim, a teoria dos jogos evolucionários não deve ser encarada como um fim em si mesmo, mas muito claramente como mais um meio na construção da teoria evolutiva.

#### Agradecimentos

Ao colega Vitor Almada por todas as sugestões e críticas.

#### REFERÊNCIAS

- BREDER, C. M. & ROSEN, E. (1966). *Modes of Reproduction in Fishes*. New York: Natural History Press.
- CLAUSEWITZ, C. VON (1832). *Da Guerra*. (ed. portuguesa s/data). Lisboa: Europa-América.
- DAWKINS, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- DOBZHANSKY, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
- DOMINEY, W. J. (1984). Alternative mating tactics and evolutionary stable strategies. *American Zoologist*, 24(2), 385-396.
- DUNBAR, R. I. M. (1982). Intraspecific variations in mating strategy. 385-431. Em: P. P. G. BATESON & P. H. KLOPFER (eds.). *Perspectives in Ethology*. Vol. 5. New York: Plenum Press.
- FISHER, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- GROSS, M. R. (1982). Sneakers, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North America sunfishes. *Z. Tierpsychol.* 60, 1-26.
- KREBS, J. (1985). Sociobiology, ten years on. *New Scientist*. 3th Oct. 40-43.
- KREBS, J. R., DAWKINS, R. (1984). Animal signals: mind-reading and manipulation. 380-402. Em: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.). *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- LEVENE, H. (1953). Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *American Naturalist*. 87. 331-333.
- LI, C. C. (1955). The stability of an equilibrium and the average fitness of a population. *American Naturalist*. 89. 281-296.
- LORENZ, K. (1941). Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *Journal fur Ornithologie*. Suppl., 79. 194-294.
- MAYR, E. (1970). *Populations, Species, and Evolution*. Cambridge: The Belknap Press of Cambridge University Press.
- MAYNARD-SMITH, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MÉDIONI, J. & BOESINGER, E. (ed.) (1977). *Les Mécanismes Ethologiques de l'Évolution*. Paris: Masson.
- PARKER, G. A. (1984). Evolutionary stable strategies. 30-61. Em: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Publications.
- POTTS, G. W. & WOOTON, R. J. (1984). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. New York: Academic Press.
- RIDLEY, M. (1983). *The Explanation of Organic Diversity: The Comparative Adaptations for Mating*. Oxford: Clarendon Press.
- SACARRÃO, G. F. (1986). O abuso da metáfora em biologia e seus perigos. *Arq. Mus. Boc. (Série D)*. II(3). 41-47.
- SANTOS, R. S. (1988). Comportamento e evolução. *Análise Psicológica*, VI, I. 47-76.
- STEBBINS, G. L. (1969). *The Basis of Progressive Evolution*. Chapel Hill: Univ. North Carolina Press.
- STENGERS, I. (ed.) (1977). *D'une Science à l'autre: des Concepts Nomades*. Paris: Éditions du Seuil.
- VICENTE, L. A.; VIEIRA-DE-CASTRO, C. & PAULO, O. (1987). Eco-etologia de uma população insular de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) — um projecto. *Análise Psicológica*, 2(V). 281-294.
- VON UEXKULL, J. (1921). *Dos Animais e dos Homens*, (ed. portuguesa s/data). Lisboa: Livros do Brasil.
- WALLACE, B. (1968). Polymorphism, population size, and genetic load. Em: R. C. LEWONTIN (ed.). *Population Biology and Evolution*. Syracuse: Syracuse University Press.