

Comportamento e evolução

RICARDO SERRÃO SANTOS (*)

It will be universally admitted that instincts are as important as corporeal structures for the welfare of each species, under its present conditions of life. Under changed conditions of life, it is at least possible that slight modifications of instinct might be profitable to a species; and if it can be shown that instincts do vary ever so little, then I can see no difficulty in natural selection preserving and continually accumulating variations of instinct to any extent that may be profitable. It is thus, I believe, that all the most complex and wonderful instincts have originated.

Charles Darwin

INTRODUÇÃO

Com Charles Darwin o estudo da evolução do comportamento começa por ser uma extensão do estudo da evolução orgânica em geral, que se desenvolve a partir da zoologia. As modernas perspectivas desse estudo manterão indelével aquela filiação.

As duas principais correntes teóricas em que os cientistas se dissociaram nos finais da primeira metade deste século, a escola objectivista (ou etológica) e a escola da psicologia comparada, far-se-iam sempre depositárias daquela tradição, tendo aliás contribuído, de diversas formas para a sua justificação, coerência e consolidação (Dewsbury, 1974a).

Isto significa que quer os etólogos quer os psicólogos comparativos, começam por examinar o comportamento da mesma forma que os zoólogos examinam qualquer outra característica animal — Dewsbury (1974a) apresenta um excelente trabalho sobre a origem, estabelecimento, evolução e relações destas duas escolas. Esta revisão foi recentemente ampliada pelo autor (Dewsbury, 1985).

Representativa desta filiação zoológica é a ideia dos quatro pilares metodológicos com que Nikolas Tinbergen procurou estabelecer os fundamentos da etologia.

Tinbergen dividiu as questões sobre o comportamento em quatro categorias: o estudo das causas, o estudo do desenvolvimento, o estudo do valor de sobrevivência e o estudo da evolução. O entrosamento

(*) Universidade dos Açores.

zoológico desta perspectiva é evidente: a primeira categoria procura estabelecer os tipos de controlo causal imediato dos comportamentos alicerçando-se assim, prioritariamente, na fisiologia. A segunda procura responder a questões do género: «Como é que os indivíduos crescem de modo a tornarem-se organismos que respondem de determinado modo, e começa assim por interessar a reflexão ontogenética. A terceira pretende correlacionar os comportamentos dos animais com os problemas que se colocam aos organismos na sua relação com o meio integrando-se deste modo na dimensão ecológica. Por último, a dimensão evolutiva, procura estabelecer as razões por que é que as espécies resolvem os seus problemas do modo como o fazem e, quando possível, formular hipóteses sobre a possível origem filogenética de comportamentos específicos.

Ao longo deste artigo é, fundamentalmente, com questões relacionadas com o estudo de evolução do comportamento de que nos vamos ocupar.

Neste contexto, e assumindo a tradição darwiniana, o comportamento é interpretado como um traço do conjunto geral que equipa os seres vivos na sua luta pela sobrevivência e reprodução. Em termos evolutivos está submetido aos mesmos paradigmas que explicam a origem e variação nas características morfológicas e fisiológicas no mundo animal e vegetal:

- (i) produção constante e aleatória de diversidade genética na população, e
- (ii) selecção natural que determina a representação diferencial dos diferentes genes e combinações de genes de geração para geração.

O MÉTODO COMPARATIVO

No estudo da evolução pouco avançamos se nos concentrarmos apenas na observação

de uma variável, ou de um conjunto de variáveis do mesmo tipo. Este princípio não se restringe somente aos estudos da evolução orgânica. Ele alarga-se a outras áreas do conhecimento. É exemplo disso a planetologia. As respostas mais pertinentes sobre a origem e evolução da Terra começaram a ser obtidas quando se pôde dispor de dados sobre os outros planetas (Allègre, 1982). As inferências comparativas ajudaram a desocultar alguns segredos do nosso planeta-mãe.

A evolução é, por natureza, mudança, desvio, clivagem, diferenciação na organização; numa palavra diferença. Ora, os «signos» deste tipo de processo não sobressaem na observação de uma única entidade. Revelam-se isso sim, a partir do reconhecimento das semelhanças e diferenças entre espécies aparentadas, e, mesmo, entre categorias zoológicas mais vastas como as famílias, as ordens e os filos.

Níveis do método comparativo

Dewsbury (1978) distingue dois níveis básicos no estudo da evolução do comportamento animal: *o nível da espécie* e *o nível filético*.

Mais adiante estenderemos esta distinção ao nível dos indivíduos e ao nível das populações.

NÍVEL DA ESPÉCIE

Para o estudo das variações comportamentais a este nível comparamos espécies muito próximas, procurando «definir de forma clara, e até medir, um determinado padrão de comportamento» (Dewsbury, *op. cit.*). Estabelecida a comparação procuramos isolar diferenças e semelhanças com o objectivo de reconstituir as relações existentes entre os padrões de comportamento das diferentes espécies.

Este tipo de análise permite estabelecer inferências, relativamente fiéis, sobre a evolução dos comportamentos. Inferências baseadas em sequências graduais de espécies permitem estabelecer «fortes inferências comparativas». Quando falham graus nas sequências, elas dizem-se fracas.

Clutton-Brock e Harvey (1984) isolam de forma muito clara a principal vantagem e a maior limitação deste tipo de comparação. Se, por um lado, é possível, neste nível, «comparar variáveis de forma mais detalhada do que nas comparações que envolvem muitas espécies», por outro é frequentemente «impossível distinguir, de entre o conjunto de diferenças ecológicas das espécies, a ou as mais responsáveis pela evolução das diferenças morfológicas ou comportamentais particulares» (Clutton-Brock e Harvey, *op. cit.*: 13).

AGAPORNIS SPP.

Dilger (1962) estudou oito das nove espécies que constituem o género *Agapornis* (periquito africano ou pássaro-do-amor). Com base nas observações etológicas e morfológicas realizadas separou formas recentes e formas primitivas do comportamento de *Agapornis* spp.

Das suas conclusões ressalta (vd. Dewsbury, 1978) que as espécies mais recentes: (i) são mais coloniais; (ii) apresentam interações sociais mais complexas; e (iii) apresentam comportamentos mais ritualizados e estereotipados.

Dewsbury (1978: 249) organizou e resumiu em dez pontos, num quadro elucidativo, as principais diferenças comportamentais entre as espécies primitivas e recentes do periquito africano.

NÍVEL FILÉTICO

As comparações a este nível são mais problemáticas. Como neste caso as qualidades

a comparar fazem parte de reportórios comportamentais de categorias taxonómicas filogeneticamente mais distanciados torna-se mais «difícil distinguir de entre os muitos factores que diferenciam as espécies aqueles que estão seguramente relacionados com a diferença que nos interessa» (Dewsbury, *op. cit.*). Por outro lado, sendo as diferenças geralmente pouco graduais, e portanto difíceis de medir de forma standardizada, as inferências podem resultar pouco rigorosas. Dewsbury (*op. cit.*) chama justamente a atenção para o facto de este nível nos ajudar, «fundamentalmente, a reconstituir em traços largos a história evolutiva do comportamento».

Cuidados parentais em peixes

Gittleman (1981) estudou a evolução dos tipos de cuidados parentais em peixes ósseos. 20% das 495 famílias conhecidas deste grande grupo zoológico exibem formas de cuidados parentais em que um ou ambos os progenitores oferecem aos embriões e/ou aos alevins cuidados e protecção especiais sem os quais a sua sobrevivência se veria seriamente comprometida. A grande maioria (60%) apresenta cuidados exclusivamente paternos. As restantes 40% dividem-se por um dos seguintes casos: (i) famílias com espécies sem cuidados parentais e com espécies com cuidados paternos; (ii) famílias com espécies com cuidados paternos e com espécies com cuidados biparentais; (iii) famílias com espécies com cuidados biparentais e com as espécies em que é a fêmea que protege as crias; e (iv) famílias com espécies em que a fêmea fornece os cuidados parentais e com espécies sem cuidados parentais.

Na sua análise Gittleman procura estabelecer que grupos de transição de um sistema de cuidados parentais para outro existem realmente. Como procede o autor?

Uma família, ou um género, constitui um grupo de transição quando nelas existem pelo menos dois sistemas de cuidados parentais.

Três assumções básicas caracterizam a sua análise:

I. Sendo pouco viável que duas transformações adaptativas ocorram simultaneamente, exclui-se a hipótese de existirem dois grupos de transição: famílias (ou géneros) em que coexistiriam espécies sem cuidados parentais e espécies com cuidados biparentais e famílias (ou géneros) com espécies com cuidados paternos e espécies com cuidados maternos. «Apenas um sexo deve poder mudar o comportamento parental de um dado estado para outro.»

II. «Quando as espécies pertencentes a um género ou família exibem diferentes tipos de cuidados parentais, é porque existem ancestrais comuns caracterizados por estados transaccionais» (*op. cit.*: 936-937).

III. A direcção de mudança nos grupos de transição vai no sentido do estado mais representado para o estado menos representado.

Após o estudo comparado de 85 famílias Gittelman encontrou 18 que apresentavam estados transaccionais. A triagem destes dados permitiu-lhe verificar que o grupo de transição mais comum é o que inclui famílias com espécies sem cuidados parentais e com espécies com cuidados paternos (cinco famílias e seis géneros) seguindo-se o grupo de transição que inclui espécies com cuidados paternos e espécies com cuidados bipaternos (cinco géneros), o grupo com espécies com cuidados biparentais e com espécies com cuidados maternos (dois únicos géneros) e, por fim, o mais raro, que inclui espécies que apresentam cuidados maternos e espécies sem qualquer tipo de cuidados parentais.

A análise estatística das hipóteses e dos diagramas de *pedigree* confirmou a generalidade das filiações pressupostas e ainda que

não permita desenvolver um diagrama completo da filogénese das formas de cuidados parentais nos peixes os resultados alcançados constituem uma aproximação muito válida e, também um exemplo feliz de como o estudo comparado permite pelo menos definir «que tipos de transições ocorreram entre formas, de cuidados parentais e, talvez mais interessante ainda, que transições não ocorreram» (*op. cit.*: 940).

Finalidades do método comparativo

Após a apresentação dos níveis do método comparativo, onde fizemos sobressair mais os «comos» desse método do que os seus «porquês», é talvez o momento de passarmos a introduzir uma outra distinção fundamental.

O método comparativo é utilizado com o objectivo de analisar a história da evolução do comportamento. Procura realizar esse objectivo comparando entre si as entidades, previamente seleccionadas com vista a melhor definir que factores são responsáveis por aquilo que as tornam semelhantes e por aquilo que as distinguem.

Ora, o produto desta comparação pode ter dois níveis de interpretação: um que caracteriza caracteres ancestrais reificados em ambas as unidades taxonómicas, e o outro que estuda caracteres adaptativos, e que define assim analogias.

Adistinção entre homologia e analogia constitui um aspecto a um tempo básico e fundamental do estudo da evolução. A confusão entre os dois processos é fonte crucial de erros e de limitações na correcta interpretação do real.

Ismael, personagem central da justamente aclamada obra de Herman Melville, *Moby Dick*, subscreve uma confusão deste tipo. Ao longo de uma dezena de páginas procura demonstrar, baseado numa ordem de classificação de inspiração tipográfica, que

as baleias são peixes. Felizmente, neste caso, a narrativa literária só fica a ganhar, pelo empenho e brilho posto na argumentação.

Desde que compara o homem distingue divergência e convergência, homologia e analogia, e as confunde (vid. as curtas referências históricas expostas por Ridley, 1983).

ANALOGIA E HOMOLOGIA

Quando se procura explicar a diferença entre homologia e analogia é clássico ir buscar o exemplo das asas.

Nós não vamos aqui fugir a essa tentação porque de entre todos os exemplos ele é um dos mais elegantes e concisos.

Membros para o voo

As asas dos morcegos e das aves podem ser consideradas, enquanto membros anteriores, estruturas homólogas pois ambas derivaram dos membros anteriores de um antepassado réptil. No entanto os troncos filogenéticos em que a passagem dos membros anteriores as asas ocorreram são independentes, devendo por isso ser considerados análogos.

A existência, em dois grupos zoológicos, de órgãos adaptados à mesma função, o voo, que resultariam de transformações diversas de um membro pentadáctilo ocorridas de forma independentemente nos mamíferos (asa com uma membrana suportada por 4 dedos, com um quinto dedo livre que serve para a preensão) e nas aves (asa provida de penas) toma a designação de convergência homóloga (Bocquet, 1985: 241).

As asas dos insectos pterigotos — formadas por nervuras — constituem apêndices com funções semelhantes às asasa das aves, mas nem enquanto «apêndices» podem ser consideradas suas homólogas. Sendo as li-

nhas evolutivas largamente distintas falamos de convergência heteróloga.

Dewsbury (1978) refere um artigo de Alexandre e Brown (1963) no qual estes autores levantam a hipótese de as asas dos insectos terem derivado de estruturas anatómicas com funções na corte. Este facto, a confirmar-se, demarcaria de forma bastante original a diferença entre as asas dos insectos, por um lado, e dos mamíferos quirópteros, das aves e dos répteis pterodácticos, por outro.

HOMOLOGIA

Provar de forma completa que dois ou mais caracteres são homólogos é conseguir demonstrar que provém do mesmo material celular do embrião. Infelizmente este procedimento, viável em estudos sobre evolução orgânica, não constitui um campo propício ao estudo da evolução do comportamento.

Provas embriológicas

Um caso interessante de prova embriológica de uma homologia é o da cobra-vidro cujo embrião começa por apresentar patas rudimentares que nos entanto estão completamente ausentes no animal adulto. O conhecimento desta fase do desenvolvimento permitiu traçar a sua filiação entre os sáurios.

Reestruturações e transformações assim ocorridas durante a embriogénese são o resultados de «desvios evolutivos que mostram, de algum modo, a evolução em acção» (Grassé, 1985). «Admite-se que os animais providos de órgãos homólogos possuem em comum um certo conjunto de genes, mas, a partir de um certo estágio da embriogénese, outros genes, próprios a cada classe ou a cada ordem, entram em jogo e ajustam o desenvolvimento dos órgãos numa nova via» (Grassé, *op. cit.*).

Provas genéticas

Após os mais recentes desenvolvimentos da genética molecular começa a tornar-se possível distinguir os genes, ou parte das sequências codificantes que os constituem, que em diferentes espécies permaneceram invariáveis, constituindo por isso o assento de homologias.

Num trabalho recente Shin *et al.* (1985) mostraram que uma sequência de codificação pouco comum e que tem um envolvimento fundamental na expressão de ritmos biológicos da *Drosophila*, é conservada entre os vertebrados. O locus em causa, conhecido pela designação *per* regula uma variedade de ritmos de actividade desde comportamentos circadianos, como a eclosão e actividade locomotora, até aos ritmos das «canções» de corte.

A descoberta de sequências homólogas do DNA do locus *per* no DNA genómico de várias espécies de vertebrados levanta a possibilidade de que um segmento pouco comum de proteína contribua para a organização de ritmos biológicos em muitas espécies.

Mitsialis e Kafatas (1985), por seu lado, parecem ter demonstrado que os elementos reguladores, que controlam a expressão do gene da cápsula do ovo (um complexo proteico que difere substancialmente nos grupos de insectos de que fazem parte separadamente a mosca *Drosophila melanogaster* e a borboleta *Bombyx mori*) são conservados entre os dípteros e os lepidópteros.

O interesse suplementar destes trabalhos é o de fazer lançar o método experimental, e a genética molecular como pilares edificadores da moderna teoria da evolução.

Critérios de homologização

Para o correcto reconhecimento de homologias há alguns critérios que convém

estabelecer, e que podem ser resumidos nos seguintes pontos:

I. *Similaridade na topografia* (Baerends, 1958), ou *critério de posição* (Dewsbury, 1978;; Vieira, 1983): Quando dois padrões de comportamento ocupam a mesma posição numa cadeia comportamental complexa de duas espécies pode-se estabelecer uma forte inferência quanto à origem comum aos dois padrões de comportamento.

II. *Similaridade no ontogenia* (Baerends, *op. cit.*): A ocorrência de padrões de comportamentos, incluindo comportamentos «instintivos», semelhantes durante «intervalos» determinados do desenvolvimento de duas, ou mais espécies, pode ser um indicador precioso da proximidade filogenética, e da natureza homológica de padrões de comportamento nos adultos apesar das transformações que possam ter ocorrido. É o caso do cortejamento do pavão. Quando é novo corteja o galo. Só quando adulto é que o seu padrão de cortejamento se diferencia daquele.

Casos particularmente deste critério podem ser diferenciados durante as embriogénese. Durante o desenvolvimento embrionário as espécies «repetem» fases do desenvolvimento filogenético, constituindo por conseguinte material interessante para caracterizar homologias.

III. *Similaridade na estrutura* (Baerends, *op. cit.*) *minúcia e multiplicidade de similaridade* (Dewsbury, 1978) ou *critério de qualidade específica* (Vieira, *op. cit.*): Baerends divide este critério em duas partes, quanto à forma, ou seja, ao conjunto de detalhes qualitativos que o caracterizam, e quanto aos factores internos: «se pode ser demonstrado que actividades semelhantes ocorrem sob a influência dos mesmos instintos isto pode ser utilizado como indicação de homologia». (Baerends, *op. cit.*)

IV. *Ligação por formas intermédias* (Baerends, *op. cit.*; Dewsbury, *op. cit.*; Vieira, *op. cit.*)

v. *Hereditariedade em híbridos* (Hinde, 1970: 438):

O cruzamento entre duas espécies pode fornecer poderosos indicadores sobre o carácter homológico de dois comportamentos. Um exemplo interessante deste tipo de prova provém das observações de Dilger (1960), já atrás parcialmente referidas, sobre a construção do ninho em *Agapornis spp.* Os híbridos obtidos a partir do cruzamento entre *A. roseicollis* e *A. personata fischeri*, exibem uma sequência comportamental de construção do ninho intermédia entre as duas espécies. Hinde (1970) refere ainda outros casos interessantes.

VI. *Critério de afinidade filética* (Beer, 1973) ou *afinidade taxonómica, paleontológica e molecular*:

Deixámos para último este critério porque ele constitui o teste decisivo das categorias homológicas.

A caracterização morfológica, que constitui a base da classificação e, portanto, da afinidade taxonómica, é um argumento valioso na avaliação das homologias. Assim como o é a evidência mais sólida com base nos dados paleontológicos e da comparação de sequências proteicas e de ácidos nucleicos.

Quando falamos de homologia temos de estar a falar sobre afinidades genéticas, se não for assim o conceito esvazia-se.

Alguns autores (v. g. Atz, 1970) não concordam com que o conceito de homologia seja aplicado ao comportamento. Segundo Peter Klopfer só podemos falar de homologias quando há estereotipia, mas já é difícil quando tratamos de aspectos motivacionais do comportamento. Estas posições assumem o reconhecimento directo da dificuldade em estabelecer com segurança homologias de comportamento, sendo obviamente mais problemático do que em anatomia. No entanto, os diferentes critérios, quando aplicados, dão uma grande margem de plausibilidade às inferências produzidas.

O interesse em estabelecer homologias no estudo do comportamento não constitui uma

finalidade em si, mas um critério de avaliação das afinidades comportamentais entre diferentes espécies e grupos zoológicos. Elas ajudam a caracterizar de forma mais adequada a estrutura das transformações sofridas pelos comportamentos ao longo da sua evolução e, a ligação dessas transformações com os avatares e os constrangimentos ecológicos, biológicos, fisiológicos e psicológicos das espécies.

Fontes de confusão ao atribuir homologias

Um outro critério (ou grupo de critérios) que permite despistar a atribuição de falsas homologias, é o do reconhecimento dos processos que podem contribuir para a sua confusão.

No centro desta confusão está a existência de analogias, ou de semelhanças entre características devidas, não ao facto de os animais terem uma origem comum, mas ao facto de pressões ecológicas diversas terem contribuído para criar fenótipos semelhantes.

O isolamento dos processos mais vulgarmente responsáveis por falsas homologias torna-se uma tarefa clássica do estudo da evolução e da adaptação.

ANALOGIA

As analogias são as principais fontes de confusão ao atribuir homologias.

Dizem-se análogos dois ou mais órgãos, estruturas ou comportamentos que se assemelham mas cuja origem evolutiva é diversa. As semelhanças devem-se normalmente a pressões ecológicas que seleccionaram nos diferentes organismos, estruturas anatomomorfológicas e hábitos comportamentais semelhantes e que de algum modo melhoraram a sua eficiência nas condições específicas do seu meio ambiente.

Convergência evolutiva

A forma fusiforme e hidrodinâmica dos ictiossauros, dos tubarões e teleósteos pelágicos e dos cetáceos resultam de processos progressivos da adaptação ao meio aquático, ocorridos em ramos filogenéticos muito distintos. Como tal constituem analogias resultantes de processos de convergência evolutiva.

Cuénot (referido por Bocquet, 1985) chama a estes fenómenos de convergência adaptações estatísticas ou adaptações etológicas.

Outro interessante exemplo é a espantosa similaridade do grito de alarme ao falcão em muitas espécies de aves. Num conjunto de espécies simpátricas num *habitat* frequentado por uma espécie de falcão observou-se uma forte convergência evolutiva no canto de alarme das presas em contraste absoluto com a radiação evolutiva das suas outras canções. Este facto parece poder relacionar-se de perto com o facto daquele canto cair dentro de uma alta frequência dificilmente localizável.

Semelhanças podem também ser produzidas através daquilo a que alguns autores chamam *convergência «não adaptativa»* (a validade desta designação é duvidosa, vid. Simpson, 1978 referido por Ridley, 1983).

É exemplo disso a evolução dos comportamentos de cuidados parentais que nalgumas espécies evolui associado à fertilização externa e territorialidade do macho, enquanto noutras não (Ridley, 1978; vid. também Ridley, 1983).

Neste contexto o estudo de Fricke (1975) é exemplificativo.

A comparação dos sistemas sociais e sua ontogenia em diversos grupos zoológicos levou aquele autor a postular que factores distintos asseguram a coesão socioespacial dos indivíduos nos diferentes grupos zoológicos. Nos mamíferos e insectos sociais são em grande medida as relações de parentesco

que servem de pilar à organização e à coesão dos grupos sociais. No entanto nos peixes são as tendências individuais de resistência (*homing*) que são responsáveis pela emergência de mecanismos (sociais) de coesão interindividual. Na grande maioria dos peixes que apresentam cuidados parentais até à eclosão dos embriões os intervalos de desenvolvimento pós-embrionário são vividos à deriva na água, no mais absoluto anonimato da vida pelágica. Deste modo é impossível que a vida social se estruture com base em relações familiares, não podendo deste modo usufruir dos efeitos estruturantes da selecção de parentesco como acontece com as espécies em que os parentes, mantêm uma ligação prolongada (v. g., insectos sociais e mamíferos, mas também outras espécies de peixes: vid. v. g. Taborsky e Limbergen, 1981).

Mimetismo

Os mimetismos são formas de associação e não de afinidade filogenética. O mimetismo caracteriza-se pelo facto de indivíduos pertencentes a duas (ou mais) espécies se assemelharem entre si quanto a certas características (v. g., coloração, morfologia, comportamento, etc.).

É o caso dos blenídeos estudados por Losey (1972), *Rumula laudandus* e *Ecsenius bicolor* cujas morfologias e comportamento se assemelham à espécie *Meiacanthus atrodorsalis*. Esta espécie possui dentes caninos que ligam as glândulas que segregam uma substância tóxica que a faz ser rejeitada por várias espécies piscívoras. Devido à sua semelhança com *M. atrodorsalis*, *E. bicolor* e *R. laudandus* gozam de protecção aos predadores (através de mimetismo batesiano) e, ainda, no primeiro caso, de maior eficiência alimentar (através de mimetismo agressivo) (Losey, *op. cit.*).

Apesar das semelhanças entre as três espécies, os caracteres não podem ser classi-

ficados como homólogos pois ocorreram em vias evolutivas diferentes.

Semelhanças devidas a transmissão não genética

As condições com que os machos de muitas espécies de aves assinalam os territórios e atraem as fêmeas para o acasalamento, são em muitos casos, no todo ou em parte, veiculadas por transmissão cultural, sendo por isso particularmente favoráveis ao aparecimento de variações intra-específicas.

Um caso particular desta situação resulta da habilidade demonstrada por parte de um indivíduo, ou por uma população local aprender e utilizar o repertório utilizado por outra espécie simpátrica.

Estas semelhanças não devem ser confundidas com homologias.

Nalguns casos elas poderão estar relacionadas com o chamado *fenómeno do inimigo familiar* (Wilson, 1975).

PRINCIPAIS FACTORES NA EVOLUÇÃO DO COMPORTAMENTO

Os organismos podem ser interpretados como complicadas maquinarias mecânicas, fisiológicas e comportamentais que são comandadas e coordenadas por programas estabelecidos ao longo das suas histórias filogenéticas. As características actuais de qualquer organismo — ou sistema vivo — resultam assim de uma longa série de compromissos adaptativos, um momento de uma longa — e quantas vezes penosa! — cadeia evolutiva.

O seu adequado funcionamento — ou seja a sua capacidade de sobrevivência — e o seu valor prospectivo — ou seja a sua capacidade em produzir cópias de si próprio — dependem largamente da sua estabilidade endógena e exógena, e da capacidade decor-

rente em responder adequadamente às pressões e solicitações do meio ambiente.

Uma das contingências responsáveis pela diversidade de seres vivos reside na variedade de condições e de meios ambientes existentes no planeta.

Neste contexto os seres vivos aparecem equipados com um conjunto de traços específicos que, dadas condições determinadas de meio, melhoram a sua eficácia na luta pela sobrevivência e reprodução.

A diversidade de organismos que povoa o planeta forma, no seu conjunto, um quadro fabuloso de «engenharia» e «imaginação», resultante de um persistente processo histórico de transformação, selecção natural e adaptação que ocorre desde há milhões de anos.

Dois grandes tipos de acções movem os processos evolutivos. As pressões ecológicas e a inércia filogenética.

O grau de inércia ou «conservadorismo» evolutivo é em regra tanto maior quanto a estabilidade do meio ambiente. As espécies que habitam em meios ambientes pouco variáveis, e as espécies em que as trocas genéticas entre populações vizinhas são pouco diversificadas revelam acentuadas resistências à mudança.

As focas cinzentas que formam casais, ou vivem em pequenos grupos, sobre os gelos flutuantes do Atlântico Norte não aprenderam a distinguir as suas próprias crias das de outros casais. Este facto parece poder relacionar-se com a ausência de pressões selectivas nesse contexto: é rara a presença de crias de outros adultos.

Estes mesmos mamíferos quando se reproduzem mais a sul dos seus locais habituais, em grandes grupos, continuam incapazes de distinguir as suas próprias crias de outras crias ao contrário do que acontece com outros pinípedes nessas latitudes e vivendo em condições semelhantes (referido por Dewsbury, 1978).

Inércia filogenética

A inércia filogenética, responsável por limitações nas mudanças evolutivas, pode relacionar-se com factores de diversa ordem:

I. *Impedimentos estruturais do genoma:*

A informação hereditária contida no ADN contém mecanismos de auto-regulação que impedem, não a ocorrência mas, o sucesso de mutações genéticas. O valor adaptativo destes mecanismos que ajudam a manter a estabilidade do genoma parece ser evidente. Inovações resultantes de mutações aleatórias na cadeia de ADN têm efeitos imprevisíveis. Raramente consubstanciam melhoramentos. Na maioria das vezes introduzem efeitos de desordem no equilíbrio adaptativo que o genótipo serve, podendo assim jogar a favor da sua perda.

Sabemos hoje que «a estabilidade e a precisão na replicação» da cadeia de ADN «são preservadas graças a enzimas que reparam continuamente os danos sofridos». As «lesões importantes da cadeia de ADN desencadeiam reacções de salvaguarda no decurso das quais novos enzimas, de funcionamento perfeitamente orquestrado são sintetizados» (Howard-Flanders, 1982: 102).

II. *Variabilidade genética limitada* (Alcock, 1975; Dewsbury, 1978):

As espécies que se reproduzem de modo assexuado (vid. v. g. Cole, 1884) apresentam um elevado grau de inércia filogenética, e não auferem das vantagens do heterozigoto.

III. *Falta de pré-adaptações apropriadas* (Alcock, *op. cit.* e Dewsbury, *op. cit.*):

A selecção natural não actua criando material de base. Testa e utiliza estruturas já existentes associando-as, não raramente, a novas funções.

As fezes e a urina ganharam valor de comunicação intra-específica em numerosas espécies. Neste caso a evolução «serviu-se» das moléculas voláteis daqueles materiais e do seu potencial — pré-adaptação — como agentes de comunicação entre indivíduos. As glândulas endócrinas, por outro lado, «serviram-se» da corrente sanguínea para comunicarem com outras partes do organismo. A falta de pré-adaptações pode ser factor de inércia filogenética.

IV. *Resistência (comportamental) à mudança* (Dewsbury, *op. cit.*) e *utilidade do comportamento* (Alcock, *op. cit.*):

Quando os indivíduos de uma população estão de tal modo adaptados a um *habitat* que não migram para *habitats* alternativos, a inércia filogenética revela-se dominante sobre eventuais pré-adaptações entretanto ocorridas já que, nestas condições, não têm valor expressivo. A sua conservação no *pool* genético da população fica apenas dependente de efeitos de deriva, podendo vir a desaparecer antes da ocorrência de outros factores que as revelem.

Por outro lado, mesmo após uma mudança no *habitat* uma espécie pode optar por continuar a utilizar os mesmos comportamentos que utilizava anteriormente porque eles se revelam igualmente úteis (Alcock, *op. cit.*).

V. *Impedimento estrutural de outras adaptações* (Dewsbury, *op. cit.*):

Adaptações particulares podem ter efeitos limitativos na mudança de outras estruturas.

VI. *Limitações devidas a competição interespecífica* (Dewsbury, *op. cit.*):

Se uma espécie possui adaptações particulares que lhe permitem explorar eficaz-

mente um determinado recurso do seu *habitat*, passa a constituir uma limitação importante à ocorrência de mutações adaptativas análogas noutras espécies.

VII. *Limitações impostas pela complexidade* (Dewsbury, *op. cit.*):

Uma estrutura complexa é mais resistente à mudança uma vez que exige um maior número de mutações coordenadas.

VIII. *Fluxo genético de populações vizinhas* (Wilson, 1975):

Pode acontecer que a «variabilidade genética requerida esteja presente mas que o fluxo genético de populações vizinhas, adaptadas a outras circunstâncias impeça a sua evolução». (Ibid.):

IX. *Ausência de variabilidade ambiente* (Alcock, *op. cit.*):

Contribui certamente para um conservantismo evolutivo.

X. *Modo de determinação do sexo* (Wilson, *op. cit.*):

Wilson (*op. cit.*, 33 e 415) refere ainda que o modo de determinação do sexo é um catalizador da inércia, com uma influência determinante no sentido da evolução social.

A eusocialidade nos himenópteros estaria de modo particular, parcialmente associada à haplodiploidia daqueles insectos.

Esta suposição tem sido no entanto amplamente criticada. Para a modificação desse ponto de vista contribuiu de modo particular a descoberta de um mamífero eusocial diploide da África Equatorial, o *Heterocephalus glaber* (vid. Jarvis, 1981).

Pressão ecológica

A inércia filogenética pode definir-se como o conjunto de factores responsáveis pela contenção de mudanças evolutivas, isto é,

responsáveis pela conservação das características actuais e dominantes das espécies. A inércia filogenética fixa adaptações cujo papel foi testado, experimentado e fixado ao longo da evolução dos organismos nas suas tentativas permanentes de melhorarem os seus graus de eficácia.

Como contrapartida as pressões ecológicas constituem a face progressista da evolução. As pressões ecológicas são precisamente o conjunto de constrangimentos que põem à prova os padrões genotípicos, estabelecidos ao longo da filogénese, e que revelam pré-adaptações constituídas. Como tal são fonte de mudança e agentes de selecção natural que dão forma a novos possíveis (Jacob, 1984). «É o constante atrito entre as forças conservadoras da inércia filogenética e as forças progressistas da pressão ecológica que determina as taxas de mudança evolutiva.» (Dewsbury, 1978).

Entre os principais factores que contribuem para produzir mudanças evolutivas no comportamento social dos animais podemos destacar as seguintes (baseados em Alcock, 1975 e Wilson, 1975):

i. *Isolamento reprodutor*: o isolamento reprodutor de uma espécie promove a diferenciação e a mudança nos sinais de comunicação intra-específica.

ii. *Interação presa/predador e defesa contra-predadores*: não é exagero afirmar que a origem e aperfeiçoamento de muitas formas de organização social, de maior ou menor complexidade, estão associadas à procura de soluções para melhorar a eficácia na protecção e a defesa antipredadores.

Nelas podemos incluir quer as simples concentrações de indivíduos (v. g. muitos cardumes de peixes), quer os comportamentos cooperativos no seio de grupos (v. g. as estações de aviso para a colónia como um todo, em morcegos do género *Pteropus* — referido por Wilson, *op. cit.*).

III. *Habilidade competitiva*

Melhoramentos na habilidade competitiva são conservados pela selecção natural uma vez que asseguram vantagens aos indivíduos, e aos grupos que os passam a exhibir. A simples concentração em massa de indivíduos de uma espécie pode intimidar os indivíduos de outra espécie que assim abandonam a área. Neste caso a expulsão de uma população por outra realiza-se de forma pacífica. Wilson (*op. cit.*: 49) refere alguns exemplos muito interessantes. A competitividade também pode ser melhorada através da territorialidade.

IV. *Eficiência alimentar*

Muitas espécies conseguiram melhorar a sua eficácia alimentar ao adoptarem estratégias sociais de alimentação, como a alimentação cooperativa. Em muitos dos exemplos conhecidos (Wilson, *op. cit.*) as vantagens evolutivas são evidentes para os indivíduos e para o grupo.

V. *Penetração de novas zonas adaptativas*

Um pré-requisito necessário à colonização de novos *habitats* é a existência de pré-adaptações que assegurem respostas adequadas às novas exigências adaptativas. É o caso do coleóptero *Bledius spectabilis*, referido por Wilson (*op. cit.*: 57), que «desenvolveu um comportamento parental complexo raramente atingido num coleóptero». Esta peculiaridade permitiu-lhe penetrar num ambiente extremamente hostil, talvez um dos mais hostis no mundo dos insectos.

MUDANÇAS NA ESTRUTURA ASSOCIADAS COM O COMPORTAMENTO

O estudo da relação entre a evolução do comportamento e a evolução de estruturas anatómicas associadas encontra matéria

privilegiada nas espécies que exibem estruturas desproporcionadas como os alces e os pavões.

Ao olharmos para as grandes armações dos alces e veados, ou para os vistosos leques dos pavões, não podemos deixar de nos perguntar se eles não constituem sérios *handicaps* no dia-a-dia dos indivíduos?

Estudo de um caso: os pavões

A história da evolução da cauda nos pavões constitui um exemplo representativo da transformação de estruturas morfológicas associada com o comportamento.

Os pavões fazem parte de uma extensa família, onde se incluem os faisões, cujas espécies mais primitivas ocupavam nichos nas densas florestas tropicais, onde formavam casais ou viviam isoladamente.

O actual modo de vida em grupo dos pavões parece estar associado ao novo tipo de *habitat* que invadiram: espaços abertos onde o alimento se encontra distribuído de forma concentrada.

Nas espécies primitivas, o padrão de plumagem servia de camuflagem nas florestas fortemente marcadas por contrastes de luz e sombra. Este é ainda o caso nos actuais faisão malaio (*Polyplectron malacence*) e faisão cinzento (*Polyplectron bicalcaratum*).

A origem das formas aceladas que aparecem nos leques dos pavões derivam das formas menos decorativas dos padrões com funções de camuflagem daquelas duas espécies (Ridley, 1981). As transformações sofridas resultam basicamente numa reorganização dos ocelos, diminuição do seu número, migração para locais precisos das penas e sua conservação só em algumas delas, tudo isto associado a um desenvolvimento exagerado das penas de protecção da região caudal que em número de cem podem atingir individualmente 1,20 m.

A tendência inicial das fêmeas de pavão para preferirem machos com caudas grandes

e vistosas favoreceu diferencialmente os machos da população com aqueles predi-cados. Esta preferência sexual parece ter-se estabelecido entre as fêmeas, por causas não perfeitamente claras⁽¹⁾, vindo a promover o sucesso reprodutor de machos com caudas mais vistosas mas também mais emba-raçosas.

A evolução de estruturas anatómicas apa-rentemente pouco funcionais do ponto de vista da sobrevivência individual foi uma questão amplamente discutida por Charles Darwin. Referiu-se-lhes como produtos da selecção sexual exercida pelas fêmeas. De-finido o axioma, interessava depois prová-lo. Foi o que procurou fazer nos anos 30 Ronald Fisher. Para este autor a selecção sexual é um processo de *run away*. Isto significa que num determinado momento da vida da espécie passa a haver uma ampli-ficação progressiva das preferências dos agentes selectivos que exagerou certas ca-racterísticas e sinais que tiveram anterior-mente algum significado directo na sobre-vivência quotidiana.

A partir do momento em que os machos possuidores de atributos exagerados passem a gozar de vantagens no acasalamento pas-sam também a obter mais descendentes. Este processo de *run away* só cessará quando os custos do atributo sexual para a sobre-vivência forem demasiado elevados. C. J. Barnard (1983: 309) expõe assim esta si-tuação: «A tendência para seleccionar cau-das sempre maiores pode conduzir os ma-chos além do óptimo “fixo” (ou “organismo ideal”) para o meio ambiente. A diferencia-ção entre o macho óptimo “fixo” e o macho óptimo “relativo” preferido pelas fêmeas pode eventualmente tornar-se tão grande que os machos deixam de ser ecologicamente viáveis e a linhagem extingue-se.»

(1) Prisioneiras de um fascínio hipnótico e estético (M. H. Ridley) e/ou prisioneiras da demonstração de vigor «atlético» (Fisher e Zahavi).

A ideia de selecção em escalada (*run away selection*), teve muitos adeptos, apesar da sua fraqueza evidente: opor os efeitos e as condições da *selecção natural* aos da *selecção sexual*.

Uma tentativa de hipótese mais sin-tética seria posteriormente elaborada por A. Zahavi em 1975. Neste caso os bizarros ornamentos deixam de ser interpretados simplifadamente como *handicaps* inferiorizantes na sobrevivência diária. Ao con-trário, passam a ser interpretados como sinais de eficácia genética. Se um macho, apesar dos ornamentos anatómicos exage-rados (e que exigem alocação de energia) e vistosos (e que torna conspícua a presença do animal), consegue ainda obter alimento e sobreviver aos predadores é porque pos-suem genes que lhe oferecem um elevado valor de eficiência. A atracção das fêmeas por atributos ornamentais tão exagerados perde à luz deste modelo, o seu carácter de bizarria. Ao preferirem aqueles machos as fêmeas transmitem aos seus descendentes as mesmas excelentes condições físicas e genéticas que encontraram nos seus pais.

Segundo Kodric-Brown e Brown (1985) este modelo levanta no entanto dois pro-mas: I. Como os cromossomas de um pro-genitor são misturados ao acaso com os do outro progenitor, os descendentes podem vir a herdar os genes implicados na formação das características sexuais «ideais» sem que recebam os genes que os compensam em termos de vigor físico; e II. uma forte selec-ção conduziria inevitavelmente a um ponto de invariabilidade genética.

Nos anos 80 várias novas hipóteses dos «bons-genes» foram avançadas. A sua refle-xão básica pode resumir-se do seguinte modo (Kodric-Brown e Brown 1985: 28): «o grau de exageramento dos sinais sexuais não está escrito nos genes: todos os machos na popu-lação possuem virtualmente genes idênticos para produzirem grandes armações, penas vistosas, ou colorações brilhantes. Mas ape-nas os indivíduos no auge da vida e de saúde

robusta são capazes de desenvolver estes traços na sua forma extrema, e apenas indivíduos com os melhores genes podem estar de saúde robusta».

Segundo Kodric-Brown e Brown (*op. cit.*) a *teoria dos bons genes* ajuda a explicar um dos mistérios que a *teoria da selecção em escalada* deixou em aberto: «porque é que muitos dos sinais usados para atrair fêmeas são também usados para intimidar rivais». Fica assim resolvida a aparente contradição entre as condições da selecção natural e os efeitos da selecção sexual que a hipótese de Zahavi continuava a mascarar. Ao desfazer o absurdo do *handicap* na sobrevivência, mostra que «a escolha da fêmea e a agressão entre machos não são necessariamente processos independentes que evoluíram em resposta a diferentes tipos de selecção sexual, como Darwin sugerira» (*op. cit.*: 31).

ESPECIAÇÃO E ISOLAMENTO REPRODUTOR

O critério mais amplamente utilizado para reconhecer que um determinado conjunto de organismos constitui uma espécie, baseia-se no reconhecimento da aptidão evidenciada pelos indivíduos desse conjunto de, em condições naturais, produzirem outros indivíduos férteis, mantendo-os, no entanto, reproductivamente isolados em relação a outros conjuntos de organismos — sobre as dificuldades e os problemas emergentes na definição e caracterização do que é uma espécie. (Vid. Mishler e Donoghue, 1982.)

Os mecanismos que se encontram na base do isolamento reprodutor entre duas espécies muito aparentadas são bastante diversos. Podem ser tipicamente comportamentais (vid. Médioni e Boesinger, 1977), químicos — como, por exemplo, no caso das espécies de térmitas europeias do género *Reticulitermes* (Clément, 1982), ou basearem-se simplesmente nas diferenças anatômicas

que, por exemplo, impeçam a cópula ou, tão somente, a transferência eficaz de esperma.

A principal condição que está na origem de processos de especiação é, segundo o ponto de vista dominante entre biólogos, a *alopatria* ou isolamento geográfico de populações da mesma espécie. Se duas populações da mesma espécie ficam separadas geograficamente o rumo evolutivo seguido por uma delas pode ser, a partir daquele momento, radicalmente distinto do da outra, conduzindo assim à formação de duas espécies.

O facto de não haver troca de genes pode contribuir para mudanças significativas na estrutura do *pool* genético de ambas as populações, não só relacionadas com o tipo de selecção natural a que ambas as populações ficam sujeitas em *habitats* ainda que levemente distintos, *mas também* com processos aleatórios como a deriva genética. O grau de especiação então alcançado estará directamente relacionado com a extensão das diferenças entretanto ocorridas.

Se as barreiras que separam as duas subpopulações desaparecerem podem ocorrer três tipos de situações, directamente relacionadas com as mudanças entretanto ocorridas nos *pool* genéticos (Dewsbury, 1978: 259):

I. «se as mudanças no *pool* genético forem mínimas, as duas subpopulações podem cruzar-se livremente emergindo eventualmente, mais uma vez, uma única população»;

II. «as subpopulações podem ter estado separadas tanto tempo que é impossível ocorrer cruzamento», aparecem assim duas espécies distintas;

III. «as duas subpopulações podem ter divergido até um nível intermédio, ao ponto de poderem ocorrer híbridos em desvantagem»;

gem competitiva. Neste caso observar-se-ia selecção contra o acasalamento de animais de diferentes populações».

Simpatria e deslocamento de caracteres

Um fenómeno importante a referir na interacção entre duas populações simpátricas é o chamado deslocamento de carácter (*character displacement*, Dewsbury, 1978: 260). Referimo-nos a deslocamento de carácter quando a divergência evolutiva entre duas populações ou duas espécies é reforçada em condição simpátrica. Parece ser este o caso observado entre, pelo menos, duas espécies de tentilhões de Darwin das ilhas Galápagos (Grant and Grant, 1983).

Os tentilhões de Darwin, devido à sua origem comum e recente radiação evolutiva nas ilhas que constituem o Arquipélago das Galápagos (com três a cinco milhões de anos), constituem um terreno propício para o teste de algumas hipóteses em teoria da evolução. Uma das questões mais polémicas nesta área, pela qual os cientistas ainda se debatem, é a compreensão dos detalhes centrais do processo evolutivo. Para alguns autores (vid. Mayr, 1963) a especiação exige alopatria, enquanto para outros (v. g. Grant and Grant, 1984; cf. Dewsbury, 1978: 259) há dois outros processos cujo papel na especiação pode também ser fundamental: a parapatria e a simpatria.

Segundo David Lack (vid. Grant and Grant, *op. cit.*) a especiação dos tentilhões de Darwin obedeceu a um processo com quatro fases:

I. as Galápagos foram colonizadas originariamente por uma espécie de tentilhão vinda do continente;

II. nas populações das diversas ilhas tiveram algumas mudanças evolutivas, ainda que provavelmente pouco importantes pois as ilhas eram ecologicamente muito similares;

III. as diferentes populações contactaram directamente quando indivíduos duma ilha voaram para outra. O resultado desses contactos dependeu principalmente do grau de mudança e diferenciação entretanto havidas. Em muitos casos, este contacto entre populações diferentes deve ter reforçado o processo de especiação;

IV. envolve repetições múltiplas das fases 2 e 3.

Neste modelo o que é central é o papel da situação de simpatria de duas populações na separação de caracteres e formação de espécies.

Duas espécies serviram recentemente de teste a esta hipótese: *Geospiza fortis* (tentilhão médio do campo) e *G. fuliginosa* (tentilhão pequeno do campo) (vid. Grant and Grant, 1983 e ainda Schluter, Price e Grant, 1985).

O interessante, neste caso, é que na grande ilha central de Santa Cruz, elas nunca se cruzam, enquanto que na ilha vizinha de Daphne Major, onde existe uma população isolada de *G. fortis* observam-se cruzamentos ocasionais desta espécie com indivíduos de *G. fuliginosa* que por vezes aportam àquela ilha. Este facto parece confirmar a hipótese de que o isolamento reprodutor entre as duas espécies da ilha de Santa Cruz é uma consequência da sua condição simpátrica.

O papel desta condição no isolamento reprodutor foi ainda testado em experiências realizadas por Laurena Ratcliffe (vid. Grant and Grant, *op. cit.*: 78-79) e comprovado como factor de deslocamento ecológico entre aquelas duas espécies por Schuter, Price e Grant (1985) num estudo de base morfológica.

Ratcliffe verificou que indivíduos oriundos de ilhas com espécies que vivem juntas discriminam melhor entre canções emitidas por conspecíficos e hetero-específicos do que indivíduos oriundos de ilhas em que as espé-

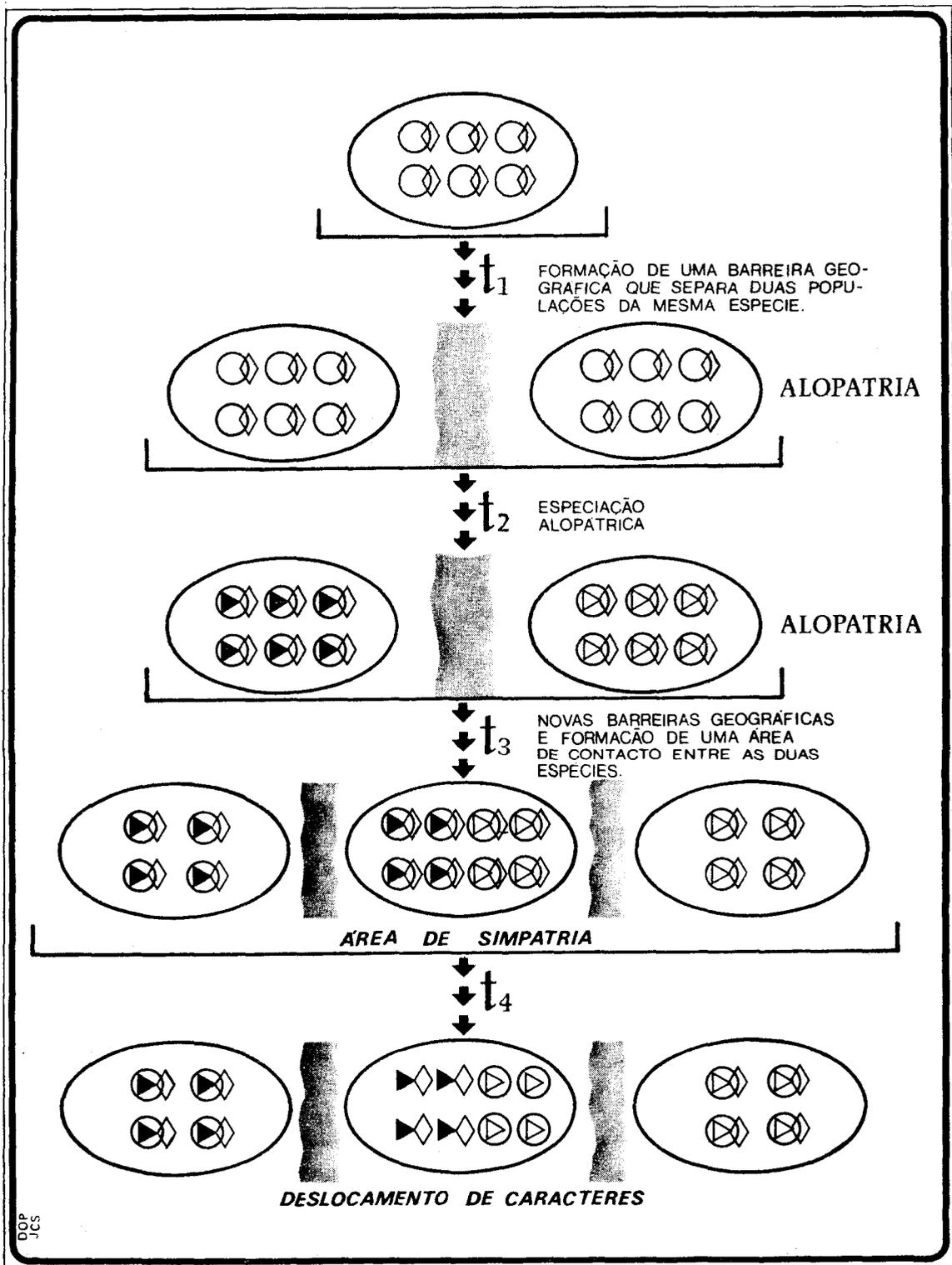


Fig. 1 — ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA. SIMPATRIA E DESLOCAMENTO DE CARACTERES. Ilustração simbólica de processos de especiação alopátrica e especiação simpátrica com deslocamento de caracteres. t_1, \dots, t_4 : tempos. As elipses representam áreas. As barras verticais representam barreiras geográficas. Dentro das elipses estão representadas as espécies

QUADRO I

Comportamento sexual comparado, e suas consequências no isolamento reprodutor de duas espécies simpátricas de ratos silvestres da Holanda

	Microtus Arvalis	Microtus Agrestis
1	<p>Fêmeas rejeitantes, com tendência para interromper as cópulas.</p> <p>(i) Forte resistência às tentativas de cópula ensaiadas pelos machos: 50,3 % dos casos;</p> <p>(ii) as fêmeas interrompem cópulas de quatro modos distintos, nomeadamente agonísticos.</p>	<p>Fêmeas tolerantes — mostram menos resistência à cópula.</p> <p>(i) Fraca resistência às tentativas de cópula ensaiadas pelos machos: 0,9 % dos casos;</p> <p>(ii) as fêmeas quando interrompem as cópulas fazem-no simplesmente afastando-se (100 % dos casos).</p>
2	<p>A rapidez com que os machos ejaculam está na razão directa do grau de rejeição das fêmeas.</p> <p>(i) Menor duração das cópulas: interrupções frequentes das cópulas induzem ejaculações;</p> <p>(ii) maior número de cópulas: machos ejaculam ao fim de algumas cópulas de curta duração.</p>	<p>A rapidez com que os machos ejaculam está na razão directa do grau de tolerância das fêmeas.</p> <p>(i) Maior duração das cópulas: as interrupções das cópulas atrasam as ejaculações;</p> <p>(ii) menor número de cópulas: ejaculam frequentemente após uma única cópula.</p>
3	<p>A agressividade das fêmeas inibiria provavelmente a excitação sexual dos machos de <i>Microtus agrestis</i>, condenando a cópula ao insucesso e contribuindo para o isolamento reprodutor de ambas as espécies.</p>	<p>A tolerância das fêmeas inibiria eventualmente a excitação sexual dos machos de <i>Microtus arvalis</i> condenando a cópula ao insucesso e contribuindo, assim, para a separação entre ambas as espécies.</p>

Baseado em: De Jonge e Ketel, *op. cit.*

cies não vivem juntas. Ela verificou também experimentalmente que os machos de *G. fortis* de Daphne Major cortejam com igual frequência fêmeas da sua própria espécie e fêmeas de *G. fuliginosa*, o que não acontece com os machos da ilha de Santa Cruz.

Mecanismos etológicos de isolamento reprodutor

Microtus agrestis e *M. arvalis* são duas espécies simpátricas de rato silvestres em que o isolamento reprodutor parece ser

assegurado, pelo menos parcialmente, pelos padrões de comportamento copulatório das fêmeas (Quadro I). Esses padrões, que segundo De Jonge e Ketel (1981: 228) se desenvolveram associados a estratégias ecológicas diferenciadas resumidas no Quadro II, mas que não cabe aqui discutir em pormenor, parecem inviabilizar eventuais tentativas heteroespecíficas de cópula.

Em *M. arvalis* as fêmeas são rejeitantes e o número de cópulas interrompidas influencia positivamente a excitação sexual dos machos. Em *M. agrestis* as condições estão invertidas: as fêmeas são tolerantes e o comportamento sexual dos machos, no-

QUADRO II

Aspectos da vida social comparada

	Microtus Agrestis	Microtus Arvalis
1	Formam facilmente grupos familiares uma vez que as fêmeas não afastam as crias.	Não formam grupos familiares.
2	Territórios de grupos (familiares).	Grandes territórios de machos individuais, abrangendo alguns mais pequenos de fêmeas.
3	Machos toleram-se porque pertencem ao mesmo grupo.	Machos não se toleram e agridem-se.
4	Existem mecanismos que reduzem a probabilidade de incesto: (i) A cópula segue-se normalmente a situações de confronto, sendo a ejaculação tanto mais rápida quanto maior a rejeitividade da fêmea; (ii) como a relação entre parentes é pacífica, sendo, neste caso, também pacífica a cópula, isso pode atrasar a ejaculação, tornando-a sem efeito.	O risco de incesto é baixo.
5	Os machos estão familiarizados uns com os outros. Reagem ao estro das fêmeas mas não combatem entre si. «Nestas circunstâncias, a resistência oferecida pelas fêmeas deve funcionar como um mecanismo para seleccionar machos eficazes, i. e., aqueles que persistem em recopular apesar da rejeição das fêmeas.» (...) «o que aliás também explicaria o facto de os machos serem capazes de ejacular depois de um número de cópulas de curta duração interrompidos por longos intervalos» (id.: 255).	A ausência de grupos de família torna pouco provável que uma fêmea em estro encontre muitos machos, enquanto os machos competem entre si formando grandes territórios. Nesta situação as fêmeas não beneficiam nada em mostrar agressividade para com os poucos machos que encontram. A eficácia individual dos machos é testada em encontros intra-sexuais.

Baseado em: De Jonge e Ketel, *op. cit.*

meadamente a rapidez com que ejaculam na cópula, é positivamente influenciado pelo grau de tolerância das fêmeas. Enquanto as fêmeas de *M. agrestis* protelam a ejaculação dos machos se mostrarem uma forte tendência para interromper as cópulas, as fêmeas de *M. arvalis* aceleram a ejaculação com atitudes similares. Disto resulta que «a rejeição em *M. agrestis* iguala a tolerância

em *M. arvalis* e as cópulas interespecíficas parecem condenadas ao insucesso» (De Jonge and Ketel, *op. cit.*: 257).

«DISPLAYS» E RITUALIZAÇÕES

Na comunicação inter-individual os sinais devem servir de forma eficaz funções espe-

cíficas, como por exemplo o acasalamento ou a relação cria/progenitor, uma vez que dela depende em grande medida o sucesso daqueles nela envolvidos.

Os *displays* de corte, e os *displays* agonísticos, constituem das mais interessantes situações quanto à ocorrência de sinais.

Do ponto de vista da sua filogénese constituem um extenso e rico campo para a elaboração de hipóteses quanto à natureza dos sinais e às características das suas transformações no decurso da evolução.

Dewsbury (1978: 262) distingue as seguintes fontes de *displays* (não as esgotando, é claro):

(I) Movimentos de intenção; (II) actividades deslocadas; (III) actividades redirigidas; (IV) troca de alimento; (v) respostas protectoras; (VI) movimentos de conforto; e (VII) padrões de termo-regulação.

«Ao processo de evolução dos sinais a partir de movimentos sem função de sinalização é chamada ritualização» (Krebs e Dawkins, 1984).

J. S. Huxley em observações com uma ave aquática verificou que durante a parada de corte o macho exhibia comportamentos sexuais com um carácter estereotipado e com uma função evidente de sinalização. Certamente inspirado na terminologia empregue para definir certos tipos de atitudes culturais humanas, Huxley considerou estes comportamentos, a que se referiu como constituindo «reorientações adaptativas do comportamento para funções expressivas (ref. em Heymer, 1979: 148)», como *ritualizações*.

As ritualizações fazem parte do repertório comportamental das mais diversas espécies animais, constituindo comportamentos típicos (*species typical behavior*) que promovem a comunicação intra-específica em particular durante contextos sexuais, agressivos, territoriais e parentais, estão associados a um imperativo em «comunicar de forma económica e sem ambiguidade» (Barlow,

1973: 224). A sua emancipação durante a evolução (Tinbergen, 1952) efectua-se, segundo a perspectiva da etologia clássica, «sob a pressão selectiva de uma melhor comunicação e tende para uma melhor clareza e para uma menor ambiguidade do sinal para aquele que o recebe» (Heymer, 1979: 149).

Na moderna perspectiva da ecologia do comportamento as ritualizações e outros processos de comunicação empregues no mundo vivo, animal e vegetal, são interpretados como formas de *manipulação* e «*leitura-da-mente*».

Estas duas expressões servem para designar dois papéis. O manipulador que pretende utilizar o comportamento do outro em seu benefício, enquanto o «leitor da mente» pretende antecipar (dum ponto de vista meramente probabilístico ou estatístico) os comportamentos do outro.

Os sinais emitidos durante a comunicação servem pois para realizar aqueles objectivos. Desta corrida entre manipulação e «leitura-da-mente» emergem, no seio de um longo processo evolutivo, os sinais ritualizados, carregados duma forte ambiguidade significativa.

Neste sentido a ecologia do comportamento interpreta a comunicação como processos de conflito em que cada um dos indivíduos procura tirar o melhor rendimento individual da interacção.

Segundo Hinde (1981) a contradição entre a etologia e a ecologia do comportamento neste campo preciso do estudo da evolução da comunicação no mundo animal é apenas aparente. Segundo aquele autor ambas as perspectivas são compatíveis e a sua conjugação poderá estimular hipóteses mais avançadas.

Intimidação em blenídeos

Um caso interessante de ritualização foi descrito em *Coryphoblennius galerita* (Al-

mada *et al.*, 1983). Nesta espécie muitos encontros agonísticos são resolvidos após um jogo de exibições de fraca intensidade agressiva. Entre os diversos padrões de comportamento é central a apresentação de *torção* (Almada *et al.*, *op. cit.*: 70-72). O peixe que a executa balanceia lateralmente a cabeça num ritmo lento em ambos os sentidos (Fig. 2). O movimento pode ser dirigido de face ou de lado em relação ao outro peixe. Foi interpretado como constituindo o resultado de uma situação de conflito motivacional entre agressão e medo, ataque e fuga.

Blennius sanguinolentus, uma espécie aparentada com a anterior, exhibe um comportamento homólogo da torção, mas nitidamente menos estereotipado e, como tal, menos emancipado da sua origem (Santos, 1985a: 19-20). Nesta espécie o animal on-

dula todo o corpo num movimento sinusoidal lento. A sua semelhança com os movimentos de natação é bem aparente, o que já não acontece com a torção de *C. galerita*.

Ambos os tipos de ameaça podem ser interpretados como condições filogeneticamente estabelecidas de um conflito entre carga e fuga (cristalizada em imobilização parcial) em que é conservada, a estrutura ondulatória característica da locomoção anguiliforme daqueles peixes.

«Associações» entre espécies

Trapezia ferruginda, um caranguejo, e *Alpheus lottini*, um camarão, vivem nos habitats coralíferos do indo-Pacífico onde formam grandes comunidades. Quer os caranguejos quer os camarões defendem o coral contra intrusos de ambas as espécies.

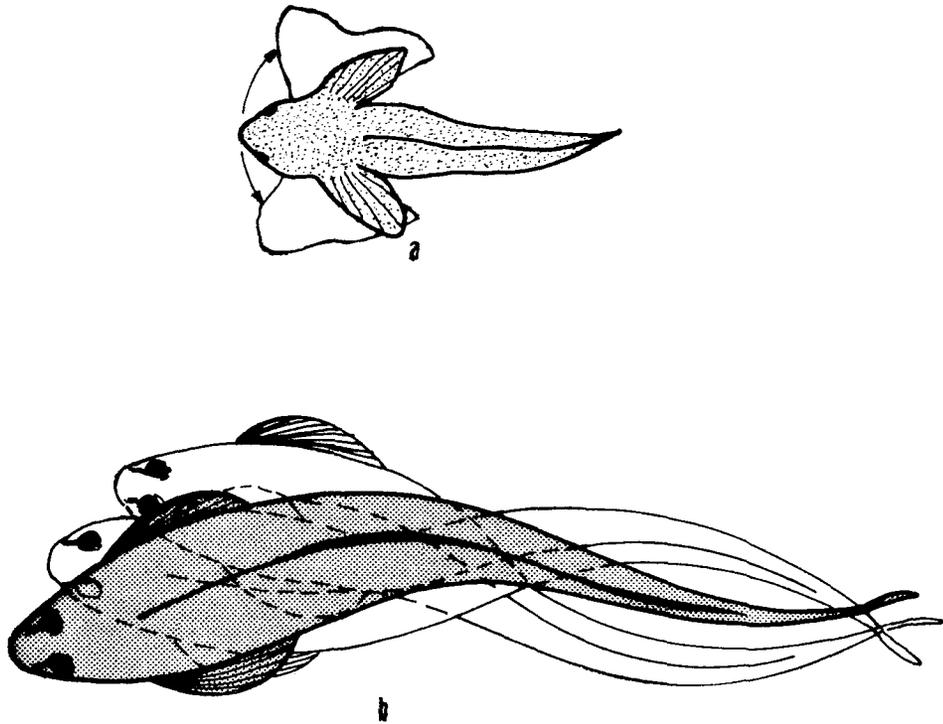


Fig. 2 — (a) Torção e (b) Ondulação lateral. Padrões de ameaça do repertório comportamental de *Coryphoblennius galerita* (Almada *et al.*, 1973) e de *Blennius sanguinolentus* (Santos, 1985a)

Vannini (1985) observou), no entanto, que camarões intrusos podem exibir comportamentos de apaziguamento que lhes permitem ser aceites no coral pelos caranguejos. Contudo estes comportamentos nunca são exibidos pelos camarões em contextos intra-específicos.

Sendo o mais fraco o camarão teve de «aprender» a inibir a agressão do caranguejo usando a sua própria linguagem.

Este caso é um exemplo interessante de manipulação do comportamento.

Casos fascinantes de parasitismo, com «decifração do código genético» em que o parasita utiliza o código de sinais do hospedeiro, foram encontrados entre escaraveiros e formigas, respectivamente, dos géneros *Atemeles* e *Formica*. O «roteiro» evolutivo destas associações parasitárias, com toda a sua hierarquia de especializações e aperfeiçoamentos, foram brilhantemente revistos por Holldöbler (1971).

Uma espécie de pirilampo da América do Sul utiliza o código de sinais de corte de uma outra espécie simpátrica atraindo assim os iludidos machos desta última que lhe servem de presa (Lloyd, 1965).

O comportamento de corte entre os pavões

Voltamos novamente aos pavões para seguirmos um outro caso de *ritualização* e *evolução de displays*.

Em parentes afastados dos pavões, como são os galos e galinhas, as fêmeas chamam a atenção das crias depenicando no solo. É também com este comportamento que os machos atraem as fêmeas para o acasalamento.

O faisão-de-caça e o faisão-real também depenicam no solo para captar a atenção das fêmeas. Obtendo resposta, o macho abre então a cauda e as asas, numa acção de galanteio, enquanto permanece quieto nessa posição.

Nestas espécies os rituais de corte, mais ou menos formalizados, parecem derivar de forma muito óbvia de uma forma ancestral baseada em atrair a atenção das fêmeas pelo alimento (mas cuja origem mais arcaica podemos associar a uma função epimelética).

A desmontagem das características de movimentos do corpo exibido pelo depenicar no solo permite-nos aproximar talvez melhor da razão que preside ao facto de, nas formas mais evoluídas, o factor do *ritual* se concentrar na região caudal.

Com a inclinação do corpo para a frente, associado ao acto de depenicar, a parte posterior assume elevação e realce frente à fêmea passando, deste modo, a representar um terreno favorável à emergência de uma estrutura conspícua.

Esse realce, fixado primitivamente sobre um tufo de penas incipiente da cauda, pode ter sido o pressuposto inicial, necessário e suficiente para marcar a sequência no curso evolutivo dos *displays* neste grupo, «obrigando» a que a ritualização se cristalizasse de forma definitiva em penas da região caudal.

Na génese deste longo processo de ritualização convergem assim diversas cumplidades que talvez valha a pena relembrar:

- a) o acto de depenicar que se baseia no efeito de atracção alimentar atinge outras finalidades, o acasalamento;
- b) pelo acto de depenicar assume relevo a zona posterior do corpo e o tufo de penas da cauda, predispondo-o (como zona ideal) para a emergência de uma estrutura anatómica que beneficia a comunicação inter-sexual;
- c) a existência de penas de cobertura cujo crescimento parece não afectar a estabilidade aerodinâmica durante o voo (ao contrário do que seria de esperar se a formação do *leque* tivesse origem no crescimento de penas da cauda), não envolvendo assim pressões ecoló-

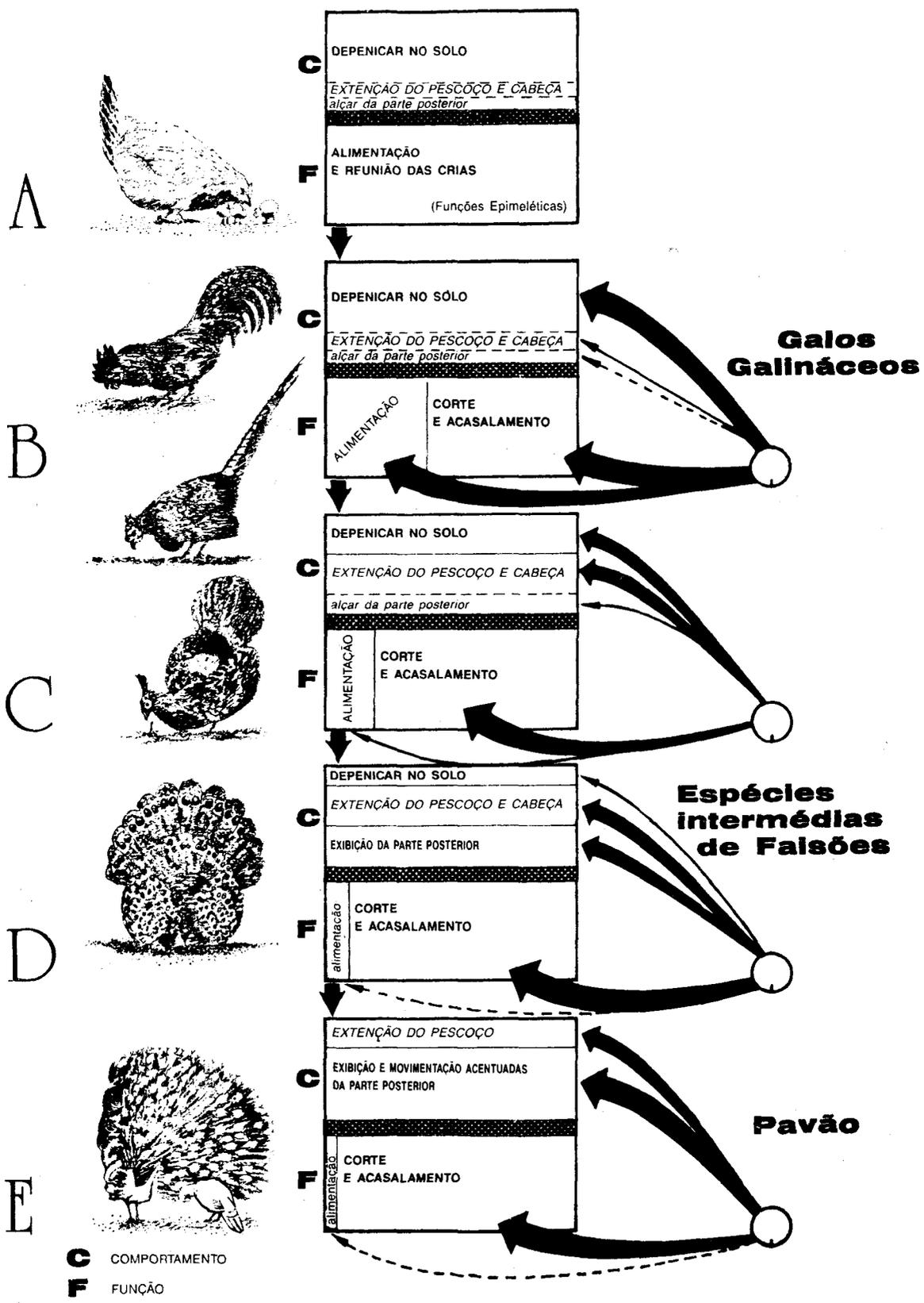


Fig. 3 — Evolução de um padrão de exibição utilizado na corte dos galináceos aos pavões (baseado em várias fontes: v. g. Heymer, 1977; Stamm, 1977; Ridley, 1981)

gicas limitantes, torna viável a formação de uma estrutura vistosa, o *leque*;

d) a presença de desenhos ocelados em penas de espécies primitivas e cuja função era a camuflagem. A conquista de novos *habitats*, em que a camuflagem deixa de ter justificação (ver atrás), «liberta» estas formas que através de um conjunto de transformações e reorganizações orientadas por pressões selectivas distintas (a selecção sexual) passam a servir outras funções.

Nas espécies que levaram este processo mais longe (e. g. pavão-real) a atenção das fêmeas é essencialmente captada por e através de um pronunciado e característico movimento de inclinação e balanceamento do leque caudal conhecido por *ectasy*, R. A. Stamm (1977: 448-449).

O FENÓTIPO ALARGADO

A noção de fenótipo alargado foi introduzida recentemente em ecologia do comportamento por R. Dawkins.

Por *fenótipo* entende-se as características do corpo físico de qualquer organismo resultante da interacção directa entre o genoma e o meio ambiente. Na noção de *fenótipo alargado* pretende-se incluir o conjunto de influências adaptativas que o animal exerce sobre o seu meio ambiente exterior, biótico e abiótico, e através das quais o procura manipular a favor da sua eficácia individual.

Os fenótipos alargados podem consistir em manipulações do comportamento de outros animais em benefício do manipulador, utilização de construções, artefactos, adornos, etc.

O exemplo que queremos referir, precisamente pelo seu interesse na compreensão dos mecanismos da evolução diz respeito, mais uma vez, às aves e aos rituais de corte,

mas neste caso, à utilização de estruturas exteriores à anatomia do animal.

As aves-jardineiras ou aves-das-pérgulas: *bowerbirds*) constituem a família das *Ptilo-northynchidae* formada por 18 espécies todas elas confinadas à Nova Guiné e Austrália (Diamond, 1982; Pruett-Jones e Pruett-Jones, 1983).

Ao contrário dos seus parentes próximos, as aves-do-paráiso, e dos pavões, a cobertura de penas das aves-jardineiras nada fica a dever ao encanto.

O interessante, neste grupo de aves, é que os machos, sendo destituídos de adornos físicos para cortejar as fêmeas, recorrem a construções extremamente elaboradas, arquitectonicamente complexas, muito vistosas e coloridas, que assumem assim o valor de características sexuais secundárias.

A função destes jardins limita-se à corte e acasalamento. A fêmea depois de fecundada constrói um ninho à parte onde põe os ovos e cuida das crias.

As construções mais elaboradas, adornadas e coloridas pertencem à espécie cujos machos são menos vistosos.

Parece poder deduzir-se que houve uma *transferência* (*sensu* Guilliard referido por Diamond, 1982: 100-101) de atributos da «plumagem ornamental do macho para o jardim e suas decorações».

O MÉTODO COMPARATIVO AO NÍVEL DOS INDIVÍDUOS E DAS POPULAÇÕES: ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS MÚLTIPLAS

Mart Gross (1982) após um extenso trabalho de investigação sobre o sistema social de uma espécie de peixe-sol da América do Norte concluiu que aproximadamente 85% da população activa de machos reprodutores procuram aproveitar-se dos 15% que constroem os ninhos e dedicam cuidados parentais aos embriões. Como realça o autor este resultado é de facto espantoso «para um peixe em que o comportamento reprodutor

QUADRO IV

*Transferência evolutiva da complexidade ornamental e estrutural da plumagem dos machos adultos para os «jardins». Esta classificação, elaborada por Jared Diamond (1982b), inclui as aves do paraíso do género *Diphyllodes* e *Parotia* que não são ancestrais de *Amblyornis* e *Prionadura* mas que se crê constituir um exemplo independente de um estágio inicial de transferência*

Ave (espécie ou género)	Grau de elaboração		
	Plumagem ornamental do macho	Estrutura do «jardim»	Ornamentação do «jardim»
<i>Diphyllodes</i> e <i>Parotia</i>	6	1	9
<i>A. macgregoriae</i>	3	3	0,1
<i>A. flavifrons</i>	3	3	2
<i>A. subalaris</i>	2	4	5
<i>P. newtoniana</i>	1	5	5
<i>A. inoratus</i>	0	6	6

Os números indicam: 6, mais elaborado; 1, menos elaborado, mas presente; 0, ausente.

do macho era previamente caracterizado apenas pelos seus cuidados parentais.

É possível relacionar, parcialmente, este tipo de inadequação entre factos observados e factos reais com as concepções abstractas dos cientistas (*i. e.*, as suas filosofias espontâneas e as suas concepções do mundo para utilizar duas noções desenvolvidas por Althusser, 1974). No caso particular da etologia podem interpretar-se à luz da tendência tradicional desta disciplina para dividir os sistemas sociais em dicotomias (*v. g.* monogamia *versus* poligamia, etc.).

Este modo de classificar os sistemas sociais conjuga-se com outras ideias chave da «etologia clássica, como a de *comportamento típico da espécie*, e conceitos estruturais de alguns dos seus modelos do 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 complexa que aqueles modelos.

Como observa Dunbar (1982: 386) eles foram em parte directamente responsáveis pela «tendência para descrever os animais que agem de um modo que o investigador considerava anómala como variações biológicas inevitáveis ou como aberrações mal adaptativas de pouco interesse evolucionário».

Mas os sistemas sociais são complexos dinâmicos extremamente estruturados. A variabilidade ocupa neles um lugar que ultrapassa largamente o simples plano do factual e do accidental, e onde «desvio» e «norma» representam aspectos intrínsecos ao próprio sistema, e faces igualmente importantes dele próprio.

A ideia de que as variações individuais são mais importantes do que se pensava inicialmente começa a sobressair nos anos



(PTILONORHYNCHUS VIOLACEUS)

Fig. 4 — Jardim de acasalamento do macho de *Ptilonorhynchus violaceus*. Desenho de José Carlos Silva composto a partir de uma fotografia de Jean-Paul Ferraro (Natural History), 1983, 9:50/1, e de outras fontes

60 após os investigadores terem passado a dar um realce especial às identificações individuais dos animais que observam. Por essa altura começa então a ganhar fôlego a ideia de que podem coexistir, na mesma população, múltiplas soluções adaptativas.

No presente artigo iremos observar parcialmente um domínio daquelas variações: as variações intra-específicas nas táticas de acasalamento dos peixes.

Táticas alternativas de acasalamento: salteadores, satélites e parentais

Os territórios de acasalamento constituem um traço importante para o sucesso reprodutor dos machos de muitas espécies animais. Aqueles que não conseguem competir por eles, ou que se vêem excluídos no termo de acções competitivas, passam a constituir

um grupo de indivíduos biologicamente preparado para intervir na fecundação.

Despojados de territórios autônomos estes machos têm a sua atractividade sexual reduzida vendo-se compeildos a adoptar táticas sexuais marginais, i. e. na dependência dos territórios de outros machos.

Como Krebs e Davies (1981) referem estes casos constituem um conjunto de táticas alternativas cujo valor adaptativo e razões evolutivas são diversas, mas que constituem respostas adaptativas a constrangimentos específicos do ciclo vital dos indivíduos relacionados com variáveis ontogénicas, históricas e sociais, dependentes de contextos biológicos e ecológicos e factores demográficos (vid. Bunbar, 1982, para uma análise fina das causas, dos factores e das consequências associados à emergência de estratégias alternativas de acasalamento).

As variações intra-específicas nas táticas de acasalamento podem ser interpretadas de dois modos básicos (Krebs e Davies, 1981; Maynard Smith, 1984; Gross, 1984):

- I. Táticas condicionais em que alguns indivíduos procuram obter «o melhor de uma má situação». Neste caso os lucros para ambas as táticas, medidos em termos de sucesso individual na reprodução, são diferentes e apenas a dominante constitui uma estratégia evolutivamente estável;
- II. Estratégias mistas evolutivamente estáveis (EMEE) onde os lucros para as diferentes táticas são iguais (vid. em especial Maynard Smith, 1984). No entanto, a interpretação dos dados é, em muitos casos, difícil.

Conhecem-se alguns casos de táticas alternativas em teleosteos. A sua prevalência neste grupo zoológico é «provavelmente devida em parte à competitividade dos seus sistemas de acasalamento e à ocorrência alargada de fertilização externa» (Gross, 1984: 60).

Keenleyside (1979) refere diversas espécies de peixes que desovam em substrato (v. g. Atherinidae: *Leuresthes tenuis*; Petromyzonidae: *Lampetra planeri* — vid. também Malmqvist, 1983; Salmonidae e Percidae), cuja unidade reprodutora básica é constituída por um macho e uma fêmea que seleccionam e preparam o local onde depositam os zigotos que em seguida abandonam, em que machos maduros de pequenas dimensões se aproximam do casal, libertam esperma, roubando assim algumas fecundações, e abandonam em seguida a área. Este tipo de macho é geralmente designado por salteador (Sneakers, vid., Wirtz, 1982).

Conhecem-se também salteadores em espécies que fornecem cuidados paternos durante o desenvolvimento embrionário das suas crias.

Morris (1952) observou que os machos do esgana-gato de dez espinhos (*Pungitius pungitius*) que eram impedidos de construir ninhos e estabelecer territórios exibiam peculiares comportamentos «homossexuais» ou de «pseudo-fêmeas» nos territórios de outros machos. Com esta atitude facilitavam a sua intrusão nesses territórios em cujos ninhos procuravam realizar algumas fertilizações (Morris, *op. cit.*, não interpretou a situação de acordo com isto). Fora dos territórios continuavam a cortejar as fêmeas que procuravam conduzir até «ninhos imaginários».

Machos subadultos de *Trypterigion spp.* do Mediterrâneo adoptam também comportamentos salteadores em territórios de outros machos onde procuram penetrar durante o acasalamento (Wirtz, 1978, 1982 e De Jonge, 1985). Keenleyside (1972) refere o mesmo tipo de situação para *Lepomis megalotis*. Dominey (1980, 1981), por seu lado, descobriu que os machos de *Lepomis macrochirus* adoptam dois tipos de estratégias: machos territoriais dominantes e machos que mimam fêmeas - *female mimic*. Dominey (1980) relacionou este polimorfismo com

um determinismo genético cuja ontogenia permanece por esclarecer.

Em todos os casos referidos os machos dominantes não partilham os seus territórios com os outros machos. Estes estão excluídos das actividades parentais e territoriais. O seu papel reduz-se a nadar através dos territórios onde procuram obter vantagens de situação em que as fêmeas desovam, realizando assim o seu sucesso reprodutor.

Wirtz (1982), numa discussão geral acerca destas tácticas e sua terminologia, reservou o termo salteador (*sneaker*) para «qualquer macho que rouba fertilizações de outro macho que já investiu no acasalamento» (v. g., no estabelecimento do território, na corte, etc.).

Uma variação desta táctica, que observações mais cuidadas e completas talvez venham a demonstrar que são mais comuns do que se pensava — e passando a incluir, aliás, alguns dos casos anteriores —, é o caso em que o salteador permanece na imediata vizinhança do território parental onde, aparentemente, é tolerado pelo seu dono. Estes machos são chamados satélites.

Há exemplos de satélites em labrídeos do género *Crenilabrus* (Wirtz, 1982) e num blenídeo dos Açores (*Brennius sanguinolentus*, Santos 1985b). Nestas espécies os satélites cooperam na defesa agressiva do território parental. Num outro labrídeo do Atlântico-Oeste, *Halichoeres maculipima* (Tresher, 1979) os territórios dos machos dominantes são partilhados com um a três subadultos que participam na defesa do território. Se o macho dominante abandona o território é substituído por um dos satélites.

Este conjunto de observações veio mostrar que no seio de uma mesma população podem coexistir variações individuais nos comportamentos sexuais e reprodutores (estudo noutras áreas, como por exemplo as estratégias alimentares, permitiram definir também a existência de comportamentos alternativos: vid. Krebs and Davies, 1981; Smith, 1984).

Ao nível das teorias da evolução as tácticas alternativas colocam alguns problemas funcionais que não são fáceis de interpretar.

Gross (1982 e 1984) procurou esclarecer o valor adaptativo das tácticas alternativas de um centrarquídeo da América do Norte (*Lepomis gibbosus*) e do salmão (*Oncorhynchus Kisutch*).

Gross (1982) pôs em evidência a existência de dois fenótipos comportamentais alternativos em *Lepomis gibbosus*: tácticas subordinadas dependentes da existência de territórios parentais. Nesta espécie os machos maiores e mais velhos constroem ninhos onde passam a cuidar dos embriões até à sua eclosão. Em contrapartida machos de menores dimensões actuam como salteadores, enquanto machos intermédios agem como satélites. O comportamento especializado dos salteadores e satélites (conhecidos também, em inglês, por *cuckolders*), permite-lhes romper com sucesso a defesa do território e assegurar a fertilização de alguns gâmetas.

O mais interessante deste trabalho de Mart Gross reside no facto de ele ter conseguido definir a posição de cada uma das estratégias no seio da dinâmica das populações estudadas, com base numa fina análise de dados de composição demográfica, idades e crescimento, e determinar as consequências funcionais que determinam a sua estabilidade evolucionária. «Ao combinar informação sobre a idade da primeira reprodução» para cada uma das tácticas «com os dados da demografia da população», Gross (1981 e 1984) pôde estabelecer «que o comportamento reprodutor observado» resulta de dois corredores alternativos do ciclo vital. Num corredor encontram-se os machos que amadurecem mais cedo e que utilizam comportamentos salteadores e satélites, no outro estão os machos que atrasam a maturidade» (Gross, 1984: 63-64). Ambas as tácticas constituem-se pois como tácticas reprodutivas discretas. Naquela po-

pulação 85% dos reprodutores baseiam a sua vida sexual numa tática subordinada enquanto 15% actua como parentais.

Um estudo mais detalhado do comportamento, associado ao do ciclo vital da população, permitiu verificar que «existe um suporte considerável para a hipótese de que» ambos os fenótipos «constituem uma estratégia mista evolucionariamente estável» (Gross, 1982: 18).

Quanto ao salmão o caso é similar sendo os dois fenótipos alternativos favorecidos evolucionariamente pela selecção disruptiva nos locais de desova (Gross, 1985).

AGRADECIMENTOS

Todas as figuras foram desenhadas por José Carlos Silva. À Alierta Pereira e a Carmelina Leal agradeço a amável colaboração na preparação do manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. (1975) — *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, Sunderland: Mass (Ed. Espanhola: Salvat, Barcelona).
- ALEXANDER, R. D., & W. L. Brown, Jr. (1963) — Mating Behavior and the Origin of Insect Wing. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 628: 1-19.
- ALLÈGRE, C. (1982) — Les Premiers Jours de la Terre. *Pour la Science*, 51: 72-86.
- ALMADA, V., J. Dores, A. Pinheiro, M. Pinheiro & R. S. Santos (1983) — Contribuição para o Estudo do Comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Mem. Museu do Mar — Ser. Zool.*, 2 (24): 1-170.
- ALTHUSSER, L. (1974) — *Philosophie et Philosophie Spontanée des Savants* (1967). François Maspero, Paris.
- ATZ, J. W. (1970) — The Application of the Idea of Homology to Behavior. Em: *Development and Evolution of Behavior* (L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman and J. S. Rosenblatt, Eds.). Freeman: S. Francisco: 53-74.
- BAERENDS, G. P. (1958) — Comparative Methods and the Concept of Homology in the Study of Behaviour. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, XIII (1.º Supl.): 402-417.
- BARLOW, G. W. (1973) — Issues and Concepts in Ethology. Em: *Encyclopedia of Ethology* (Klaus Immelman, Eds.). Van Nostrand Reinhold Company: 219-245.
- BARNARD, C. J. (1983) — *Animal Behaviour: Ecology and Evolution*. Croom Helm: London and Canberra: 339 pp.
- BARNETT, S. A. (1981) — *Modern Ethology: The Science of Animal Behavior*. Oxford University Press.
- BEER, C. G. (1974) — Species-Typical Behavior and Ethology. Em: *Comparative Psychology: A Modern Survey* (Donald Dewsbury and Rethlingshaffer, Eds.). McGraw Hill: 21-77.
- BOCQUET, C. (1985) — Adaptation. A. — Adaptation Biologique. *Encyclopedia Universalis, Corpus I*: 239-242.
- CLÉMENT, J.-L. (1982) — Phéromones d'Attraction Sexuelle des Térmites Européennes du Genre *Peticulitermes* (Rhinotermitinae). Mécanismes Comportementaux et Isolaments Spécifiques. *Biology of Behaviour*, 1 (7): 55-68.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & Paul H. Harvey (1984) — Comparative approaches to Investigating Adaptation. Em: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2nd Ed. (J. R. Krebs e N. B. Davies, Eds.). Blackwell Scientific Publications: 7-29.
- COLE, C. J. (1984) — Unisexual lizards. *Scientific American*, 250, 1: 84-90.
- CRACRAFT, J. (1984) — The Terminology of Allopatric Speciation. *Systematic Zoology*, 33 (1): 115-116.
- CULLEN, J. M. (1966) — Ritualization of Animal Activities in Relation to Phylogeny, Speciation, and Ecology. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*, 351 B: 363-374.
- DAWKINS, R. (1982) — *The Extended Phenotype*. Oxford University Press, Oxford.
- DEWSBURY, D. D. (1974a) — Introduction Em: *Comparative Psychology: A Modern Survey* (D. Dewsbury and D. Rethlingshaffer, Ed.) MacGraw Hill Kogakusma: 1-18.
- DEWSBURY, D. D. (1974b) — Evolution and Behavior. Em: *Comparative Psychology — A Modern Survey* (D. Dewsbury and D. Rethlingshaffer, Eds.). MacGraw Kogakusma: 541-586.
- DEWSBURY, D. D. (1978) — *Comparative Animal Behavior*. MacGraw-Hill, Tokio.

- DEWSBUPRY, D. D. (1985) — *Leaders in the Study of Animal Behavior*. Cranbury, N. J.: Bucknell University Press.
- DIAMOND, J. M. (1982a) — Rediscovery of the Yellow — Fronted Garneder Bowerbird, *Science*, 216: 431-434.
- DIAMOND, J. M. (1982b) — Evolution of Bowerbird's Bowers: Animal Origins of the Aesthetic Sense. *Nature*, 297: 99-102.
- DILGER, W. C. (1962) — The Behavior of Lovebirds. *Scientific American*, 208 (1): 88-98.
- DOMINEY, W. J. (1980) — Female Mimicry in Bluegill Sunfish — A Genetic Polymorphism?. *Nature*, 284: 546-548.
- DOMINEY, W. J. (1981) — Maintenance of Female Mimicry as a Reproductive Strategy in Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Env. Biol. Fish.*, 6 (1): 59-64.
- DUNBAR, R. I. M. (1982) — Intraspecific Variations in Mating Strategy. Em: *Perspectives in Ethology*. Vol. 5 (P. P. G. Bateson e P. H. Klopfer Ed.), Plenum Press, New York: 385-431.
- FISHER, R. (1930) — *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- FRICKE, H. W. (1975) — Evolution of Social Systems Through Site Attachment in Fish. *Z. Tierpsychol.*, 39: 206-210.
- GITTLEMAN, J. L. (1981) — The Phylogeny of Parental Care in Fishes. *Anim. Behav.*, 29: 936-941.
- GRANT, P. R. & N. Grant (1983) — The Origin of a Species. *Natural History*, 92 (9): 76-81.
- GRASSÉ, P.-P. (1985) — Évolution. *Encyclopedia Universalis*, Corpus 7: 631-638.
- GROSS, M. R. (1982) — Sneakers, Satellites and Parentals. Polymorphic Mating Strategies in North American Sunfishes. *Z. Tierpsychol.*, 60: 1-26.
- GROSS, M. R. (1984) — Sunfish, Salmon, and the Evolution of Alternative Reproductive Strategies and Tactics in Fishes. Em: *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (G. Potts and R. Wooton, Eds.): 59-75.
- GROSS, M. R. (1985) — Disruptive Selection for Alternative Life Histories in Salmon. *Nature*, 313: 47-48.
- HEYMER, A. (1977) — *Vocabulaire Éthologique*. P.U.F.: 237 pp.
- HINDE, R. A. (1970) — *Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. MacGraw-Hill Kogakusma, Tokyo.
- HINDE, R. A. (1981) — Animal Signals: Ethological and Games-Theory Approaches are not incompatible. *Anim. Behav.*, 29: 535-542.
- HOLLÖBLER, B. (1971) — La comunicación entre las hormigas e sus huéspedes. Em: *Comportamiento animal — Selecciones de Scientific American* — (Thomas Eisner e Edward O. Wilson, Eds.). H. Blume Edicioiones, 1978, Madrid, 353-362.
- HOWARD-FLANDERS, P. (1982) — Pourquoi y a-t-il Si peu de Mutats? *Pour La Science*, 51: 102-112.
- JACOB, F. (1982) — *O Jogo dos Possíveis*. Publ. Gradiva: Lisboa: 141 pp.
- JARVIS, J. M. (1981) — Eusociality in a Mammal: Cooperative Breeding in Naked Mole — Rat Colonies. *Science*, 212: 571-173.
- DE JONGE, J. (1985) — Difference in Mating Strategies of *Trypterygion tripterionotus* and *T. xanthosoma*. *Abstracts of Spoken and Poster papers: 19th International Ethological Conference*, Toulouse, France: 514.
- DE JONGE, G. & N. A. J. Ketel (1981) — An Analyses of Copulatory Behaviour of *Microtus agrestis* and *M. arvalis* in Relation to Reproductive Isolation. *Behavior*, 78 (3-4): 227-259.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1972) — Intraspecific Intrusions into Nests of Spawning Longear Sunfish (Pisces: Centrarchidae). *Copeia*: 272-278.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1979) — *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer-Verlag, Berlin.
- KODRIC-BROWN, A., & J. H. Brown (1985) — Why the Fittest are Prettiest. *The Sciences*, 25 (5): 26-33.
- KREBS, J. R., & N. B. Davies (1981) — *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications. London: X + 292 pp.
- KREBS, J. R., & R. Dawkins (1984) — *Animals Signals: Mind-Reading and Manipulation*. Em: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd Ed. (J. R. Krebs e N. B. Davies, Eds.). Blackwell Scientific Publications: 380-402.
- LLOYD, J. E. (1985) — Agressive mimicry in *Photuris*: Firefly femmes fatales. *Science*, 149: 653-654.
- LLOYD, J. E. (1979) — Mating Behavior and Natural Selection. *Florida Entomologist*, 62 (1): 17-23.
- LOSEY, G. S. (1972) — Predation Protection in the Poison — Fang Blenny, *Meiacanthus atrodorsalis*, and Its Mimic, *Ecsenius bicolor* and *Runula laudandus* (Blenniidae). *Pacific Science*, 26: 129-139.
- MACFARLAND, W. N., F. H. Pough, T. J. Cade & J. B. Heiser (1979) — *Vertebrate Life*, Macmillan: XII + 87 pp.

- MALMQVIST, B. (1983) — Breeding Behaviour of Brook Lamprey, *Lampreta planeri*: Experiments on Mate Choice. *Oikos*, 41: 43-48.
- MAYNARD-SMITH, J. (1984) — Game Theory and the Evolution of Behaviour. *The Behavioral and Brain Sciences*, 7 (1): 95-1215.
- MAYR, E. (1963) — *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- MÉDIONI, J., & E. Boesigner (ed.) (1977) — *Les Mécanismes Éthologiques de l'Évolution*, Masson, Paris: XVI + 167.
- MISHLER, B. D., & M. J. Donoghue (1982) — Species Concepts: A Case for Pluralism. *Systematic Zoology*, 31 (4): 491-503.
- MITSIALIS, S. A., & F. C. Kafatos (1985) — Regulatory Elements Controlling Chorion Gene Expression are Conserved Between Flies and Moths. *Nature*, 317: 453-456.
- MORRIS, D. (1952) — Homossexualidade nos Esgana-Gatas-de-dez-Espinhos (*Pygosteus punctatus*). Em: *Reprodução das Espécies* (Desmond Morris). Ed. Europa América (1973), Lisboa.
- PRUETT-JONES, M., & S. Pruett-Jones (1983) — The Bowerbird's Labor of Love. *Natural History*, 9: 49-54.
- RIDLEY, Mark (1978) — Paternal Care *Animal Behav.*, 26: 904-932.
- RIDLEY, Mark (1983) — *The Explanation of Organic Diversity — The Comparative Method and Adaptations for Mating* — Clarendon Press, Oxford.
- RIDLEY, Matt (1981) — How the Peacock Got his Tail. *New Scientist*, 91: 398-401.
- SANTOS, R. S. (1985a) — Estrutura e Função dos Territórios em Machos Parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Mem. Museu do Mar — Sér. Zool.*, 3 (29): 1-46.
- SANTOS, R. S. (1985b) — Parentais e Satélites: Tácticas Alternativas de Acasalamento nos Machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Arquipélago — S. C. N.*, VI: 119-146.
- SCHULTER, D., T. D. Price & P. R. Grant (1985) — Ecological Character displacement in Darwin's Finches. *Science*, 227: 1056-1059.
- SHIN, H., T. A. Bargiello, B. T. Clark, F. R. Jackson & E. M. W. Young (1985) — An Unusual Coding Sequence from a Drosophila Cloke gene is conserved in Vertebrate, *Nature*, 317: 445-448.
- STAMM, R. A. (1977) — Forms and Functions of Courtship. Em: *Encyclopedia of Ethology* (Klaus Immelmann, Eds.). Van Nostrand Reinhold: 448-468.
- TABORSKY, M., & D. Limberger (1981) — Helpers in Fish. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 8: 143-145.
- TINBERGEN, N. (1952) — «Derived» activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 27 (1): 1-32.
- TRESHER, R. E (1979) — Social Behaviour and Ecology of two Sympatric Wrasses (Labridae: *Halichoeres spp.*) off Coast of Florida. *Mar. Biol.*, 53: 161-172.
- VANNINI, M. (1985) — A Shrimp that Speaks Crab-Ese. *Journal of Crustacean Biology*, 5 (1): 160-167.
- VIEIRA, A. B. (1983) — *Etologia e Ciências Humanas*. Imprensa Nacional-Casa da Moeda, Lisboa.
- WIRTZ, P. (1978) — The Behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* Species (Pisces: Blenniidae). *Z. Tierpsychol.*, 48: 142-174.
- WIRTZ, P. (1982) — Territory Holders, Satellite Males and Bachelor Males in a High Density Population of Waterbuck (*Kobus ellipsiprymus*) and their Associations with Conspecifics. *Z. Tierpsychol.*, 58: 277-300.
- WILSON, E. O. (1975) — *Sociobiology — The Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.