

ESTUDO DO COMPORTAMENTO ANIMAL: UMA VISÃO GERAL

Data de aceite: 01/03/2024

Lucas M. Aguiar

Laboratório de Símios, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Curitiba, Paraná, Brasil
Programa de Pós-graduação em Zoologia, UFPR
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Neotropical, Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, Paraná, Brasil

Hermano G. L. Nunes

Centro de Ciências Jurídicas, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Paraíba, Brasil

RESUMO: O comportamento animal é um fenômeno de difícil definição e cuja literatura básica é de difícil acesso para os estudantes de língua portuguesa, ou mesmo espanhola, por motivos históricos de desenvolvimento das ciências nos países do norte e pela falta de traduções pontuais e contínuas das edições atualizadas dos livros originais, na maioria em língua inglesa. Este trabalho, fruto de um esforço de lecionar Etologia e disciplinas afins ao longo de mais de uma década, tem como objetivo revisar de forma geral e

conceitual as questões epistemológicas centrais das ciências do comportamento animal, através da busca das obras mais representativas para fornecer um material científico representativo para profissionais, estudantes iniciantes ou mesmo mais especializados sobre o tema, revisando o histórico, as teorias, controvérsias, práticas, ramificações e aplicações das disciplinas do estudo do comportamento animal, contribuindo com uma visão geral sobre o seu estado da arte, com ênfase na Etologia e na Ecologia Comportamental. Sugerimos um esforço não somente para manter as traduções atualizadas, mas também fomentar livros sobre o assunto conforme as espécies e perspectivas nacionais e latino-americanas evoluem como modelos para a área, e reforçar as sociedades científicas, programas de pesquisa e planos para a formação de novos estudiosos do comportamento animal em áreas menos disseminadas, mas ricas em biodiversidade como o Brasil e a América Latina.

PALAVRAS-CHAVE: Ecologia Comportamental; Etologia; Instinto; Psicologia Comparada; Sociobiologia.

INTRODUÇÃO

O comportamento é uma característica familiar e as pessoas geralmente possuem suposições sobre as intenções de muitas espécies, particularmente das domésticas ou das filogeneticamente mais próximas aos seres humanos (Jablonka & Lamb 2010). Por exemplo, até os dias de hoje, tendemos a qualificar as raças de nossos “melhores amigos”, os cães, através de seus comportamentos de guarda, pastoreio, companhia, caça, apontadores, farejadores, etc. (Plomim et al. 2011). Somos observadores e sentimos que nossas experiências nos qualificam a entender a conduta de outros animais, talvez desde que nossos ancestrais necessitaram prever a atividade dos predadores, presas ou competidores (Souto 2005). A máxima de que qualquer pessoa pode identificar o que é ou o que não é um comportamento está presente inclusive no âmbito de especialistas, e muitos deles consideram que o comportamento é algo intuitivo e de fácil definição (Levitis et al. 2009). As próprias pesquisas sobre comportamento animal podem ser especialmente suscetíveis às influências socioculturais devido às similaridades entre os conceitos que estão sendo abordados e as vidas das próprias pessoas que fazem as pesquisas (Kamath & Wesner 2020). Entretanto, o comportamento é uma característica difícil de definir e ainda há uma carência ou falta de consenso sobre uma definição científica operacional deste fenômeno biológico (Levitis et al. 2009; Bergner 2011). O comportamento animal é um assunto complicado, não porque é inacessível, mas porque é um atributo extremamente complexo, que pode transcender o nível do indivíduo. Já que é um fenômeno processual, e não uma coisa, não pode ser fixado para a observação. É fluido, evanescente e demanda grande exigência técnica e tempo do cientista (Skinner 2003).

O comportamento é um aspecto essencial da vida de um organismo, que direciona a aplicação correta e dá coerência às suas diversas adaptações em sua relação com o ambiente. O comportamento é o componente mais diretamente exposto ao ambiente externo, às perturbações ambientais e, potencialmente, às pressões seletivas (Jones 2005). O seu estudo permite entender a tendência dos animais a viverem juntos (i.e. sociabilidade), bem como as suas interações em nível de populações e de comunidades (Coolen et al. 2006; Giraldeau & Dubois 2008; Danchin 2010). Além desta importância ecológica, o comportamento tem papel ativo na evolução, pois comportamentos divergentes podem ser importantes para isolamento reprodutivo entre espécies (isolamento etológico; Dobzhansky et al. 1968; Baylis 1976). Inovações comportamentais podem depender de mudanças morfológicas, mas diversas morfologias podem ser induzidas ou consolidadas por processos comportamentais, já que elas têm que ser usadas adequadamente (Peterson & Müller 2016). Além disso, a flexibilidade do comportamento gera novos hábitos rapidamente e podem ser as primeiras mudanças adaptativas diante de ambientes muito dinâmicos. Essas novidades comportamentais surgem de forma muito mais rápida do que as genéticas e podem permitir que os animais persistam até que as demais adaptações

ocorram (Sol et al. 2013). O comportamento também tem a capacidade de modificar o ambiente. Por exemplo, as decisões dos indivíduos podem influenciar na quantidade de recursos disponíveis e a escolha sobre onde habitar pode influenciar ativamente na distribuição da espécie (Giraldeau & Dubois 2008). De fato, os modelos de distribuição dos animais envolvem traços comportamentais nas análises (e.g. Distribuição Livre Ideal; Danchin et al. 2010). O comportamento pode influenciar o ambiente de maneira mais complexa, construindo o ambiente físico e social adequado para os indivíduos (e.g. cultura, fenótipo estendido) e, conseqüentemente, afetando os processos dos ecossistemas. A construção de nicho, isto é, a modificação adaptativa do ambiente seletivo através do comportamento e da cultura, tem sido uma das principais pressões seletivas na evolução humana (Laland et al. 2007).

Mas afinal, o que é comportamento? Qual é, e como surgiu a ciência que o estuda? Como o estudo do comportamento animal veio a ser um dos grandes componentes das Ciências da Vida? Quais as teorias, práticas e disciplinas construíram o arcabouço teórico-investigativo? Qual é o estado da arte do estudo do comportamento animal? Seguindo Cooper (1988), além de abordar sucintamente essas questões, este trabalho tem como objetivo revisar de forma geral e conceitual as questões epistemológicas centrais das ciências do comportamento animal, através da busca das obras mais representativas para fornecer um material de apoio científico para profissionais, estudantes iniciantes ou mesmo mais especializados sobre o tema. É sabido que em todo curso de comportamento animal há um esforço inicial para a construção de materiais de apoio para o ensino do tema (Levitits et al. 2009), e esta revisão veio no sentido de contribuir também para a este esforço, sintetizando um material científico representativo sobre o tema. Apesar de alguns livros que versam diferentes abordagens de estudo do comportamento animal estarem disponíveis em língua portuguesa (Lorenz 1995; Del-Claro 2004; Souto 2005; Danchin et al. 2010; Ferraz 2011; Plomin et al. 2011; Yamamoto & Volpato 2011), a literatura especializada sobre uma visão geral do tema é escassa no Brasil e na América Latina, quando comparada aos países do hemisfério norte, mesmo que o conhecimento explorado pelo norte sobre o assunto na América Latina tenha sido importante para o desenvolvimento intelectual desta e de outras áreas da Biologia moderna (Jaffe et al. 2020). A divulgação do conhecimento sobre o comportamento animal foi por muito tempo unidirecional, sendo escrita primariamente para a audiência europeia e norte-americana (Jaffe et al. 2020). Esta revisão é um esforço de compensar um déficit em língua portuguesa.

DEFINIÇÕES E BREVE HISTÓRICO

Tal como os diversos conceitos de espécie, a definição de comportamento pode ser variada. O comportamento pode ser entendido como um fenótipo expresso na forma de “conduta”. Numa visão mais mecanicista, o comportamento é definido como resposta (atividades ou inatividade) internamente coordenada pelo organismo (indivíduo ou grupo) para estímulos internos ou externos, excluindo-se as respostas mais relacionadas aos processos de desenvolvimento ontogenético (Levitis et al. 2009). Entende-se por estímulo qualquer sinal ou fenômeno percebido, interno ou externamente, que pode desencadear a alteração da conduta (Goodenough et al. 2010; Ferraz 2011). Comportamentos, portanto, podem ser posturas, ações, ou também falta de ações. Algumas definições são famosas como as de Tinbergen: “comportamento é a totalização dos movimentos feitos por um animal intacto”. Definições mais funcionais podem ser utilizadas dependendo da abordagem do estudo do comportamento. Por exemplo, para a Ecologia Comportamental, o comportamento pode ser visto como um processo de escolha dentre as várias ações alternativas possíveis no repertório de uma dada espécie em ambientes e contextos específicos. Os animais se decidiriam pela mais lucrativa em termos de sucesso reprodutivo. Nesta abordagem, costuma-se usar eficiência para qualificar o uso adequado de tempo e energia para se alcançar tal sucesso. Para Skinner (2003), os comportamentos são tanto eventos (número de episódios, probabilidade de respostas), quanto estados (qualidades, classes, tendências) e processos (“estímulo-resposta-consequência”). Segundo a psicologia, o comportamento pode ser entendido como um sistema composto pelos seguintes parâmetros: um emissor, uma motivação, uma distinção, uma competência, uma performance, um resultado, variação e um significado (Bergner 2011). Embora o comportamento denote para o público a ideia de atividade ou movimento até em seres inanimados (*e.g.* uma pedra ou um carro em movimento), a definição de Levitis et al. (2009) acima é aplicável somente para o universo vivo, para uso de qualquer tipo de atividade desencadeada por uma informação em seres vivos (incluindo tropismo, taxias em unicelulares e em plantas), ao passo que a de Bergner (2011) restringe-se às atividades conscientes dos seres humanos. Entretanto, a literatura em geral tende a abordar a definição de comportamento apenas para aquelas atividades de ação, de movimento rápido, controlada por um sistema neuroendócrino e efetivado por musculatura, tal como observado na maioria dos animais (Jones 2005; Dawkins 2007).

Embora a humanidade observa o comportamento de muitos animais desde os primórdios, e muitos filósofos, mecanicistas e vitalistas tentaram explicar o comportamento antes da era moderna, a primeira disciplina nomeadamente científica que estudou o comportamento natural dos animais com abordagens biológicas foi cunhada como Etologia (Danchin et al. 2010). O termo Etologia é derivado da palavra grega *èthos* que significa caráter e no século XVII foi indicada como o estudo da ética (Beer 2020). Houve um conceito muito similar utilizado um pouco mais tarde, em 1843, por John Stuart Mill, quando

ele recomendou o desenvolvimento de uma nova ciência, Etologia, a ciência da formação, com o propósito de explicar as diferenças individuais e nacionais entre os humanos, tendo como base a Psicologia (Beer 2020). Entretanto, a Etologia nunca se popularizou com este fim. Pode-se dizer que a Etologia desenvolveu-se a partir de naturalistas do final do século XIX e início do século XX como uma área da Zoologia que teve como objeto de estudo o comportamento natural dos animais, como primeiro popularizado por William Morton Wheeler em 1902. Há quem diga que o surgimento da Etologia culminou com a publicação do livro “A expressão das emoções nos homens e nos animais” de Charles Darwin, em 1872 (Danchin et al. 2010), legitimando o comportamento como objeto de estudo científico (Jaffe et al. 2020).

No início do século XX, Oskar Heinroth e Julian Huxley se concentraram em comportamentos instintivos e propuseram que esses comportamentos são desenvolvidos no decurso da história evolutiva das espécies e servem como caracteres taxonômicos (Danchin et al. 2010). O ponto de partida deles para o estudo do comportamento animal foi a construção de etogramas (um inventário dos tipos e das descrições das principais condutas, com o qual é possível quantificar suas frequências ou duração de ocorrências). Isto providenciou uma base objetiva e cumulativa de dados de comportamento que os pesquisadores subsequentes puderam comparar e atualizar. Um pouco mais tarde, Ivan Pavlov com estudos de condicionamento clássico em cães e Burrhus Frederic Skinner com estudos de condicionamento operante em aves, contribuíram para o desenvolvimento da Psicologia Comparada (Danchin et al. 2010). Este último autor, juntamente com seus colegas, deu as bases científicas experimentais para o estudo do comportamento animal. Finalmente, pode-se dizer que a disciplina desenvolveu-se enormemente a partir da década de 1930 com os trabalhos de Nikolaas Tinbergen, Konrad Lorenz e Karl von Frisch, que juntos foram os ganhadores do Prêmio Nobel de Fisiologia e Medicina em 1973, pelos trabalhos originais de comportamento animal, particularmente com instinto - os dois primeiros estudando aves e o último, abelhas (Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010; Beer 2020; Kalikow 2020). Apesar do reconhecimento da contribuição de Lorenz para o estudo do comportamento animal, ele é bastante criticado pelas suas ideias de degeneração humana e associação ao partido nazista (Kalikow 2020). É importante ressaltar também a contribuição do artigo pioneiro de Angus J. Bateman sobre seleção sexual em moscas-das-frutas em 1948, talvez sendo o primeiro estudo a testar experimentalmente as ideias de Darwin sobre este tipo de seleção (Hoquet 2020). Também é importante situar os estudos de Alfred C. Kinsey e colegas sobre o entendimento da sexualidade humana, utilizando-se de uma abordagem biológica na década de 1950 (Kinsey et al. 2010), e os experimentos de seleção genética de comportamentos através do cruzamento de raças de cães e de ratos ainda na década de 1960, demonstrando, estes últimos, as bases genéticas do comportamento (Plomin et al. 2011).

As ciências do comportamento animal também foram aprimoradas com o desenvolvimento da Primatologia (Waal 2003; Groves 2011). Antes da primeira guerra mundial, o psicólogo Robert Yerkes estudou grandes primatas em laboratórios e pode-se dizer que foi pioneiro na criação dos controversos *Primate Research Centers*. Utilizando a abordagem cognitivista (ver abaixo), Yerkes ficou mais conhecido (e atualmente criticado) pelos testes de inteligência na Psicologia Comparada (Groves 2011). Antes da segunda guerra mundial, os estudos de comportamento de primatas em campo começaram a decolar paralelamente nos Estados Unidos e no Japão, através dos trabalhos pioneiros de Ray Carpenter e Kinji Imanishi (Waal 2003). Sherwood Washburn foi outra figura chave, sendo considerado o fundador da “Nova Antropologia Física”, integrando anatomia e comportamento de primatas humanos e não-humanos. Pode-se dizer que a maior parte dos primatólogos americanos contemporâneos, inclusive os que trouxeram a Primatologia para os países tropicais, descenderam intelectualmente de Washburn (Kelley & Sussman 2007). Após a segunda guerra houve um hiato nos estudos de campo da Primatologia e somente na década de 1960 e 1970 foi que o estudo do comportamento dos primatas, particularmente dos grandes símios, foi retomado e popularizado, em grande parte devido ao conhecido fenômeno da revista *National Geographic* (Groves 2011; Addessi et al. 2012). A revista e outros segmentos da mídia criaram um enorme interesse nos trabalhos realizados pelas três primatólogas de campo mais populares da época: Biruté Galdikas estudando orangotangos, Dian Fossey, gorilas, e Jane Goodall, chimpanzés. Vale também mencionar os trabalhos de mesma época do psicólogo Harry F. Harlow que estudou nos Estados Unidos os efeitos da privação social em infantes cativos de macacas, importantes para a compreensão da ontogenia do comportamento social, mas eticamente controverso para os padrões atuais (Alcock 2013). Finalmente, em 1974, houve uma importante publicação intitulada “Estudos de Observação do Comportamento: métodos de amostragem”, de autoria da primatóloga Jeanne Altmann (Altmann 1974), que foi responsável por padronizar os métodos quali- e quantitativos para o estudo do comportamento animal, possibilitando análises mais robustas. Ainda hoje, este é um trabalho utilizado e citado por grande parte dos estudiosos da área do comportamento, independente de ser primatólogo ou não.

Através da Etologia, os pesquisadores buscaram demonstrar que o comportamento pode ser explicado por uma teoria científica rigorosa. Muitos etólogos passaram a ser mais interessados nos processos comportamentais do que em um determinado grupo de animais e geralmente estudaram um tipo de comportamento em uma série de diferentes animais (Snowdon 1983; Burkhardt 2005). Através do método comparativo, os etólogos mostraram que os mecanismos em que os processos comportamentais estão baseados são os mesmos que fazem as espécies evoluírem em outros aspectos. A curiosidade de entender cientificamente o comportamento natural dos animais fez da Etologia um tópico de rápido crescimento. Próximo ao final do século XX a Etologia passou a ser uma combinação de ciências de campo e laboratoriais, experimentais e descritivas (Snowdon 1983; Burkhardt

2005). Muitos princípios relacionados ao comportamento animal foram abordados e, ao final, combinados pela Etologia e Psicologia Comparada. A ciência do comportamento animal passou a investigar a conduta de animais humanos e não-humanos diante do conhecimento da Biologia Evolutiva. De modo inexorável, a Etologia (e a Psicologia) se ramificou e deu origem às disciplinas mais especializadas e com maior poder preditivo, embora tais distinções não sejam sempre tão claras.

ETOLOGIA E PSICOLOGIA COMPARADA

Durante grande parte do século XX, as ciências do comportamento animal desenvolveram-se com as abordagens da Etologia e da Psicologia Comparada correndo em paralelo (Snowdon 1983; Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010). Figuras como George John Romanes e Alfred Brehm no final do Século XIX, e Yerkes, Pavlov e Skinner no começo e meados do século XX, contribuíram para o desenvolvimento da disciplina que estuda o comportamento animal comparativo à psicologia humana, a chamada Psicologia Comparada (Snowdon 1983; Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010). Enquanto que a Etologia foi construída por naturalistas mais direcionados às áreas da Zoologia e Ecologia, a Psicologia Comparada foi construída como um subtópico da Psicologia. A Psicologia Comparada inicialmente investigou anedotas do comportamento animal com base no que era conhecido sobre a psicologia humana, com doses elevadas de subjetivismo e antropomorfismo (Snowdon 1983; Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010). Mais tarde, os psicólogos comparados concentraram-se no estudo do aprendizado em situações experimentais. Por outro lado, os primeiros etólogos concentraram-se no comportamento em situações naturais, aplicando o conceito de instinto (ver abaixo) (Snowdon 1983). Neste sentido, os psicólogos comparados ganharam extensivo conhecimento do comportamento de algumas poucas espécies em laboratórios (*e.g.* espécies de ratos, gatos e pombos), enquanto que os etólogos estavam mais interessados em estudar um determinado tipo de comportamento em um vasto número de espécies, no intuito de estabelecer princípios gerais comparativos e aplicáveis entre os grupos taxonômicos (Snowdon 1983; Burkhardt 2005).

A Psicologia Comparada desenvolveu-se mais fortemente na América do Norte, enquanto que a Etologia foi mais forte na Europa (Snowdon 1983; Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010). Nos Estados Unidos, o Behaviorismo de Skinner propôs um arcabouço metodológico para a Psicologia Comparada e influenciou bastante o estudo do Comportamento Animal (ver abaixo). Na Europa, os trabalhos de Tinbergen e Lorenz desenvolveram-se durante e logo após a segunda grande guerra. Depois da guerra, Tinbergen se mudou para a universidade de Oxford, e a Etologia tornou-se mais forte no Reino Unido com a influência adicional de William Thorpe, Robert Hinde e Patrick Bateson (Danchin et al. 2010; Beer 2020). Neste período também, a Etologia começou a se desenvolver

fortemente na América do Norte, onde teve influências do já mencionado Behaviorismo. Mais recentemente, nas décadas de 1970 e 1980, houve uma substancial aproximação entre a Etologia e a Psicologia Comparada, muito por causa da aceitação e uso da teoria evolutiva pelos psicólogos, onde começaram a se perguntar sobre as bases evolutivas da aprendizagem, e os etólogos sobre o papel do aprendizado na vida dos animais, além de interesses compartilhados em estudos de comunicação, desenvolvimento, cognição, imitação, sociabilidade e sexualidade animal (Snowdon 1983; Burkhardt 2005; Manning & Dawkins 2013). Os psicólogos tornaram-se mais tolerantes quanto aos estudos descritivos de história natural e de campo, ao passo que os etólogos tornaram-se mais interessados em experimentações controladas. Assim, muitos profissionais estudaram animais em ambientes seminaturais (e.g. fazendas) ou desenvolveram experimentos naturalísticos para providenciar compromissos entre o campo e o controle dos laboratórios (Snowdon 1983; Burkhardt 2005). Pode-se dizer que ao final do século XX, as duas abordagens produziram uma frutífera sobreposição, embora alguns entendam que as duas vertentes tenham-se sucumbido (Danchin et al. 2010; Manning & Dawkins 2013).

Os avanços na área de evolução contribuíram para o fortalecimento de uma Psicologia Evolucionista que através de uma abordagem comparada e adaptacionista entende o cérebro, o comportamento e a cultura humana como adaptações moldadas por mecanismos seletivos. Ao mesmo tempo, a Etologia clássica não conseguiu ir além de descrições estruturais e hierarquizadas dos comportamentos e de suas motivações, e não conseguiu criar um modelo preditivo para o estudo do comportamento (Danchin et al. 2010). Todavia, o caloroso debate que foi promovido após o livro de Darwin sobre as emoções nos humanos e nos animais que perdurou por muito na história do desenvolvimento dessas disciplinas e que atualmente está sendo vencido pelas abordagens modernas do desenvolvimento integrativo (Bateson & Martin 2000), é ainda hoje fomentado: a determinação biológica (instintiva) do comportamento, defendida principalmente pelos etólogos, *versus* a determinação ambiental (aprendizado), defendida pelos psicólogos e outrem das Ciências Humanas: a famosa dualidade “*Nature or Nurture?*” (Snowdon 1983; Alcock 2013; Burkhardt 2005; Danchin et al. 2010; Jaffe et al. 2020; Bateson & Martin 2000). Abaixo, resumimos os conceitos de instinto e aprendizado.

INSTINTO

No final do século XIX, a observação de comportamentos complexos em aves e insetos, manifestados em todas as suas funcionalidades pelo animal, mas sem experiências prévias, foi fundamental para os cientistas desvincularem o comportamento animal de processos puramente conectivos (condicionamentos e associações) (Danchin et al. 2010). O estudo desses comportamentos, ditos inatos, foi importante para o desenvolvimento da Etologia, lançando a base empírica para o conceito de instinto. O instinto, ou comportamento

estereotipado, foi associado primeiramente aos nomes de Douglas Spalding e Jean-Henri Fabre, que Tinbergen e Lorenz cunharam como Padrões Fixos de Comportamento (PFCs) ou Ação (Danchin et al. 2010; Jablonka & Lamb 2010; Ferraz 2011). Fabre traçou as características essenciais do instinto estudando insetos: inatismo, preformação, fixidez e especificidade. Spalding, e mais tarde, Henry Fairfield Osborn, Conway Lloyd Morgan e James Mark Baldwin, propuseram como os comportamentos aprendidos podem ser transformados em instintos (efeito Baldwin) (Jablonka & Lamb 2010). Ainda, instinto também foi teoricamente parametrizado como comportamentos que não são aprendidos, causados por diferenças genéticas, adaptados no curso da evolução, não modificados durante a vida e compartilhado por todos os membros de uma espécie (Bateson & Martin 2000).

Lorenz e Tinbergen popularizaram os PFCs como respostas inatas que poderiam ocorrer na presença de estímulos identificáveis (chamados de estímulos-chave, ou estímulos de liberação) (Beer 2020; Kalikow 2020). Um PFC é um comportamento pré-programado, ou melhor, uma sequência de movimentos adaptativos que, uma vez iniciados são emitidos até o final, sem que o animal tenha tido uma experiência prévia com a informação que desencadeou tal comportamento. Uma sequência de PFCs escalonada entre indivíduos pode ser considerada como uma ritualização (*e.g.* danças de acasalamentos, defesas territoriais). O animal deveria ter uma energia ou motivação mínima acumulada para que tais comportamentos estereotipados fossem desencadeados pelos estímulos apropriados (Beer 2020; Kalikow 2020). O controle motor desses instintos seria processado via uma rede neuronal conhecida inicialmente como mecanismo inato de liberação (atualmente identificada como geradores centrais de padrões em vários animais; Goodenough 2010; Alcock 2013). Os PFCs poderiam então ser comparados entre populações e espécies, e suas similaridades e diferenças poderiam ser comparadas com as similaridades e diferenças em morfologia, contendo assim informações filogenéticas acerca do funcionamento do sistema nervoso. Inicialmente os estudos e técnicas observacionais sobre instintos ficaram famosos com aves da família Laridae (gaivotas) e Anatidae (patos e gansos) e, mais tarde, a base neural de alguns PFCs foi demonstrada (Goodenough 2010; Alcock 2013). Os etólogos notaram que os estímulos que liberam os PFCs são normalmente feições de aparência ou comportamento de outros membros de sua própria espécie, e eles foram hábeis em mostrar como as importantes formas de comunicação animal poderiam ser constituídas por poucos e simples PFCs e por simples mecanismos neurais (Ferraz 2011; Alcock 2013). Uma das mais sofisticadas investigações deste tipo foi o estudo de Karl von Frisch sobre a assim chamada “língua da dança das abelhas” relacionada com a comunicação e forrageamento das abelhas.

O instinto foi definido como respostas comportamentais em grande parte herdáveis, específicas para determinados estímulos, podendo ser funcionais ou, em alguns casos, expressos aparentemente sem função (*e.g.* comportamentos no vácuo e deslocados, em resposta a estresse ou a estímulos inadequados). Tais comportamentos geralmente são

acionados quando um estímulo preciso estiver presente, e possui a vantagem de ser uma resposta clara e rápida para uma ação selecionada. Exemplos clássicos desses estímulos são os movimentos do bico de aves neonatas, que estimulam o processo de regurgitação parental, e o deslocamento dos ovos nos ninhos dos gansos, que estimula no adulto o ato de rolar (Goodenough 2010; Ferraz 2011; Alcock 2013). O ganso rola de volta para seus ninhos os ovos que foram deslocados, mas que ainda estão próximos a ele. O avistamento do ovo deslocado desencadeia o mecanismo. Se o ovo for retirado no meio do processo o animal continua com o comportamento, puxando sua cabeça para trás como se um ovo ainda estivesse sendo manobrado por ele, caracterizando-se assim como um PFC. No entanto, o ganso também pode tentar mover outros objetos em forma de ovo para seu ninho, tal como um ovo de plástico, uma bola de sinuca, ou de vôlei. Tais estímulos exagerados podem desencadear uma versão mais forte do comportamento em comparação ao desencadeado por objetos de padrões normais, tal que o ganso pode ignorar seu próprio ovo removido em favor de um ovo gigante e artificial. Esses estímulos exagerados para expressão de instintos foram denominados como estímulo supernormal por Tinbergen, que conseguiu produzir estímulos supernormais para um grande número de instintos e em diferentes espécies animais (Ferraz 2011; Alcock 2013; Beer 2020). Hoje sabe-se que os seres humanos são sensíveis a muitos estímulos supernormais, notadamente os alimentares e os sexuais.

Finalmente, sabe-se que os instintos não são tão fixos e sofrem modulações ontogenéticas (Goodenough 2010; Alcock 2013). O treinamento (aprendizado) pode ser um componente importante para o sucesso na expressão de comportamentos ditos instintivos (no canto de pássaros, nos comportamentos de corte, por exemplo). Sabe-se também que o conceito de instinto pode ser aplicado para uma magnitude muito diferente de comportamentos, como por exemplo, desde bocejar, sorrir, até mesmo a busca de comidas e outros recursos, o que pode invalidar o conceito operacionalmente (Bateson & Martin 2000). Por isso, os instintos têm sido descritos como Padrões Modais de Ação (PMAs) ao invés de padrões fixos, ou simplesmente como “o componente inato de um comportamento” (Goodenough 2010; Ferraz 2011).

Os PMAs são expressos ao longo do ciclo vigília-sono dos animais e variam entre as espécies, mas em geral podem ser classificados conforme as grandes categorias abaixo (definições conforme: Wilson 1975; Ferraz 2011; Sussman et al. 2005; Goodenough et al. 2008; Shumaker et al. 2011): 1- locomoção: movimentos, deslocamentos e orientação; 2- forrageamento: busca e ingestão de alimentos; 3- termorregulação: mudanças de cor, forma, posição ou de (micro)habitat conforme a variação de temperatura; 4- comportamento defensivo: ocultação, fuga, advertência, resistência; 5- sono: inativação temporalmente organizada; 6- Higiene: limpeza da superfície corporal; 7- comportamento eliminativo: atividades de excreção e cuidados com as excretas; 8- comportamento exploratório/investigativo: exploração e reconhecimento do ambiente; 9- brincadeiras: comportamentos funcionalmente incompletos, misturas de vários padrões comportamentais, repetitivos,

aparentemente fora de contexto e iniciados na ausência de estresse, podendo ser solitárias, sociais ou com objetos; 10- abrigo: uso e elaboração de abrigos para distintas funções; 11- uso de ferramentas: emprego de objeto manipulável para alterar de forma mais eficiente o estado de outro objeto, outro organismo, ou do próprio emissor; 12- comportamento social: interações resultantes da proximidade e atração entre coespecíficos e envolve comunicação entre os indivíduos interagentes. Segundo alguns autores, esta última categoria pode ser dividida em a) comportamentos reprodutivos (corte, acasalamento e cuidado parental); b) comportamentos agonísticos: envolvem disputas ou conflitos (ameaças e agressões); c) comportamentos cooperativos: atividade de ajuda que produz benefícios mútuos para os indivíduos, que num primeiro momento implica custos para o emissor, mas que trará retornos imediatos ou futuros para o aumento da aptidão direta ou indireta do ajudante (*e.g.* cuidado aloparental, partilha de recursos, suporte e defesa interindividual); d) comportamentos afiliativos: comportamentos que promovem ou reforçam elos e expressam parcerias e afeições (*e.g.* alocações, brincadeiras, proximidade, etc.).

APRENDIZADO

A simples relação existente entre um estímulo e o mecanismo de liberação inato tem permitido algumas espécies explorarem ou manipularem os PFCs de outras espécies, uma tática conhecida como “quebra de código” (Ferraz 2011; Alcock 2013). Outrossim, comportamentos somente compostos por PFCs são particularmente rígidos, o que reduziria as chances de sobrevivência e reprodução em um ambiente espaço-temporalmente dinâmico, tal que o processo de aprendizagem teria importância adaptativa. Desta forma, mecanismos psicológicos do aprendizado permitem adaptações através da mudança de comportamento ao longo da vida.

A aprendizagem pode ser definida como a modificação adaptativa do comportamento auxiliada pela experiência, pela aquisição prévia de informações do ambiente - excluindo as provenientes dos efeitos da fadiga, acomodação sensorial ou maturação do sistema nervoso (Danchin et al. 2010; Goodenough et al. 2010; Alcock 2013). Portanto, ela permite o desenvolvimento da habilidade de mudar a resposta do indivíduo baseado em sua memória. Embora o aprendizado ofereça vantagens frente às mudanças, há custos (Alcock 2013). Por exemplo, o gasto de tempo e energia investidos na obtenção das informações e na produção e manutenção das caras funções neurais que, de outra forma, poderiam ser investidos em outros aspectos da vida. Há várias formas de aprendizado, contudo, nem todas as formas ocorrem com a mesma facilidade conforme o táxon e a idade (Bateson & Martin 2000).

Ser hábil para discriminar os membros de sua própria espécie é de fundamental importância para a sobrevivência e para o sucesso reprodutivo (Moynihan 1968; Alcock 2013). Tal discriminação pode ser baseada em um número de fatores em muitas espécies.

No entanto, este tipo de aprendizado pode ocorrer somente durante um ou alguns períodos curtos e críticos do desenvolvimento de alguns organismos, os chamados períodos sensitivos: estágios em que certas informações aprendidas têm maior influência nas características do indivíduo do que em outras épocas (Goodenough et al. 2010). Este tipo de aprendizado foi chamado de estampagem (*imprinting*) (Danchin et al. 2010; Goodenough et al. 2010; Alcock 2013). A estampagem foi um importante achado de Lorenz, observado primeiramente em aves, e diz respeito ao aprendizado inicial dos neonatos. Lorenz observou que os pássaros jovens, tais como os de gansos e galos seguiam suas mães espontaneamente desde o primeiro dia de nascimento, e ele descobriu que esta resposta poderia ser imitada por um estímulo arbitrário se os ovos fossem incubados artificialmente e os estímulos fossem apresentados durante um período crítico que continua por poucos dias depois do nascimento (Danchin et al. 2010; Goodenough et al. 2010; Alcock 2013). Gansos e patos privados da mãe e que passaram a seguir o primeiro objeto que observaram ao nascer (*e.g.* botas, observadores humanos), são exemplos clássicos de estampagem. Este aprendizado sobre “quem deve-se seguir” ocorre necessariamente em uma janela de tempo muito pequena e específica do desenvolvimento, e caso não ocorra o contato com a mãe neste período, o animal poderá ser incapaz de estabelecer o elo com ela (estampagem filial), tampouco com outras fêmeas no futuro para a reprodução (estampagem sexual) (Ferraz 2011). Em resumo, a estampagem é uma forma de aprendizado rápida, que acontece num período limitado, comumente nos primeiros dias de vida, sem nenhuma recompensa imediata e que leva a um padrão de comportamento adaptativo (Danchin et al. 2010; Goodenough et al. 2010; Alcock 2013). Vale ressaltar que a necessidade da estampagem filial não é universal nas aves, e a intensidade dos efeitos da estampagem sexual pode variar entre as espécies (Goodenough et al. 2010). Mais ainda, muitos fenômenos baseados em períodos sensitivos são reversíveis. Sabe-se também que durante os períodos sensitivos, os animais podem aprender informações apropriadas não somente sobre seus coespecíficos, mas também sobre o ambiente físico local (*e.g.* alevinos de salmões: Quinn et al. 1988).

Um dos exemplos mais elementares é através da habituação. Este processo consiste em ignorar estímulos persistentes ou inúteis ao longo do tempo, tornando-se estímulos neutros (Goodenough et al. 2010; Ferraz 2011). Para que reagir a determinado estímulo se ele não oferece vantagem nem perigo? Neste sentido, o aprendizado por habituação é importante, pois salva energia (Goodenough et al. 2010). O aprendizado por habituação pode ser explicado com o seguinte exemplo: quando um babuíno emite um chamado ao se sentir ameaçado, o resto do grupo escuta e se alarma. No entanto, se o sinal vem de um indivíduo que emite muitos alarmes falsos, seu sinal poderá ser ignorado pelo grupo. Outro exemplo didático é a habituação de grupos selvagens à presença do observador humano, quando os primeiros passam a “entender” que os últimos não oferecem perigo e voltam a se comportar de maneira mais natural (Aguiar & Moro-Rios 2009). Por outro lado, há o aprendizado por sensitização, em que a resposta se torna mais forte perante a reapresentação de um estímulo muito relevante (Goodenough et al. 2010).

Outro modo comum de aprendizado é o associativo, onde se reconhece diferentes estímulos que são relacionados com um tipo de reforço (positivo ou negativo) (Danchin et al. 2010; Alcock 2013). Baseado na experiência do indivíduo, um estímulo é associado a outro que o reforça à uma recompensa ou punição. Quando uma situação implica em várias respostas próximas temporalmente, as que são seguidas por um estado de satisfação para o animal serão mais fortemente conectadas com a situação, de tal maneira que quando a situação é reproduzida, as mesmas respostas terão uma probabilidade de aparecimento superior (Danchin et al. 2010; Ferraz 2011). Um exemplo popular de comportamento associativo é observado em aquários quando peixes vão próximos da superfície da água quando um humano vai alimentá-lo, ou quando um cão fica agitado quando seu dono lhe mostra a coleira de passeio (Ferraz 2011). Ivan Pavlov demonstrou em 1927 o aprendizado associativo pelo condicionamento clássico (ou reflexo) em cães através de experimentos simples. Inicialmente Pavlov mostrou que a quantidade de saliva produzida pelo cão foi proporcional a quantidade/frequência de comida apresentada. O estímulo condicionado consistiu na emissão de sons de forma conjunta ou logo após a apresentação do estímulo relevante (incondicional), a comida. Após treinamentos e repetições, extinguiu-se o estímulo incondicional e o cão continuava a salivar somente com a exposição do estímulo condicionado, o som (Danchin et al. 2010). Muitos outros estudos demonstraram diversos tipos de condicionamentos reflexos em outras espécies, e concluíram que os estímulos condicionados são eficazes se apresentados anteriormente aos incondicionados, e que o condicionamento pode ser extinto pela ausência do estímulo ao longo do tempo.

Mais tarde, Thorndike e Skinner descreveram o condicionamento operante, o intermitente e o comportamento de superstição através de experimentos com gatos, ratos e pombos. Ao contrário do condicionamento clássico, o operante envolve alterações comportamentais mais complexas, voluntárias e funcionais, em que o sujeito de experimento opera o ambiente, e não apenas emite simples reflexos neurofisiológicos (Goodenough et al. 2010; Ferraz 2011). O animal aprende por tentativa-e-erro a associar uma ação voluntária com a consequência que segue a ação. Por exemplo, ratos e camundongos podem ser treinados para movimentar uma alavanca (condicionado) para receberem água ou alimento (incondicionado). Essa relação é descoberta por acaso pelo animal e em seguida ele estabelece uma relação entre a sua atividade e as consequências no ambiente (Alcock 2013). Da mesma maneira, o animal pode perceber que ao ascender de uma luz (condicionado) pode-se evitar a região da gaiola que há emissão de choques elétricos (incondicionado). O condicionamento pode ser usado para treinamentos (“melhoramentos”) de tarefas complexas, sendo que o treinador pode requerer performances cada vez mais complexas do animal para que este consiga melhores recompensas (Goodenough et al. 2010). Finalmente, através de tentativas de condicionamento, Skinner demonstrou o comportamento supersticioso em pombos, quando produziu conexões acidentais de um comportamento voluntário na apresentação de um reforçador (Skinner 1948).

Outros tipos de aprendizado são o aprendizado latente (memorização “inconsciente”), o por tentativa-e-erro com sucesso eventual (ou aprendizado acidental), e o por discernimento (*insight*) (Danchin et al. 2010; Ferraz 2011). O latente diz respeito à associação de estímulos ou situações indiferentes sem nenhuma recompensa evidente. O comportamento exploratório pode ser visto como meio de aprendizado latente: embora não ofereça nenhuma recompensa evidente ou imediata, provoca excitação ao confrontar a neofilia com a neofobia (afinidade e medo do novo, respectivamente) e permite conhecimento para ser aplicado em eventos futuros, como a fuga de predadores ou busca de recursos em uma área conhecida.

Antes de conceituar os demais tipos de aprendizado, vale definir o conceito de aprendizado social, já que podem ser variantes deste (ver Heyes 1994). O aprendizado social é o aprendizado com base na experiência do outro (Danchin et al. 2010; Davies et al. 2012; Alcock 2013). É a obtenção de informação por observação de, ou interação com outro indivíduo (geralmente um coespecífico) ou o seu produto. Os processos envolvidos no aprendizado social não precisam ser ativos ou intencionais. Algumas modalidades são: o aprendizado por observação (aprende o que fazer), por imitação (aprende como fazer), e por demonstração (ensinamento intencional) (Goodenough et al. 2010; Ferraz 2011). O aprendizado social por observação ocorre quando um objetivo é alcançado sem copiar precisamente o indivíduo observado. O por imitação consiste em (tentar) replicar a conduta de outros indivíduos em determinados contextos, geralmente através da observação de indivíduos mais velhos, com mais experiência e aparentados. A imitação é difundida em animais que vivem em grupos sociais e tem papel importante inclusive na manutenção de tradições e culturas humanas e não-humanas (Jablonka & Lamb 2010; Shumaker et al. 2011). A demonstração ou ensinamento é o comportamento intencional que facilita o aprendizado em outros (Hoppitt et al. 2008), e que tende a ser realizada por indivíduos com mais experiência. Consiste na demonstração finalística de uma atividade perante outro indivíduo menos experiente, e envolve um custo para o demonstrador (Goodenough et al. 2010; Alcock 2013). Para se verificar a ocorrência de demonstrações, alguns critérios devem ser satisfeitos: o demonstrador modifica seu comportamento na presença de um observador, a atividade incorre em um custo inicial para o demonstrador, o comportamento do demonstrador guia o do observador, e o observador adquire a nova habilidade ou conhecimento de maneira mais rápida do que de outra maneira (Hoppitt et al. 2008). Embora a ocorrência de demonstração em animais seja escassa, a ocorrência em formigas, frangos, suricatas, guepardos e micos-leões, sugere que este é um comportamento que pode ser expresso através de regras simples e não necessita de cérebros tão complexos (Thornton & McAuliffe 2006; Hoppitt et al. 2008; Rapaport 2011). Outrossim, esse tipo de aprendizado é disseminado e essencial para os humanos durante os processos de transmissão comportamental e simbólica (Jablonka & Lamb 2010; Whiten et al. 2011).

Finalmente, uma contribuição da Psicologia Cognitiva frente ao demasiado uso do conceito de associação pelo behaviorismo para explicar muitos comportamentos, foi o conceito de discernimento ou *insight* (Danchin et al. 2010; Ferraz 2011). O discernimento surge como uma reorganização de experiências e a captação de relações significativas do meio, e produz uma repentina e nova resposta para um novo problema. Baseados em experiências prévias, muitos organismos, além do homem, raciocinam para responder a um determinado fim através da habilidade de combinar espontaneamente duas ou mais experiências, relacionadas ou isoladas, para formar uma nova experiência que é eficaz para a obtenção de algo. Em resumo, este processo pode ser entendido como uma nova resposta através de associações. Por fim, quanto mais complexo é o cérebro e o ambiente social ao longo da vida de um indivíduo, mais seu comportamento será flexível devido à aprendizagem e discernimentos.

Resultante de mecanismos de aprendizagem social é o fenômeno das tradições e culturas (Laland et al. 2007; Jablonka & Lamb 2010; Shumaker et al. 2011; Whiten et al. 2011). Quando se adquire informação dos outros, os padrões comportamentais podem ser modificados, herdados horizontalmente (não necessariamente entre aparentados), fixados na população e espalhados para outros grupos e populações. Os comportamentos podem ser transmitidos de gerações ancestrais para descendentes, desde que haja sobreposição temporal entre elas. Em resumo, a cultura pode ser definida pela abordagem evolutiva do comportamento como um fenômeno populacional, um conjunto de comportamentos aprendidos e transmitidos socialmente entre gerações, que têm a capacidade de alterar o fenótipo dos indivíduos ou o ambiente (Whiten et al. 2011). Quando o conjunto desses comportamentos aprendidos se torna estável ao longo do tempo em um determinado grupo, ele pode ser chamado de tradição.

CAUSAS PRÓXIMAS E ÚLTIMAS - OU AS QUATRO QUESTÕES DO COMPORTAMENTO

Já foi discutido acima, que conceituar o termo comportamento não é uma tarefa trivial. Não obstante, explicar porque o comportamento ocorre também não é uma empreitada simples. Tinbergen, cofundador da Etologia e do periódico científico internacional *Behaviour* (em 1948), argumentou que deve-se estudar o comportamento diante de quatro problemas: mecanismo, função, evolução e desenvolvimento (Danchin et al. 2010; Davies et al. 2012; Alcock 2013; Beer 2020). As quatro questões/explicações referem-se a diferentes níveis de análise e podem ser separadas em causas próximas (mecanismo e desenvolvimento) e últimas (função e evolução) do comportamento. As causas próximas dizem respeito aos mecanismos, às explicações das causas internas do organismo que ocorrem durante o tempo de vida de um animal, e respondem como os sistemas genéticos e morfoneurofisiológicos permitem o animal se comportar (Alcock 2013). As causas últimas são explicações históricas, evolutivas, traçadas em eventos que ocorreram ao longo

de gerações. Explicam o porquê dos comportamentos e seus mecanismos terem sido favorecidos pela seleção natural (Alcock 2013). No fundo, as causas últimas explicariam a existência das causas próximas, já que ajudariam a determinar por meio de reprodução diferencial, quais os genes sobreviveriam no corpo do animal até o presente para produzir o substrato e aparato que o permite se comportar de forma adaptada (Alcock 2013). Abaixo, as quatro questões são explicitadas:

1. Mecanismo: Qual é e como o mecanismo genético e/ou morfoneurofisiológico controla e regula o comportamento?
2. Desenvolvimento: Como um comportamento animal muda durante seu crescimento, especialmente em resposta ao seu desenvolvimento via interações genético-ambientais?
3. Função: Quais foram as pressões seletivas e como o comportamento contribui com a habilidade animal de sobrevivência e reprodução? Ou melhor, qual o valor adaptativo do comportamento?
4. Evolução: Como e quais os eventos históricos permitiram o aparecimento do comportamento atual ao longo da filogenia? Ou melhor, qual é a história evolutiva do comportamento?

Em cada nível de análise, a riqueza de hipóteses concorrentes pode ser numerosa, mas as quatro explicações tendem a ser mais complementares do que exclusivas (Danchin et al. 2010; Alcock 2013). Ou seja, todos os exemplos de comportamentos requerem uma explicação em cada um desses níveis. Mas o que ocorre é que para cada pergunta, geralmente os métodos são particulares. Assim, algumas disciplinas, escolas ou linhas de pesquisa se preocupam mais em responder uma das questões e poucos cientistas ou grupos de pesquisa conseguem individualmente demonstrar as quatro explicações (Danchin et al. 2010). As perguntas próximas requerem ambientes especificamente controlados, manipulações e experimentações, ao passo que as questões últimas requerem geralmente observações no ambiente natural com a mínima interferência do observador, e uma abordagem comparativa entre diferentes grupos em diferentes ambientes. Notadamente, para um dado comportamento, o vínculo explicativo em diferentes níveis pode ser difícil. Mas a inexistência de vínculos pode tornar prejudicial a comunicação entre diferentes áreas do conhecimento e, ainda, evidenciar fraquezas de premissas ou métodos de algumas abordagens que se apoiam massivamente em um único nível explicativo (ver abaixo o problema do *behavioral gambit*; Fawcett et al. 2013).

Para exemplificar essas questões, pensemos no comportamento de comer. Uma causa próxima do ato de comer pode ser devido à fisiologia da fome (mecanismo) para que o organismo adquira energia e nutrientes que levará a sobrevivência e reprodução (função). Fome e comer são evolutivamente ancestrais e são achados nas espécies de animais (evolução) e são desenvolvidos precocemente no tempo de vida de um organismo, provavelmente próximo ou logo após o término do vitelo ou da placenta (desenvolvimento) (modificado de Wikipedia 2016).

RAMIFICAÇÕES

Embora atualmente tenha aumentado o interesse em pesquisas sobre as explicações últimas do comportamento, todas as quatro questões continuam em voga e interativas. Como destacado anteriormente, a Etologia (clássica) se aproximou mais às Neurociências, à Fisiologia e à Biologia do Desenvolvimento, e deu origem a outras disciplinas que possuem interesses principalmente nas questões próximas (e.g. Neuroetologia; Endocrinologia Comportamental) (Danchin et al. 2010; Alcock 2013). As questões últimas, ou melhor, como os comportamentos contribuem e evoluíram para a sobrevivência e reprodução do indivíduo, têm sido abordadas principalmente pela Ecologia Comportamental (ver abaixo), que utiliza-se também de conhecimentos da Sociologia, Ecologia, Evolução e Economia (Danchin et al. 2010).

Durante a década de 1970 houve um avanço no interesse e na análise do comportamento social. O etólogo inglês John Crook publicou um importante artigo em que ele distinguiu a Etologia Comparada da Etologia Social e argumentou que muito da Etologia (clássica) que existiu era Etologia Comparada, enquanto o futuro deveria ser o estudo do comportamento social (Wikipedia 2016). Também em 1970, o livro de Robert Ardrey *The Social Contract: a personal inquiry into the evolutionary sources of order and disorder* foi publicado. Esses estudos investigaram o comportamento social animal que foi comparado ao comportamento social humano como um fenômeno similar (Danchin et al. 2010). Por fim, vale ressaltar duas importantes publicações: o livro de Edward O. Wilson intitulado *Sociobiology: the new synthesis* foi publicado em 1975 (Wilson 1975), que integrou os conceitos da Etologia, Ecologia, Genética de Populações e Evolução, e o artigo de Stephen Emlen e Lewis Oring de 1977 (Emlen & Oring 1977), que modelou os sistemas de acasalamento e seleção sexual em aves com base em parâmetros ecológicos, basicamente de recursos, dando início à Socioecologia, cujos modelos foram bastante refinados quando aplicado aos estudos de primatas (Strier 2021). Desde então, o estudo do comportamento tem sido muito mais voltado para os aspectos sociais evolutivos e ecológicos. A nova síntese da Sociobiologia possui como principais fundações teóricas para o entendimento do comportamento social (Wilson 1975; Dawkins 2007; Wilson & Wilson 2007): 1)- a seleção de parentesco e aptidão indireta (genética) e inclusiva de William Hamilton, que considera a seleção de comportamentos altruístas dirigidos para aparentados, e avalia o papel dos parentes na aptidão genética de um dado indivíduo, 2)- a reciprocidade na cooperação entre indivíduos não-aparentados e 3)- a assimetria no investimento sexual e parental entre os sexos, ambas de Robert Trivers, e 4)- a seleção sexual de Darwin, que age em traços que afetam o cruzamento e a fertilização diferencial entre os indivíduos e envolve dois processos: seleção por competição intrasexual para acasalar (geralmente mais intensa nos machos) e seleção por escolha de parceiros para acasalar (geralmente mais intensa nas fêmeas). O famoso livro *O Gene Egoísta* de Richard Dawkins (Dawkins 2007) exprime de forma didática as teorias acima.

Tendo como preceito da Etologia clássica que os comportamentos evoluem, o comportamento social pôde também ser pensado como uma adaptação. Em linhas gerais, a Sociobiologia tem como principal pergunta: os animais se comportam socialmente de maneira adaptativa perante seus coespecíficos nos ambientes ecológicos e sociais (ou qual o valor adaptativo do comportamento social)? Resumidamente, a Sociobiologia atual foca nos mecanismos (seleção social sexual e não-sexual, *sensu* Lyon & Montigomerie 2012) e processos (competição e escolha) que agem nas variações de aptidão dependentes de interações sociais. Com essa abordagem evolutiva, a Sociobiologia, por um lado, aproximou a Biologia, a Psicologia (Evolucionista) e as Ciências Sociais, e por outro lado, propiciou o desenvolvimento da Ecologia Comportamental também no começo da década de 1970 (Wilson & Wilson 2007; Danchin et al. 2010).

O relacionado e recente desenvolvimento da Ecologia Comportamental também tem ajudado a transformar o estudo do comportamento no ambiente, preocupando-se em elucidar as estratégias de como os animais acham comida, evitam predadores e balanceiam essas demandas conflitantes, conforme o conceito otimização de recursos (Strum & Fedigan 2000; Danchin et al. 2010; Davies et al. 2012). A Ecologia Comportamental é a investigação científica de como o comportamento evoluiu conforme as condições ecológicas. Reconhece, portanto, que o comportamento é dependente do contexto, e reconhece a interdependência entre comportamento e ecologia ao longo do tempo (López-Sepulcre 2011; Westneat 2011; Nettles et al. 2013). Se há no comportamento variação, herdabilidade e aptidões diferenciadas para as distintas ações variantes, a seleção natural ocorrerá por consequência (Danchin et al. 2010). As decisões dos indivíduos ocorrem perante inúmeras possibilidades alternativas de ação (variabilidade) e eles se decidiriam pela mais econômica em termos biológicos. Nota-se que o conceito de comportamento para a Ecologia Comportamental refere-se às decisões, “escolhas” adaptadas, tomadas perante as possibilidades do ambiente (Danchin et al. 2010). Decisões são resultantes de poderosos cálculos do processo evolutivo, mais do que habilidades cognitivas individuais de escolhas conscientes (Fawcett et al. 2013; Danchin et al. 2010). Para a Ecologia Comportamental, o objeto de estudo é então o conjunto de processos de decisões por meio dos quais os indivíduos ajustam o seu estado às variações do meio.

Assumidamente, a disciplina usa uma visão adaptacionista para considerar os custos e benefícios das tomadas de decisões e para entender como as compensações são resolvidas pela seleção natural (Danchin et al. 2010). Neste contexto, aplica-se o conceito de balanço ou compensação, que ocorre quando, dada uma quantidade de recursos, algumas características melhoram um aspecto do desempenho, ao passo que diminuem necessariamente o de outro, sendo impossível aumentar os dois de uma só vez (e.g. sobrevivência vs. reprodução; Garland 2014). E utiliza-se como modelos as teorias da otimização de recursos e a teoria dos jogos, oriundas da Economia, que deram grande poder preditivo ao estudo do comportamento (Giraldeu & Dubois 2008; Fawcett et al. 2013;

Danchin et al. 2010). A primeira teoria prediz que um determinado comportamento só faria sentido biológico se os benefícios para o animal fossem maiores do que os custos e, ao final, as vantagens de alocação de energia/tempo fossem traduzidas em maior aptidão (reprodução e sobrevivência diferenciadas). A segunda teoria, a Teoria Evolutiva dos Jogos de John Maynard Smith, é importante especialmente em contextos sociais, pois o sucesso de um comportamento depende do que os outros estão fazendo na mesma população. A evolução do comportamento pode ser vista, então, como jogos competitivos entre estratégias comportamentais que tendem a se estabilizar na população via seleção dependente de frequência (Giraldeu & Dubois 2008; Danchin et al. 2010; Alcock 2013).

Ao longo da evolução, a seleção natural favoreceria os indivíduos que adotassem as estratégias de vida que maximizassem seus lucros em sobrevivência e reprodução, assegurando suas contribuições genéticas (diretamente por si ou indiretamente através de parentes) para as gerações futuras. Uma vez que o sucesso de sobrevivência e reprodução depende largamente dos comportamentos, a seleção tenderia a desenhar indivíduos que são eficientes em forragear, cortejar, fertilizar, evitar predadores, cuidar da prole, etc. Porém, os recursos são limitados, bem como as capacidades dos animais, o que resulta em compensações envolvidas entre essas várias atividades (Danchin et al. 2010; Garland 2014). Perante esta abordagem, pode-se indicar que “tal comportamento é mais vantajoso do que outro”, ou “os custos para tal comportamento são mais altos do que os benefícios”, sendo que este último tenderia a ser eliminado pela seleção natural. Um animal pode ter que escolher entre uma mancha alimentar próxima, mas pequena e outra distante, mas de maior qualidade. A escolha dependeria do balanço entre os custos (investimento de tempo e energia) e os benefícios (alto retorno energético bruto), e das restrições inerentes ao próprio organismo (Danchin et al. 2010; Fawcett et al. 2013). Logo, as estratégias com a maior razão benefício/custo poderiam ser entendidas como ótimas (maior lucro possível) para o indivíduo em um dado ambiente, e então, “darwinianamente” replicadas ao longo da evolução. Caso o indivíduo tenha que lidar com a presença de outros indivíduos e suas estratégias, as frequências de ambas se estabilizariam quando o ganho para os distintos competidores fosse o mesmo, atingindo o chamado Equilíbrio de Nash (Giraldeu & Dubois 2008; Danchin et al. 2010; Davies et al. 2012; Fawcett et al. 2013; Alcock 2013). As estratégias em equilíbrio e que não permitem a invasão de outras no sistema foram reconhecidas como Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE), conforme a Teoria Evolutiva dos Jogos. Somente se o sistema (*i.e.* população, ambiente) for significativamente perturbado (mudanças e dinâmicas sociais e ecológicas), outra variante poderia assumir a posição. Dados empíricos provenientes de aves, mamíferos e insetos têm confirmado que tanto a compensação entre as atividades e seus retornos energéticos, quanto a frequência de distintas estratégias comportamentais estão muito próximas ao ponto ótimo previsto pela teoria da otimização e ao equilíbrio de Nash, respectivamente (Danchin et al. 2010). Em outras palavras, esses estudos suportam que os organismos se comportam muito próximo ao ótimo, ou pelo menos de uma maneira em que quase todos saem ganhando.

Inicialmente, a Ecologia Comportamental focou no estudo do forrageamento, mas hoje os temas se ampliaram para quase todos os assuntos sociais (Danchin et al. 2010). Como não só o conceito de otimização dos custos e benefícios, mas também o princípio das decisões, e das interações entre estratégias competidoras podem ser aplicados para a seleção sexual e outras relações sociais, a Ecologia Comportamental acabou englobando a Sociobiologia (Danchin et al. 2010). A obra unificadora mais importante ou emblemática dessa união são as edições publicadas desde 1978 de *Behavioral Ecology: an evolutionary approach* de John R. Krebs e Nicholas B. Davies (Davies et al. 2012). Atualmente, a Ecologia Comportamental possui duas linhas principais de investigação extremamente frutíferas: 1- o quanto as variáveis ou condições ambientais (e sociais) prevêm as variações do comportamento, e 2- as consequências dessas variáveis na aptidão (*proxy*: energia, acasalamento, número de prole, sobrevivência, etc.) (Nettles et al. 2013). Não obstante, desde o seu início, a Ecologia Comportamental tem recebido críticas, principalmente por possuir um arcabouço teórico-evolutivo unicamente adaptacionista (panselecionista), ao invés de um mais plural (Gould & Lewontin 1979; Lewontin & Levins 2007). Também recebe críticas por um certo agnosticismo sobre as restrições filogenéticas e neurais inerentes aos animais para que eles possam se comportar de maneira ótima (Fawcett et al. 2013). Há uma carência de demonstração do vínculo entre as decisões ou adaptações comportamentais e seus mecanismos próximos (*e.g.* mecanismos genéticos e neurais), e assume-se que num primeiro momento eles não são importantes para teorizar sobre as funções últimas do comportamento (suposição do *behavioral gambit*) (Geraldeau & Dubois 2008; Fawcett et al. 2013) - de fato, a Ecologia Comportamental é conhecida por ser uma abordagem comparativa, principalmente, fenotípica (Danchin et al. 2010). O programa também é criticado pelo uso excessivo do modelo competitivo, que assume a limitação de recursos, bem como recebe críticas pela visão demasiadamente centrada no indivíduo e no gene, desmerecendo outros níveis de seleção (Gould & Lewontin 1979; Sussman et al. 2005; Lewontin & Levins 2007; Wilson & Wilson 2007).

Finalmente, a ideia de evolução comportamental pode ser, de certa forma, desvinculada da herança genética (Jablonka & Lamb 2010), e isso pode ser mais comum para padrões socialmente aprendidos (Jablonka & Lamb 2010; Whitten et al. 2011). Levando-se em conta o conceito de cultura acima explicado, a evolução cultural passaria a ser, resumidamente, a mudança ao longo do tempo na natureza e na frequência dos comportamentos socialmente transmitidos em uma população. Teoricamente, o valor adaptativo de um dado padrão cultural poderia ser averiguado através do método comparativo ou mesmo histórico, atualmente empregado pela Ecologia Comportamental (Whitten et al. 2011; Nettles et al. 2013).

ESTADO DA ARTE

Desde o fim do século XIX até meados da década de 1980, os principais organismos investigados quanto ao comportamento natural eram insetos sociais, aves e mamíferos (especialmente primatas não-humanos), passando para um grande interesse no estudo de artrópodes e anfíbios em geral na década de 1990 e, posteriormente, um aumento de estudos em outros grupos de aves, animais domésticos e nos de importância econômica (Owens 2006; Ord et al. 2005; Danchin et al. 2010). Nas décadas de 2000 e 2010, assuntos quentes sob investigação na área do comportamento animal passaram a ser uma miríade, mas, pelo menos para a Ecologia Comportamental, além dos avanços na teoria do forrageamento social (Strum & Fedigan 2000; Giraldeau & Dubois 2008), houve uma ênfase nos estudos sobre seleção sexual, particularmente os relacionados à escolha de parceiros sexuais e a teoria dos “bons” genes, enquanto que as contingências ecológicas do contexto social têm sido de certa forma ignoradas (López-Sepulcre 2011; Westneat 2011). Outros temas quentes e atuais de investigação têm sido o controle neural, aprendizagem, cognição, fluxo de informação (comunicação), personalidade, tradições, cooperação, forrageamento social, decisão em grupo, comportamento interespecífico, plasticidade fenotípica (flexibilidade comportamental), herança epigenética, mente, emoção e bem-estar animal, construção de nicho, evolução cultural e comportamento evolutivo humano - quase todos abordados pela visão adaptacionista. Em nível teórico-metodológico, tem sido feito o resgate da “teoria de redes” e a “teoria de acesso” utilizadas pelas ciências humanas para o entendimento dos comportamentos e sistemas sociais de animais não-humanos e suas interações ecológicas (Wey et al. 2008; Whitehead 2008; Kamath & Wesner 2020).

As ciências que estão em contato com o estudo biológico do comportamento animal são: a Agronomia, a Antropologia, a Psicologia, a Sociologia, a Neurociência, a Fisiologia, a Veterinária e a Zootecnia (Owens 2006; Ord et al. 2005). Não sendo somente teórico, o estudo do comportamento animal também possui um variado leque de aplicações, desde a Biologia da Conservação (impactos antrópicos no comportamento, manejos baseados em comportamentos, comportamentos como indicadores e o uso de comportamentos para prever o risco de extinção de espécies) (Berger-Tal et al. 2011; Tobias & Pigot 2019), domesticação, bem-estar animal, até mesmo explicações últimas das atividades e dos impactos humanos no ambiente - ou seja, o próprio entendimento biológico dos humanos (Danchin et al. 2010; Alcock 2013; Nettles et al. 2013). Diante da importância da aplicabilidade do conhecimento sobre o comportamento animal, há um jornal científico especializado sobre o tema: *Applied Animal Behaviour Science*.

O estudo biológico do comportamento animal é agora uma área científica robusta, que talvez tenha o seu maior refinamento na abordagem da Ecologia Comportamental, que como já mencionado, ampliou sua ação para o estudo de muitos temas. Hoje, há um número considerável de sociedades e de jornais científicos que cobrem o desenvolvimento do assunto, e este número crescente está cada vez mais especializado dentro de cada tema

ou abordagem de estudo. Um dos mais produtivos é o periódico *Animal Behaviour*. Jornais como *Behavioral Ecology*; *Behavioral Ecology and Sociobiology*; *Behavioral Processes*; *Animal Cognition*; *Journal of Ethology*; *Animal Behaviour and Management*, e *Animal Behaviour and Biometeorology* são também importantes atualmente para a divulgação das pesquisas. As explicações próximas e últimas do comportamento são até hoje publicadas no periódico *Behaviour* e no *Ethology*, que Tinbergen e Lorenz, respectivamente, fundaram. No Brasil, a Sociedade Brasileira de Etologia, fundada por César Ades, possui o periódico *Current Ethology* (antiga Revista de Etologia). Vale ressaltar que, infelizmente, a maioria dos autores, jornais e publicações especializadas ainda provém da América do Norte e Europa Ocidental, sendo que os poucos trabalhos da América do Sul, cuja região apresenta uma grande diversidade zoológica, focam geralmente em animais domésticos e outros temas aplicados, sendo publicados em periódicos não tão especializados (Ord et al. 2005; Owen 2006; Jaffe et al. 2020).

O estudo do comportamento animal tem sido agraciado com novas tecnologias, incluindo uma iniciativa para ferramentas bioinformáticas, como o banco de dados eletrônico chamado *EthoBank/EthoSource*. Para animais de difícil observação, tem sido utilizado o Sistema de Informação Geográfica (SIG), que monitora os indivíduos através de satélites (Strum & Fedigan 2000; Ludwig et al. 2015), o uso de *drones* e imagens em infravermelho e termais aéreas (Zhang et al. 2020), câmeras fixas sensíveis a movimentos, ou mesmo acopladas a robôs miméticos a espécies animais para filmagens, gravações e observações remotas (Knight 2005; Strier 2021), e até mesmo o rastreamento de “ADN ambiental” (*e-DNA*) dos animais para fins de entendimento de seus níveis de atividade (e.g. Muri et al. 2022). Há também técnicas de identificação de padrões de movimento usando equipamentos de acelerometria triaxial (lateral, dorso-ventral e antero-posterior) (Shepard et al. 2008), e de imagem comportamental, que usa programas para continuamente gravar e rastrear de forma automatizada as poses animais que podem fornecer medidas de posição do corpo inteiro ao longo do tempo e espaço para inferir estados comportamentais (Hayden et al. 2021). A genética do comportamento é outra área que está prosperando graças aos avanços e barateamento das ferramentas moleculares, da genética quantitativa, e da epigenética, que poderão elucidar melhor se e o quanto os fatores genéticos, por exemplo os de parentesco, e ambientais afetam os comportamentos mensurados (Fedigan & Strum 2000; Plomin et al. 2011). Entretanto, o bom e velho método da observação direta continuará sendo imprescindível para o entendimento da conduta animal (Aguilar & Moro-Rio 2009). Assim o “velho” e o “novo” poderão conviver de forma prolífica por muito tempo nesta área. Neste contexto, reiteramos que é importante reforçar as sociedades científicas, particularmente em áreas menos disseminadas, mas ricas em biodiversidade como a América Latina e Caribe, bem como os programas de pesquisa bem consolidados e intensificar os planos de formação de novos estudiosos do comportamento através de cursos e disciplinas curriculares, afim de que a ciência do comportamento animal possa evoluir ainda mais.

REFERÊNCIAS

- Addressi, E; Borgi, M; Palagi E. 2012. Is primatology an equal-opportunity discipline? **Plos One** 7 e30458: 1-6.
- Aguiar, LM; Moro-Rios, RF. 2009. The direct observational method and possibilities for Neotropical Carnivores: an invitation for the rescue of a classical method spread over the Primatology. **Zoologia** 26: 587-593.
- Aguiar, LM; Cardoso, RM; Back, JP; Carneiro, EC; Suzin, A; Ottoni, EB. 2014. Tool use in urban populations of capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). **Zoologia** 31: 516-519.
- Alcock, J. 2013. **Animal Behavior, an evolutionary approach**. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 522p.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour** 40: 227- 267.
- Bateson, P; Martin, P. 2000. **O Projeto da Vida**. São Paulo: Ediouro Publicações, 304p.
- Baylis JR. 1976. Sympatric populations of the Midas Cichlid, *Cichlasoma citrinellum*, and the Arrow Cichlid, *C. zaliolum*. **Behaviour** 59: 59-69.
- Beer C. 2020. Niko Tinbergen and questions of instinct. **Animal Behaviour** 164: 261-265.
- Berger-Tal O., Polak T., Oron A., Lubin Y., Kotler B.P., Saltz D. 2011. Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. **Behavioral Ecology** 22: 236-239.
- Bergner RM. 2011. What is behavior? And so what? **New Ideas in Psychology** 29: 147-155.
- Burkhardt Jr RW. 2005. *Patterns of behavior: Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the Founding of Ethology*. The University of Chicago Press, 636p.
- Clutton-Brock T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. **Science** 296: 69-72.
- Coolen I, Giraldeau LA, Vickery W. 2006. Scrounging behavior regulates population dynamics. **Oikos** 116 :533-539.
- Cooper HM. 1988. Organizing knowledge syntheses: A taxonomy of literature reviews. **Knowledge in Society** 1: 104.
- Danchin E, Giraldeau L, Cézilly F. 2010. *Ecologia Comportamental*. Lisboa: Instituto Piaget, 630p.
- Daura-Jorge FG, Cantor M, Ingram SN, Lusseau d, Simões-Lopes PC. 2012. The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen. **Biology Letters** 8: 702-705.
- Davies NB, Krebs JR, West SA. 2012. *An introduction to Behavioural Ecology*. Chichester: Wiley-Blackwell, 506p.
- Dawkins R. 2007. *O Gene egoísta*. São Paulo: Companhia das Letras, 540p.

- Del-Claro, K. 2004. *Comportamento animal, uma introdução à Ecologia Comportamental*. Jundiaí: Livraria Conceito, 132p.
- Dobzhansky T, Ehrman L, Kastritsis PA. 1968. Ethological isolation between sympatric and allopatric species of the *Obscura* group of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 16: 79-87.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, Sexual Selection and the Evolution of Mating Systems. *Science* 197: 215-223.
- Fawcett T, Hamblin S, Giraldeau LA. 2013. Exposing the behavioral gambit: the evolution of learning and decision rules. *Behavioral Ecology* 24: 2-11.
- Ferraz RM. 2011. *Manual de Comportamento Animal*. Rio de Janeiro: Editora Rubio, 216p.
- Garland Jr. T. 2014. Trade-offs. *Current Biology* 24: R60-R61.
- Giraldeau LA, Dubois, F. 2008. Social foraging and the study of exploitative behavior. *Advances in the Study of Behavior* 38: 59–104.
- Goodenough J, Mcguire B, Jakob E. 2010. *Perspectives on Animal Behavior*. Hoboken: Wiley, 528p.
- Gould SJ, Lewontin RC. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-598.
- Groves C. 2011. *Extended family: long lost cousins. A personal look at the history of primatology*. Conservation International, 227p.
- Hayden BY, Park HS, Zimmermann J. 2021. Automated pose estimation in primates. *American Journal of Primatology* e23348. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1002/ajp.23348>
- Heyes CM. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews* 69: 207-231.
- Hoppitt WJE, Brown GR, Kendal R, Rendell L, Thornton A, Webster MM, Laland KN. 2008. Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 486-493.
- Hoquet T. 2020. Bateman (1948): rise and fall of a paradigm? *Animal Behaviour* 164: 223-231.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2010. *Evolução em quatro dimensões. Dna, comportamento e a história da vida*. São Paulo: Companhia das Letras, 511p.
- Jaffe K, Correa JC, Tang-Martínez Z. 2020. Ethology and animal behaviour in Latin America. *Animal Behaviour* 164: 281-291.
- Jones, CB. 2005. *Behavioral flexibility in Primates: causes and consequences*. New York: Springer, 183p.
- Kalikow TJ. 2020. Konrad Lorenz on human degeneration and social decline: a chronic preoccupation. *Animal Behaviour* 164: 267-272.

- Kamath A, Wesner AB. 2020. Animal territoriality, property and access: a collaborative exchange between animal behaviour and the social sciences. *Animal Behaviour* 164: 233-239.
- Kelley EA, Sussman RW. 2007. An academic genealogy on the history of American Field Primatologists. *American Journal of Physical Anthropology* 132: 406-425.
- Kinsey AC, Pomeroy WB, Martin CE. 2010. *Sexual behavior in human male*, Volume 1. Ishi Press, 528p.
- Knight J. 2005. When robots go wild. *Nature* 434: 954-95.
- Laland KN, Kendal JR, Brown GR. 2007. The niche construction perspective: Implications for evolution and human behaviour. *Journal of Evolutionary Psychology* 1-4: 51-66.
- Levitis DA, Lidicker Jr, Glenn Freund. 2009. Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour* 78: 103-110.
- López-Sepulcre A. 2011. The many ecologies of behavior. *Behavioral Ecology* 22: 232-233.
- Lorenz K. 1995. *Os fundamentos da Etologia*. Editora da UNESP.
- Ludwig G, Aguiar LM, Passos FC. 2015. GPS as an effective tool for study of the home range of Black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) in riparian forests, Southern Brazil. *Neotropical Primates* 22: 19-24.
- Lyon BE, Montgomerie R. 2012. Sexual selection is a form of Social Selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 2266-2273.
- Manning A, Dawkins MS. 2013. An introduction to animal behaviour. Cambridge: Cambridge University Press, 458.
- Moynihan M. 1968. Social mimicry; character convergence versus character displacement. *Evolution* 22: 315-331.
- Muri CD, Handley LL, Bean CW, Benucci M, Harper LR, James B, Li J, Winfield IJ, Hänfling B. 2022. Spatio-temporal monitoring of lake fish spawning activity using environmental DNA metabarcoding. *Environmental DNA* 00, 1-12, doi.org/10.1002/edn3.343.
- Nettles D, Gibson MA, Lawson DW, Sear R. 2013. Human behavioral ecology: current research and future prospects. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/behecol/ars222.
- Ord TJ, Martins EP, Thakur S, Mane KK, Borner K. 2005. Trends in animal behavior research (1968-2002): ethoinformatics and the mining of library databases. *Animal Behaviour* 69: 1399-1413.
- Owens IPF. 2006. Where is Behavioural Ecology going? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 356-361.
- Quinn TP, Brannon EL, Dittman AH. 1989. Spatial aspects of imprinting and homing in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Fish. Bulletin U.S.:* 87: 769-774.
- Peterson T, Müller GB. 2016. *Phenotypic Novelty in EvoDevo: The Distinction Between Continuous and Discontinuous Variation and Its Importance in Evolutionary Theory*. *Evolutionary Biology* 43: 314-335.

- Plomin R, DeFries JC, McClearn GE, McGuffin P. 2011. *Genética do comportamento*. Porto Alegre: Artmed, 480p.
- Rapaport LG. 2011. Progressive parenting behavior in wild golden lion tamarins. *Behavioral Ecology* 22: 745-754.
- Shepard ELC, Wilson RP, Quintana F, Laich AG, Liebsch N, Albareda DA, Halsey LG, Gleiss A, Morgan DT, Myers AE, Newman C, Macdonald DW. 2008. Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Species Research* 10: 47-60.
- Shumaker RW, Walkup KR, Beck BB. 2011. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 304p.
- Skinner FB. 1948. Superstition in the Pigeon. *Journal of Experimental Psychology* 38: 168-172.
- Skinner FB. 2003. *Ciência e comportamento humano*. São Paulo: Martins Fontes.
- Snowdon CT. 1983. Ethology, comparative psychology, and animal behavior. *Annual Review of Psychology* 34: 63-94.
- Sol D, Lapedra O, González-Lagos C. 2013. Behavioural adjustments for life in the city. *Animal Behaviour* 85: 1101-1112.
- Souto A. 2003. *Etologia: princípios e reflexões*. Editora da Universidade Federal de Pernambuco.
- Sussman RW, Garber PA, Cheverud JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 84-97.
- Strier KB. 2021. *Primate Behavioral Ecology*. Routledge, Taylor & Francis, 593p.
- Strum SC, Fedigan LM. 2000. *Primate Encounters: models of science, gender, and society*. The University of Chicago Press, 635p.
- Thornton A, McAuliffe K. 2006. Teaching in wild meerkats. *Science* 313: 227-229.
- Tobias JA, Pigot AL. 2019. Integrating behaviour and ecology into global biodiversity conservation strategies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374: 1-11.
- Waal FBM. 2003. Silent invasion: Imanishi's primatology and cultural bias in science. *Animal Cognition* 6: 293-299.
- Westneat DF. 2011. Behavioral ecology: 40 years of fusion with ecology. *Behavioral Ecology* 22: 234-235.
- Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordán F. 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour* 75: 333-344.
- Whitehead H. 2008. *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press, 320 p.

Whiten A, Hinde RA, Laland KN, Stringer CB. 2011. Culture evolves. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 938-948.

Wilson EO. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 720p.

Wilson DS, Wilson EO. 2007. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology* 82: 327-348.

Yamamoto ME, Volpato GL. 2011. *Comportamento Animal*. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

Zhang H, Wang C, Turvey ST, Sun Z, Tan Z, Yang Q, Long W, Wu X, Yang D. 2020. Thermal infrared imaging from drones can detect individuals and nocturnal behavior of the world's rarest primate. *Global Ecology and Conservation* 23: e01101.