

A Contribuição dos Estudos de Filogenia para o Esclarecimento de Problemas em Ecologia Comportamental

VICTOR C. ALMADA (*)

1. INTRODUÇÃO

À primeira vista, pareceria que o estudo da filogenia e da ecologia dos comportamentos, deveria ter avançado de uma forma integrada e coerente.

Tanto um como o outro, constituem dois dos quatro núcleos fundamentais que Tinbergen (1963) considerava definirem as grandes áreas de interesse para a investigação etológica.

Ambos desempenharam papéis importantes no desenvolvimento da etologia moderna.

No que concerne à filogenia, o próprio Lorenz insistiu na importância que tiveram no desenvolvimento da sua concepção, os trabalhos de Whitman e Heinrot, e as suas observações sobre os comportamentos dos Anatídeos.

Tratava-se de trabalhos que demonstravam que espécies aparentadas apresentam frequentemente semelhanças comportamentais muito precisas, por vezes mais fiáveis do que os traços morfológicos, como indicadores de afinidade filética.

Conclui-se assim que a noção de homologia comportamental esteve presente como um elemento fundamental, no processo de génese da etologia como disciplina científica. Foi esta noção que permitiu definir os padrões de comportamento como unidades do fenótipo, e como tal, dependentes da constituição genética dos organismos e portanto sujeitos à acção da selecção natural.

Por seu turno, a procura do significado adaptativo dos comportamentos, corresponde aquilo que em etologia se costuma designar por estudo da função.

Tinbergen foi pioneiro neste domínio de estudo. Os seus trabalhos clássicos sobre a remoção das cascas dos ovos recém-eclodidos nas gaivotas, iniciaram a abordagem científica do valor adaptativo dos comportamentos (Tinbergen *et al.*, 1962).

De facto, a partir dos trabalhos de Tinbergen, deixou de se poder limitar, de forma legítima, o estudo da adaptação à simples formulação de conjecturas plausíveis sobre o que a selecção poderá ter favorecido.

Por um lado, estes trabalhos pioneiros, introduziram em etologia a experimentação

(*) Unidade de Investigação em Eco-Etologia, ISPA.

no terreno como meio de testar com rigor as hipóteses sobre a utilidade de um dado comportamento para o organismo que o exhibe. Ao mesmo tempo, introduziam a noção de que um comportamento não pode ser julgado pelas consequências úteis imediatamente óbvias. O mesmo comportamento, pode ter «custos», impactos negativos menos evidentes. Um dado comportamento só poderá ser seleccionado positivamente, se os benefícios superarem os custos, uns e outros medidos no meio natural.

Alonguei-me na demonstração de que o estudo da filogenia e da função foram desde há muito encarados pela etologia como domínios fundamentais e complementares. Pareceu-me importante fazê-lo, para evidenciar o que parece um paradoxo histórico.

Trata-se do facto de a partir da década de 70, a ecologia comportamental se ter desenvolvido de forma progressivamente mais isolada da etologia, com a consequência prática de filogenia e função só muito raramente serem consideradas em conjunto. É certo que em princípio todos os autores concordam no carácter complementar dos dois tipos de investigação (ver por exemplo Alcock, 1989).

No entanto, a prática só muito raramente apoia estas declarações de intenção. Frequentemente, as tentativas de reconstituir a origem evolutiva dos comportamentos, limitam-se a propor uma série de transformações sucessivas, através das quais um padrão presumivelmente ancestral se transformou numa forma derivada. Huntingford (1984) refere mesmo que por vezes embora se chegue a uma ordenação lógica de uma série de formas, é difícil saber de qual dos extremos se partiu, qual é a forma primitiva e qual a derivada. Nestas condições raras vezes a busca de séries homólogas é acompanhada de interpretações rigorosas acerca das causas das transformações e das pressões selectivas que ocorreram.

Quanto aos estudos de ecologia do comportamento, tende-se a procurar modelos de selecção plausíveis para explicar como é que a selecção natural teria moldado os comportamentos observados.

Trata-se de uma análise essencialmente «ahistórica». Quando se formulam questões como a de determinar em que condições é mais vantajoso para uma fêmea de ave acasalar-se com um macho já acasalado com outra fêmea ou procurar um macho ainda não emparelhado, não se está a pôr um problema histórico. Trata-se apenas de tentar identificar as condições em que a selecção natural deverá favorecer uma ou outra alternativa.

É claro que o desenvolvimento de modelos deste tipo tem que incorporar informações acerca da biologia do grupo de organismos a que se aplicam. As alternativas acessíveis a um taxon, podem não ser acessíveis a um outro. No entanto, estas limitações no leque de formas de comportamento que ocorrem em um dado taxon, são tomadas como um dado e não como algo a explicar, no quadro de noções vagas como «inércia filogenética» ou «constrangimentos evolutivos».

Assume-se muitas vezes que do estudo dos comportamentos no presente podemos inferir as pressões selectivas que operaram no passado (Dawkins, 1986).

Tem-se assim estudos de filogenia em que a selecção, embora assumida como força directriz da evolução, é largamente ignorada. Tem-se do outro, demasiadas vezes, investigações sobre as condições em que a selecção poderá ter favorecido um dado comportamento, na ignorância da história evolutiva dos organismos.

Creio que na raiz deste semialheamento entre disciplinas tão naturalmente afins, se encontram razões históricas mas também dificuldades metodológicas apreciáveis.

Do ponto de vista histórico, vale a pena lembrar que a grande explosão de estudos de ecologia comportamental não surgiu como um desenvolvimento estritamente interno da etologia.

Grande parte do impulso nesta área, resultou das críticas à polémica obra de Wynne-Edwards (1962) e à noção de que a selecção de grupo explicaria o controlo da reprodução. Este debate teve o imenso mérito de revelar a forma muitas vezes ingénua e simplista como os etólogos recorriam a noções como o interesse do grupo ou da espécie nas suas

interpretações adaptacionistas. Levou ao mesmo tempo (e essa vantagem não foi certamente menos importante) a interessar-se pelos problemas do comportamento biólogos predominantemente treinados na investigação ecológica e na genética de populações.

O comportamento passou ao primeiro plano da biologia evolutiva. Surgiu uma verdadeira avalanche de trabalhos que procuram explicar com base em formulações teóricas precisas, as condições em que a selecção pode favorecer um dado comportamento, especialmente nas áreas em que a solução parece contraintuitiva como quando os organismos actuam em benefício de outros com prejuízo pelo menos imediato para si próprios.

Não é de estranhar que esta abertura de uma área intelectualmente tão estimulante mobilizasse intensamente o interesse dos etólogos interessados nos problemas de evolução. Não é também difícil de compreender que numa primeira fase, muitos vissem a ecologia comportamental como uma disciplina alheia à etologia ou mesmo como uma abordagem em competição directa com ela.

Passados os sensacionalismos e as emoções das décadas de 70 e 80, creio que poucos etólogos recusarão admitir que se tratou de um avanço teórico e metodológico de primeira importância para a biologia do comportamento, que se integra e enriquece os instrumentos da investigação etológica.

Ultrapassados no essencial os obstáculos históricos, porquê a persistência de desfasamentos profundos entre as investigações filogenéticas e ecológicas?

Creio que a resposta a esta pergunta passa pelo reconhecimento de dificuldades metodológicas que é necessário enunciar sem ambiguidade.

Em primeiro lugar, a identificação de homologias é mais difícil do que parecia aos primeiros etólogos. Atz (1970), chamou a atenção para este ponto ao demonstrar que mesmo em grupos de espécies estreitamente aparentadas, padrões de comportamento semelhantes podem surgir recorrente e independentemente, tornando muito difícil distinguir as formas de comportamento que tiveram uma origem única daquelas que surgiram paralelamente em linhagens diferentes mas aparentadas.

Estes resultados exerceram uma influência profunda especialmente nos investigadores americanos e levaram muitos etólogos a encarar as séries de comportamentos ordenados mais como sequências de transformações possíveis de um padrão inicial do que como acontecimentos de uma cadeia de transformações evolutivas únicas (Brooks & McLennan, 1991).

Em segundo lugar, todas as considerações sobre filogenia comportamental dependem do conhecimento das relações filogenéticas entre os organismos em comparação. Se, como sucede muitas vezes, a evidência independente do comportamento é insuficiente, todas as reconstruções da origem dos comportamentos ficam comprometidas. Corre-se o risco de ordenar os comportamentos com base num dado esquema de relações filogenéticas e ao mesmo tempo, e em círculo vicioso usar, a própria evidência comportamental para estabelecer as relações de parentesco.

Finalmente, para poder integrar o estudo da filogenia e da função, é necessário dispôr ao mesmo tempo, de dados sobre as relações filogenéticas de um taxon, de informações sobre os comportamentos prováveis das formas ancestrais e de dados sobre as condições ecológicas em que esses organismos viveram e evoluíram.

A simples enumeração destes requisitos explica facilmente a impossibilidade prática de realizar estudos integrados na maioria dos casos. Só excepcionalmente o desenvolvimento da investigação se encontra suficientemente avançado nos diferentes domínios de que depende a existência da informação necessária.

No que resta deste trabalho, procurarei mostrar que apesar destas dificuldades inegavelmente difíceis de superar, existem casos favoráveis, especialmente ao nível microevolutivo, em que é possível realizar trabalho fundamentado e útil. Procurarei demonstrar que esses «casos favoráveis», se revestem de um grande significado teórico,

na medida em que permitem compreender como a acção da selecção, as vicissitudes históricas e as características de organização do fenótipo dum taxon se entrelaçam nos processos evolutivos reais.

2. A COLONIZAÇÃO DE CAVERNAS POR PEIXES TELEÓSTEOS

O primeiro exemplo que procurarei expôr refere-se à colonização de cavernas por peixes teleósteos. A informação factual foi compilada em Parzefall, (1986).

O que torna estes dados particularmente interessantes para a presente discussão, é o facto de em várias linhagens de peixes que colonizaram as cavernas, conhecermos quais as espécies que deram origem às formas cavernícolas. Em alguns casos, a forma ancestral ainda existe e a colonização das cavernas não originou a formação de novas espécies. É assim possível não só comparar minuciosamente os comportamentos das formas cavernícolas e as que vivem à superfície, como obter híbridos férteis susceptíveis de fornecer material para uma análise genética detalhada.

Em alguns casos, a combinação de informação zoogeográfica e geológica, permite avaliar a idade relativa do processo de colonização da caverna e assim comparar formas com uma existência cavernícola recente, com formas que vivem há muito mais tempo neste *habitat*.

Trata-se portanto de um tipo de material de eleição para o estudo de processos microevolutivos, que se preconizou na secção anterior.

Dos dados actualmente disponíveis, parecem desde já de referir as seguintes conclusões:

1. As formas cavernícolas diferem das formas de origem numa multiplicidade de traços fenotípicos. A visão encontra-se total ou parcialmente ausente. Esta perda ou redução da visão resulta tanto de alterações na estrutura dos olhos, como da desorganização dos comportamentos de que a visão depende, como por exemplo a orientação dos olhos para os objectos.

2. As formas cavernícolas derivam, em alguns casos, de formas cuja alimentação e reprodução eram à partida pouco dependentes da visão, de modo que os animais conseguem encontrar alimentos e reproduzir-se nas cavernas, com base na estimulação química e táctil. Esta observação sugere que algumas linhagens têm à partida mais probabilidades de iniciar a colonização de cavernas do que outras em que a visão é um elemento central para a realização dos comportamentos essenciais à sobrevivência e à reprodução.

3. Quando se comparam populações com histórias cavernícolas recentes com outras que ocupam desde há muito estes *habitats*, verificam-se diferenças importantes no que se refere à degradação da visão. Nas formas «recentes», observa-se uma grande variabilidade nas capacidades visuais. A capacidade visual varia; pode ir de normal a fortemente deteriorada. Alguns animais apresentam olhos bem desenvolvidos e comportamentos visuais alterados, enquanto outras apresentam olhos anormais mas as reacções associadas à visão parecem pouco alteradas.

Nas populações antigas encontram-se tipicamente animais com olhos e comportamentos visuais ambos rudimentares e não funcionais.

Este conjunto de observações sugere algumas hipóteses interessantes e sobretudo testáveis acerca do processo de colonização.

A variabilidade na primeira fase sugere que em um ambiente onde a visão é inoperante, se tornam comuns mutantes que diferem em distintos aspectos do fenótipo importantes para a visão. Uma anulação das pressões selectivas em favor dos animais com boa visão explicaria facilmente este padrão.

Alternativamente, uma redução no investimento em olhos completos poderia ter algum valor adaptativo no novo ambiente. A diversidade dos traços afectados e a heterogeneidade fenotípica observada parecem favorecer a primeira alternativa.

O facto de se observar uma grande homogeneidade nas formas «antigas», por outro lado, sugere um processo de selecção contra a presença de olhos e comportamentos visuais. No caso dos olhos, seria tentador imaginar por exemplo que a sua presença em um ambiente sem luz, seria um inconveniente para o portador. Trata-se de estruturas frágeis, susceptíveis de serem facilmente lesionadas e infectadas, estão próximas dos centros nervosos, de modo que uma infecção poderia ter consequências graves, etc., etc.

Existe no entanto uma alternativa. Se a presença de um traço é selectivamente neutra, a frequência dos alelos que o tornam possível irá variar em função da deriva e das taxas de mutação no sentido da eliminação do alelo e das taxas de mutação inversa que o fazem surgir a partir de alelos não funcionais.

Se a presença de um traço do fenótipo depende de vários genes e se a composição alélica desses genes é selectivamente neutra, mesmo que para cada gene as taxas de mutação em sentidos opostos fossem iguais, seria improvável que a combinação funcional se reconstituísse por acumulação de mutações inversas. Esta dificuldade seria tanto maior quanto mais tempo tivesse passado desde a anulação das pressões selectivas.

Assim se um traço implica a presença simultânea de vários alelos de diferentes genes que são indiferentes no tocante aos restantes aspectos da aptidão de um organismo, a simples acumulação de mutações neutras com o passar do tempo, torna rapidamente improvável que o traço se mantenha presente na população.

Seja como for, sabemos que estes peixes se podem cruzar com as formas que vivem à superfície. Deverá ser possível obter linhagens com as combinações apropriadas de genes e testar experimentalmente a aptidão de diferentes combinações de genes em populações cultivadas em meios que simulem as condições de caverna e de superfície.

Poder-se-á assim avaliar até que ponto a perda de visão constitui uma adaptação, vantajosa na caverna ou o simples resultado de variações genéticas aleatórias acumuladas. Do mesmo modo, poderemos vir a ter uma estimativa da presença de alelos mutantes que afectam a visão e que se encontram como recessivos nas populações normais. Enquanto que no caso da visão se pode questionar até que ponto a sua perda foi resultado da selecção natural, o estudo detalhado de populações cavernícolas de peixes permite demonstrar a existência de adaptações genuínas, isto é traços surgidos após a colonização das cavernas, perante as novas pressões selectivas que este meio impõe.

Finalmente, o aprofundamento do estudo comparado da distribuição de formas cavernícolas em diferentes linhagens combinado com a reconstituição paleogeográfica e geológica dos seus *habitats*, permitirá provavelmente avaliar mais precisamente a importância relativa das condições ecológicas e da maior ou menor facilidade com que diferentes grupos de peixes conseguem explorar as cavernas. Por outras palavras, podemos ganhar uma compreensão mais clara da importância relativa dos «constrangimentos filogenéticos» ou «pré-adaptações» como se preferir chamar-lhes.

Creio que este exemplo revela bem as potencialidades dos estudos microevolutivos em que se combina a abordagem filogenética e ecológica.

Estudos deste tipo não pretendem contrapor-se ao programa adaptacionista. Pelo contrário, quando demonstrarmos a formação de novas adaptações em estudos deste tipo, tê-lo-emos feito numa base muito mais sólida que nas abordagens habituais. Teremos ao mesmo tempo colocado a adaptação num cenário biologicamente mais rico e realista, integrando-a com outros processos que actuam na evolução.

Uma condição para o sucesso deste tipo de estudos é a solidez do conhecimento das relações filogenéticas. Mais do que comparar unidades taxonómicas é preciso comparar linhagens e estabelecer unidades efectivamente monofiléticas. Esta exigência parece no

entanto cada vez mais exequível dados os desenvolvimentos recentes da genética molecular, especialmente para pequenos segmentos da história evolutiva, onde frequentemente as formas ancestrais não estão ainda extintas.

3. OS CUIDADOS PARENTAIS NOS PEIXES DO LITORAL ROCHOSO: UM EXEMPLO ENVOLVENDO UNIDADES TAXONÓMICAS MAIS ELEVADAS

Na secção anterior, procurei mostrar a riqueza de perspectivas que podem resultar da combinação das análises filogenética e ecológica, ao nível microevolutivo. Nesta secção, tentarei mostrar que o mesmo tipo de abordagem é útil em comparações que envolvem unidades taxonómicas mais elevadas.

O exemplo que se expõe resumidamente em seguida, baseia-se num trabalho ainda em curso, realizado em colaboração com o Dr. Ricardo Santos (Universidade dos Açores).

Uma das características notáveis dos peixes residentes no litoral rochoso, é a altíssima incidência de cuidados parentais (esta percentagem pode atingir mais de 90% das espécies para uma dada fauna). Ao falar de peixes «residentes», refiro-me a espécies que uma vez terminada a fase larvar, vivem permanentemente no litoral e aí se reproduzem.

Quando se considera que nos peixes marinhos, apenas se conhecem cuidados parentais em cerca de 16% das famílias, o valor obtido para o litoral rochoso torna-se extremamente notório.

Está excluída a hipótese de se tratar de um simples efeito de inércia filogenética. Se todos os peixes do litoral rochoso fossem estreitamente aparentados, poder-se-ia supor que a presença de cuidados parentais nestes peixes, reflectiria provavelmente uma característica herdada de um ancestral comum.

Esta hipótese fica claramente excluída quando se constata que as espécies em causa pertencem a famílias diferentes, que por vezes se situam em ordens e mesmo super-ordens distintas. Trata-se para mais, de famílias que se incluem em unidades taxonómicas em que os cuidados parentais são excepcionais. Estamos portanto, perante formas cujos cuidados parentais surgiram independente e repetidamente.

Em ecologia comportamental, um dos métodos frequentemente usados na tentativa de identificar adaptações, baseia-se precisamente na identificação de correlações entre contrastes nos comportamentos e contrastes correspondentes nos *habitats* que se comparam. É claro que esta aplicação do método comparativo, exige que se elimine previamente a hipótese de os resultados estarem «enviezados» pelo uso de unidades taxonómicas inadequadas. Se para um *habitat* se compararem apenas espécies aparentadas e menos aparentadas com as do outro *habitat*, as diferenças de comportamento podem reflectir apenas efeitos de inércia filogenética como se referiu acima.

A evidência torna-se mais forte, quando estes efeitos de parentesco podem ser excluídos, e ainda mais quando o mesmo padrão de contrastes surge repetidas vezes em linhagens muito diferentes (Almada, 1990).

No caso dos cuidados parentais nos peixes do litoral rochoso, todos os critérios expostos acima se encontram satisfeitos, e poder-se-ia supor que a incidência de cuidados parentais seria uma adaptação às condições do ambiente.

Aliás, não é difícil imaginar «boas razões» para considerar os cuidados parentais adaptativos neste *habitat*. É um ambiente sujeito a grandes flutuações nas condições físicas, temperatura, salinidade etc., onde a ondulação origina grande turbulência, etc., criando riscos possivelmente muito altos para ovos e larvas planctónicos sem protecção.

O problema adquire uma nova dimensão quando se estuda cada uma das famílias que contém espécies no litoral rochoso, e se estuda a distribuição no seu seio de espécies com cuidados parentais.

De facto, verifica-se que todas as famílias com espécies no litoral rochoso, contêm tantas ou mais espécies com cuidados parentais fora deste *habitat*.

Concluimos portanto que os cuidados parentais não surgiram como adaptações às condições do litoral rochoso. A única conclusão que parece sólida consiste no facto de apesar dos cuidados parentais serem raros nos peixes marinhos, apenas as linhagens que possuíam cuidados parentais, foram capazes de colonizar o litoral rochoso.

Seja qual for a «utilidade» da presença de cuidados parentais no litoral rochoso, esses cuidados originaram-se antes da colonização e não como respostas adaptativas às condições locais.

Admitir o contrário implicaria uma hipótese muito menos parcimoniosa. Seria preciso admitir que todas as linhagens envolvidas tiveram ancestrais no *habitat* em consideração, que posteriormente os descendentes das formas litorais irradiaram para outros *habitats* onde conservaram o seu modo de reprodução a tal ponto, que as formas litorais se tornaram minoritárias, ou como acontece em alguns casos, mesmo excepcionais. Mais ainda, teríamos que admitir que esta sequência de acontecimentos se repetiu várias vezes, tantas quantas as linhagens diferentes em que surgiram cuidados parentais.

Como já referi, as espécies com cuidados parentais são minoritárias na maioria das famílias. Além disso, em algumas delas, a forma do corpo, o modo de locomoção, etc., indicam que mesmo as formas litorais são pouco especializadas e apresentam ainda traços típicos de peixes que vivem em *habitats* menos turbulentos onde a natação em água livre é possível.

Acresce a estes argumentos, que para algumas espécies, das mesmas famílias, a reprodução no litoral rochoso corresponde a uma pequena franja superior do *habitat* utilizado, sendo a maioria dos ninhos situados fora deste *habitat*. Estas espécies não deixam porém de exibir cuidados parentais.

Curiosamente, em alguns casos, a importância dos cuidados parentais para a sobrevivência dos ovos, parece menor em espécies litorais, quando se comparam com espécies aparentadas que vivem abaixo da zona das marés.

Por tudo o que referi acima, a hipótese de os cuidados parentais se terem originado em ancestrais litorais, parece extremamente implausível, pelo menos como trajectória mais frequente.

Ter-se-á ganho alguma coisa com este tipo de análise? Penso que a resposta é claramente afirmativa.

Este exemplo demonstra eloquentemente, que a associação entre um *habitat* e um conjunto de traços de comportamento, por muito forte que seja, não prova que esses caracteres evoluíram nesse *habitat*, como adaptação às condições ambientais.

No presente exemplo, as características comportamentais, a presença de cuidados parentais, deve em muitos casos ter uma origem anterior à colonização do litoral rochoso.

Vale a pena salientar que é possível testar esta hipótese perante histórias evolutivas concretas.

Poder-se-á de facto no futuro, realizar análises finas da filogenia de cada um dos taxon que colonizou o litoral e avaliar em que casos a origem dos cuidados parentais deve ser anterior ou ter surgido após a colonização. Por exemplo, embora em muitas faunas os blenídeos possam apresentar um número de espécies mais elevado no litoral do que em águas mais profundas, é altamente improvável que os cuidados parentais tenham surgido como resposta adaptativa às condições do litoral.

O mesmo tipo de cuidados parentais ocorre em mais quatro famílias estreitamente aparentadas com os blenídeos, embora não sejam predominantemente litorais. A não ser que uma análise filogenética detalhada nomeadamente com dados paleontológicos e moleculares, demonstre que os blenídeos ou formas muito afins, originaram as restantes linhagens, é mais parcimonioso admitir que a presença de cuidados parentais foi herdada pelos blenídeos dum ancestral ainda não especializado na ocupação do litoral.

O mesmo tipo de análise pode ser aplicada às demais linhagens que independentemente originaram espécies residentes na zona entre marés.

Se resolvemos um problema fizemos surgir outros. Se os cuidados parentais devem ser anteriores à colonização do litoral, por que razão quase todos os residentes neste *habitat* pertencem a famílias com cuidados parentais?

Pelo menos três alternativas são plausíveis: (1) «Filtragem»; (2) «Facilitação»; (3) «Associação Indirecta».

Na primeira hipótese, os cuidados parentais teriam permitido às linhagens que os possuíam reproduzir-se num ambiente adverso à reprodução de formas que não cuidam dos ovos. O ambiente teria actuado como um filtro, e os cuidados parentais seriam pré-condições para passar na «triagem». Nesta hipótese, a característica em causa embora não surgisse como resultado de selecção no *habitat* actual, seria no entanto importante para a reprodução nas condições impostas por ele. Já se mencionaram as dificuldades que aparentemente se opõem à produção de ovos planctónicos nas condições do litoral rochoso.

A segunda hipótese embora menos intuitiva, é logicamente possível. Ela consiste em admitir que seria a grande riqueza de locais de nidificação que teria sido explorada por alguns peixes com cuidados parentais e necessidade de cavidades para nidificar. A grande riqueza de cavidades e interstícios do litoral rochoso, assim como taxas de predação de ninhos mais baixas e/ou condições mais propícias ao desenvolvimento dos embriões, caberiam nesta hipótese. Os cuidados parentais em si não teriam constituído uma vantagem para a colonização destes *habitats*, mas, pelo contrário, seria a grande oferta de condições favoráveis à realização de cuidados parentais que teria enviezado a composição da fauna no sentido de uma predominância de formas com cuidados parentais no litoral.

Na terceira hipótese, os cuidados parentais não seriam particularmente favorecidos nem dificultados no litoral. Eles estariam no entanto associados a uma outra característica, essa sim importante no litoral. Está fora do âmbito deste trabalho discutir mais detalhadamente as várias alternativas.

A título de incentivo ao debate limitar-me-ei a expôr as razões que me levam a supor que a terceira hipótese, a menos intuitiva de todas me parece ser a mais provável.

Os peixes do litoral rochoso são em geral de dimensões reduzidas, alguns centímetros a poucas dezenas de centímetros.

Nos recifes de coral, Thresher (1984), demonstrou que os cuidados parentais ocorrem com muito mais frequência em espécies de pequenas dimensões, sendo raros em peixes com mais de 20cm de comprimento.

Isto significa que os peixes do litoral podem apresentar cuidados parentais por serem de pequenas dimensões. Nos *habitats* marinhos costeiros, o pequeno tamanho em espécies pouco móveis está fortemente associado à presença de cuidados parentais. Se esta interpretação se confirmar, seremos levados a outra nova questão: porquê esta correlação entre pequeno tamanho, mobilidade reduzida e cuidados parentais? Porque razão nas espécies maiores de *habitats* semelhantes os cuidados parentais parecem ser desfavorecidos?

Uma das pistas para responder a estas questões poderá estar no facto de uma redução do tamanho implicar uma redução da fecundidade (Miller, 1979). Além disso animais pequenos podem talvez guardar um ninho melhor do que grandes formas incapazes de manobrar em espaços reduzidos.

Se assim fosse, poderia estabelecer-se uma retroacção positiva entre cuidados parentais e redução de tamanho. Peixes pequenos teriam mais probabilidades de iniciar o processo de evolução de cuidados parentais. Estes, por sua vez, reduzindo a mortalidade dos embriões, permitiriam a evolução de tamanhos ainda menores, capazes de explorar recursos inacessíveis a grandes peixes.

Nas grandes formas, pelo contrário, a fecundidade seria suficiente para viabilizar outra

estratégia. Dispersar larvas em grandes números permitiria evitar a competição entre parentes próximos no mesmo recife, poderia permitir a exploração de «vagas», áreas menos densamente povoadas, e/ou distribuir por muitos descendentes os riscos de mortalidade local maciça, que parece ocorrer aleatoriamente quando os temporais atingem um recife (Barlow, 1981).

É por demais evidente que mergulhámos desde há muitos parágrafos, num terreno pleno de conjecturas, questões em aberto e tentei sublinhar claramente este aspecto ao longo do texto.

Alonguei-me nestas considerações, apenas para demonstrar a extrema riqueza de perspectivas que se oferece a uma abordagem integrativa, simultaneamente filogenética e ecológica. Deste vaivém entre a biologia dos taxa que ocorrem num dado conjunto de biótopos e o exame dos problemas ecológicos que se lhes deparam, resulta a resolução de alguns problemas e a descoberta de novas questões num processo que enriquece progressivamente o âmbito da análise.

A primeira conclusão de ordem geral que sobressai deste exemplo, é a necessidade absoluta de não confundir as condições em que uma adaptação surgiu, e as pressões selectivas que mantêm um dado traço na actualidade, frequentemente em *habitats* diferentes dos *habitats* em que o traço se originou.

A segunda conclusão diz respeito à forma de interpretar os dados comparativos em ecologia comportamental.

Uma correlação entre um traço e um tipo de *habitat*, não esclarece automaticamente se esse traço é adaptativo ou o modo pelo qual a sua função se concretiza.

Uma correlação deste tipo, indica essencialmente que encontrámos uma nova área, um novo problema a investigar.

Finalmente, uma outra conclusão refere-se à importância potencial de caracteres que actuaram como pré-condições para a penetração num *habitat*, em vez de serem adaptações a ele.

Será este conjunto de conclusões um ataque ao programa adaptacionista?

Creio sinceramente que a resposta é «não, bem pelo contrário!».

A melhor forma de enriquecer a nossa compreensão da selecção natural e todas as suas potencialidades, é evitar o simplismo e colocar os problemas num quadro biológico mais realista e concreto.

Mayr (1988) referindo-se ao panorama da biologia evolutiva posterior à «Teoria Sintética», chamou a atenção para a necessidade de ter em conta a «pluralidade» dos processos evolutivos e a multiplicidade da sua determinação causal. Insistiu igualmente na necessidade de não perder de vista o fenótipo total, na multiplicidade das suas interacções interiores e com o meio, como o alvo da selecção.

Do mesmo modo que falar de deriva genética em nada invalida o papel específico da selecção, também a consideração das vicissitudes da história de um taxon e de muitos traços terem revelado potencialidades úteis «pré-adaptativas» fora do contexto em que a selecção primeiro os favoreceu, contribui para melhor compreender o processo evolutivo e a forma como a selecção nele opera.

O mesmo autor (Mayr, 1988) refere o facto de a filogenia ter grande tradição na biologia alemã, a mesma biologia que tantos contributos trouxe à história da etologia. Nos países de língua inglesa, existia uma tradição muito forte em que se procurava inferir a presença de adaptações do estudo dos organismos actuais.

Estas diferenças de tradição marcam muito claramente a diferença entre a abordagem da etologia clássica e da ecologia comportamental (uma disciplina nascida da tradição anglo-saxónica).

Arriscar-me-ei a afirmar que o futuro da biologia evolutiva do comportamento, irá envolver uma «nova síntese», em que aprenderemos cada vez melhor a cruzar a análise ecológica, com a reconstituição filogenética.

As novas metodologias aplicáveis à análise de caracteres e o estabelecimento de grupos monofiléticos, bem como as novas técnicas moleculares e os avanços da paleontologia, serão certamente ferramentas importantes neste processo, porque tornam a reconstrução da história, mais rigorosa e credível.

BIBLIOGRAFIA

- Alcock, J. (1989). *Animal Behavior: an evolutionary approach*. Massachusetts: Sinauer.
- Almada, V.C. (1990). *Etologia da Reprodução e Cuidados Parentais nos Peixes Ósseos — Contributos para uma análise filogenética e ecológica*. Dissertação de Doutoramento. Lisboa: Universidade de Lisboa.
- Atz, W. (1970). The application of the idea of homology to behavior. In *Development and evolution of behavior* (L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman & J.S. Rosenblatt, Eds.), pp. 53-74. San Francisco: W.H. Freeman & Co.
- Barlow, G.W. (1981). Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6(1): 65-85.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Dawkins, M.S. (1986). *Unravelling animal behaviour*. London: Longman.
- Huntingford, F. (1984). *The study of animal behaviour*. London: Chapman & Hall.
- Mayr, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Miller, P.J. (1979). Adaptiveness and implications of small size in teleosts. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44: 263-306.
- Parzefall, J. (1986). Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. In *The Behaviour of teleost fishes* (T.J. Pitcher, Ed.), pp. 433-458. London: Croom Helm.
- Thresher, R.E. (1984). *Reproduction in reef fishes*. Neptune City: T.F.H. Publications.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410-433.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G.J., Feeks, F. Houghton, J.C.V., Kruuk, H. & Szulc, E. (1962). Eggshell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.: a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, 19: 74-118.
- Wynne-Edwards, V.C. (1962). *Animal dispersal in relation to social behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

RESUMO

Neste trabalho discutem-se algumas relações entre as abordagens ecológica e filogenética do comportamento, insistindo sobre a necessidade de encarar ambos de forma integrada. Para a ecologia comportamental, o conhecimento da história evolutiva de um taxon ajuda a esclarecer os constrangimentos que limitam a formação de novas adaptações e torna possível distinguir traços novos que surgiram como respostas adaptativas a um novo ambiente, daqueles que existiam antes da colonização do biótopo actual. Para a filogenia dos comportamentos, a consideração das condições ecológicas em que ocorreu uma transformação evolutiva permite esclarecer as pressões que favorecem as mudanças observadas. Muitas vezes, esta integração é deficiente por falta de informações, mas há casos em que existem dados, e cujo estudo pode proporcionar métodos e princípios úteis. Algumas transformações microevolutivas nas quais a forma ancestral ainda existe permitem estudar as continuidades e mudanças entre formas ancestrais e derivadas. O estudo de linhagens nas quais, de forma independente, uma minoria de espécies colonizou um novo ambiente, permite identificar, além das transformações convergentes impostas pelo ambiente, traços anteriores à colonização que facilitam a penetração no novo biótopo, revelando os contrastes nos modos pelos quais as diferentes linhagens resolvem problemas semelhantes, dadas as suas diferenças de organização.

Palavras-chave: Filogenia, Ecologia, Comportamento, Método comparativo.

ABSTRACT

In this paper the need for an integrated approach taking into account the ecological and phylogenetic information in comparative studies of behaviour is emphasized. For behavioural ecology the knowledge of the phylogeny helps to identify the constraints limiting the formation of new adaptations and to differentiate between new traits that evolved as responses to new selective pressures and those that existed prior to colonizing a new habitat. For phylogeny, information on ecological circumstances in which an evolutionary transformation occurred helps to clarify the pressures favouring the observed changes. Although this integration is not often attempted due to the lack of adequate data, there are cases when it is feasible, and which can generate useful methods and principles. Some microevolutionary transformations in which the ancestral form is extant allow the study of continuities and changes between the ancestral and derived forms. The study of lineages in which a minority of species independently colonized a new habitat helps to identify, beyond the convergent adaptations imposed by the new environment, ancestral features which facilitated the penetration into the new habitat, and reveals the solutions found by different lineages, given their initial differences in organization.

Key words: Phylogeny, Ecology, Behaviour, Comparative method.