



*As quatro perguntas
de Tinbergen*

As quatro perguntas de Tinbergen

- **Ecologia comportamental** é o estudo das bases evolutivas para o comportamento animal em respostas a pressões ecológicas
- A ecologia comportamental surgiu da etologia depois que Niko Tinbergen delineou quatro questões a serem abordadas ao estudar comportamento animal

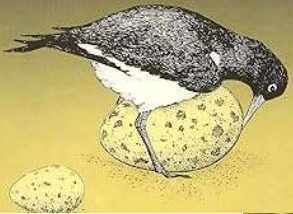
ETOLOGIA  ECOLOGIA
COMPORTAMENTAL

As quatro perguntas de Tinbergen

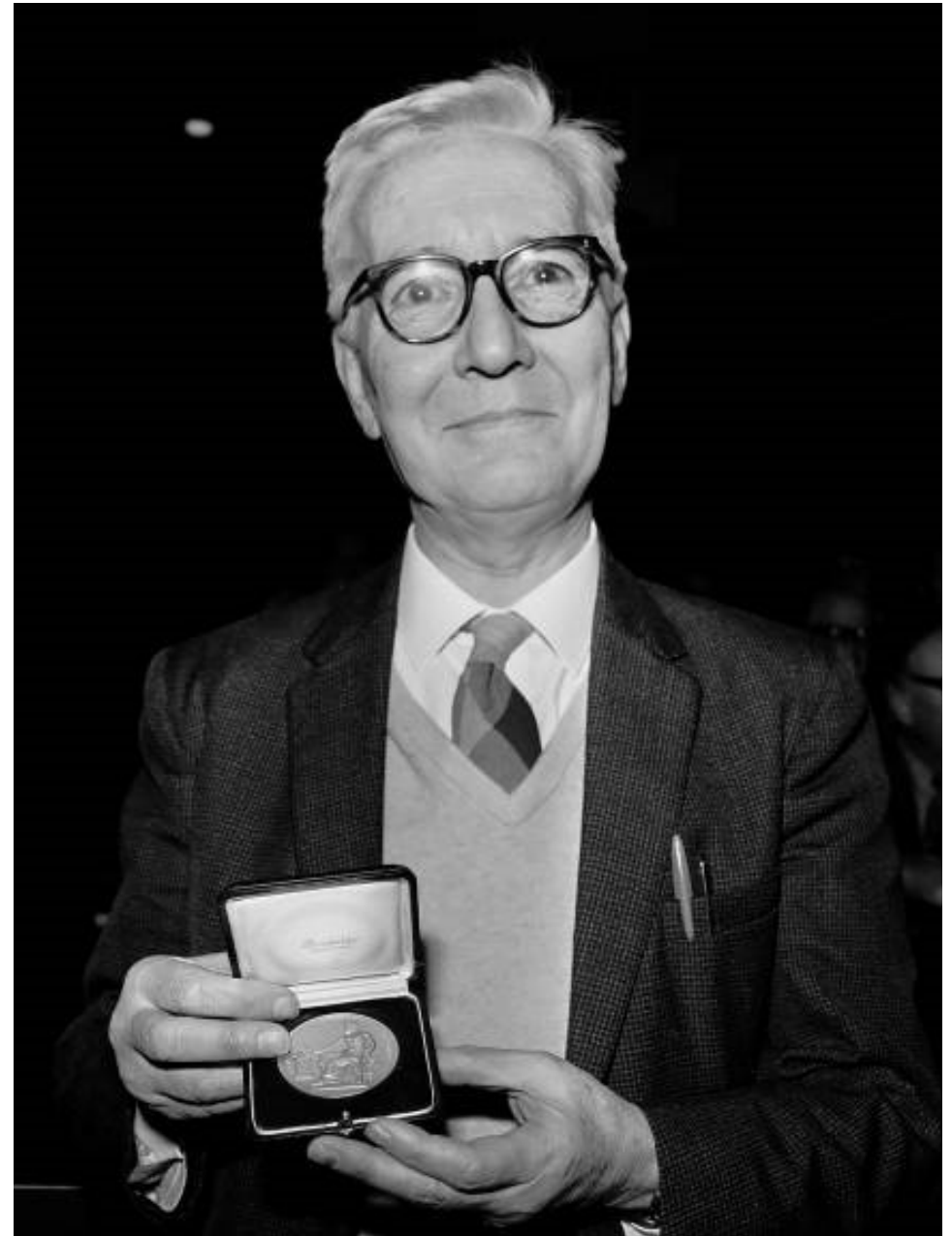
 Nikolaas Tinbergen
(1907-1988)

Nikolaas Tinbergen

The Study of
INSTINCT



Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina
de 1973 (juntamente com Karl von Frisch &
Konrad Lorenz)

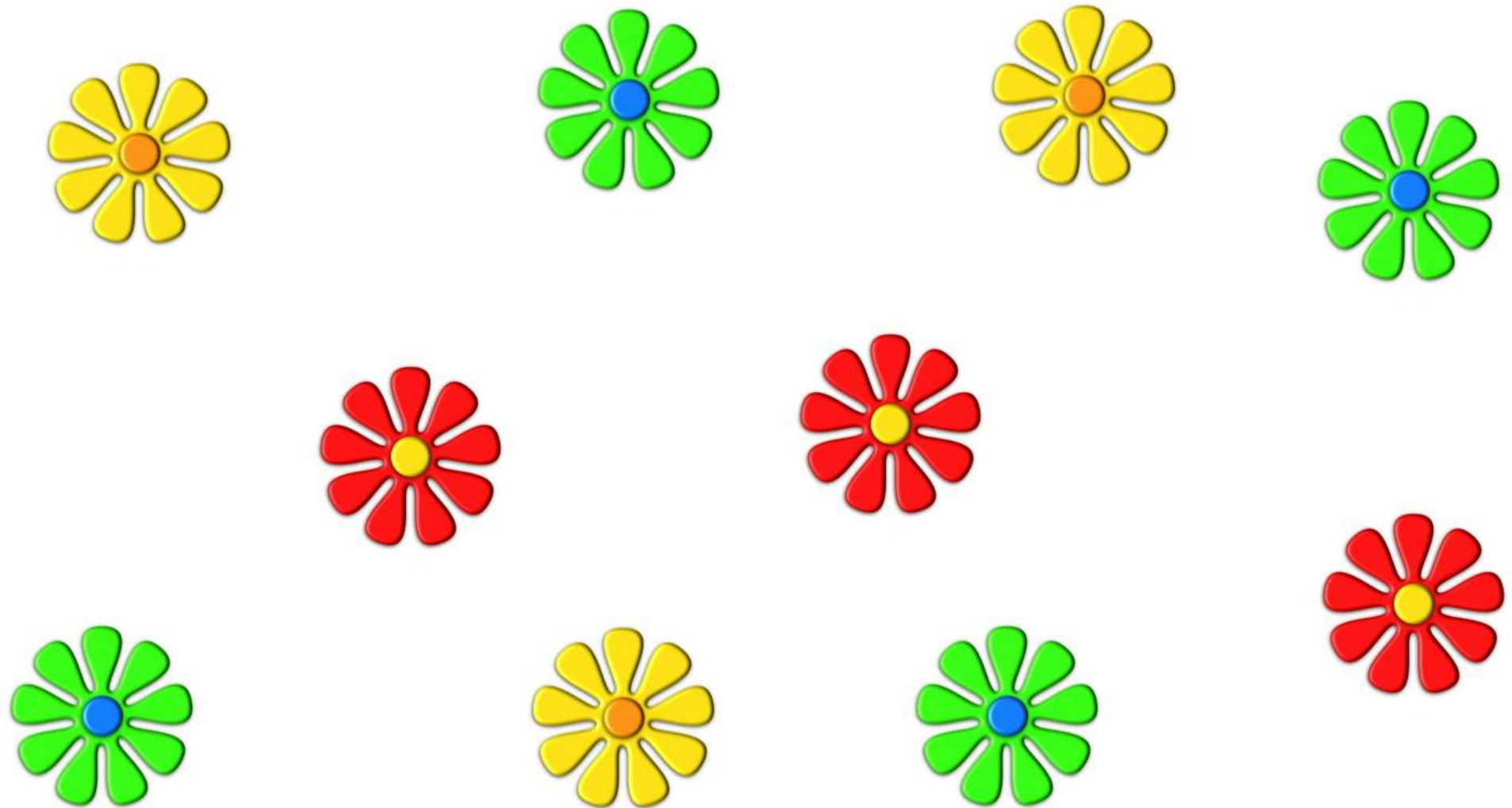


As quatro perguntas de Tinbergen

| | | Perspectiva temporal | |
|--------------------|---|--|--|
| | | Dinâmica (Explicação em termos de seqüência histórica) | Estática (Explicação em termos da função atual) |
| Tipos de abordagem | Proximal Como uma determinada característica funciona | Ontogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos | Mecanismo Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico |
| | Evolutiva Por que uma determinada característica evoluiu | Filogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado | Adaptação Como uma determinada característica aumenta as chances de sobrevivência e reprodução dos indivíduos |

-  **Ontogenia**
-  **Mecanismo**
-  **Filogenia**
-  **Adaptação**

Um exemplo com constância floral



Um exemplo com constância floral

Por que as operárias da abelha do mel exibem comportamento de constância floral?

ABORDAGEM PROXIMAL

Ontogenia: Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos

Hipótese da especialização: As operárias se especializam nas flores que visitam nas suas primeiras viagens de forrageio fora da colônia

Mecanismo: Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico

Hipótese da limitação de memória: O custo de memorizar muitos tipos florais é muito alto

Um exemplo com constância floral

Por que as operárias da abelha do mel exibem comportamento de constância floral?

ABORDAGEM EVOLUTIVA

Filogenia: Como uma determinada característica surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado

Hipótese da inércia: As operárias se especializam nas flores, pois este comportamento está presente em todas as espécies do gênero *Apis*

Adaptação: Como uma determinada característica aumenta as chances de sobrevivência e reprodução dos indivíduos

Hipótese da eficiência de forrageio: A especialização aumenta a eficiência de coleta de recursos, aumentando assim a produtividade da colônia

Tinbergen's four questions: an appreciation and an update

Patrick Bateson^{1*} and Kevin N. Laland^{2*}

This year is the 50th anniversary of Tinbergen's (1963) article 'On aims and methods of ethology', where he first outlined the four 'major problems of biology'. **The classification of the four problems, or questions, is one of Tinbergen's most enduring legacies, and it remains as valuable today as 50 years ago in highlighting the value of a comprehensive, multifaceted understanding of a characteristic, with answers to each question providing complementary insights.** Nonetheless, much has changed in the intervening years, and new data call for a more nuanced application of Tinbergen's framework. The anniversary would seem a suitable opportunity to reflect on the four questions and evaluate the scientific work that they encourage.

Abordagem proximal de Tinbergen

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

| Tipos de abordagem | Perspectiva temporal | |
|---|--|--|
| | Dinâmica (Explicação em termos de seqüência histórica) | Estática (Explicação em termos da função atual) |
| Proximal Como uma determinada característica funciona | Ontogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos | Mecanismo Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico |

Um exemplo com efeito da audiência

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?



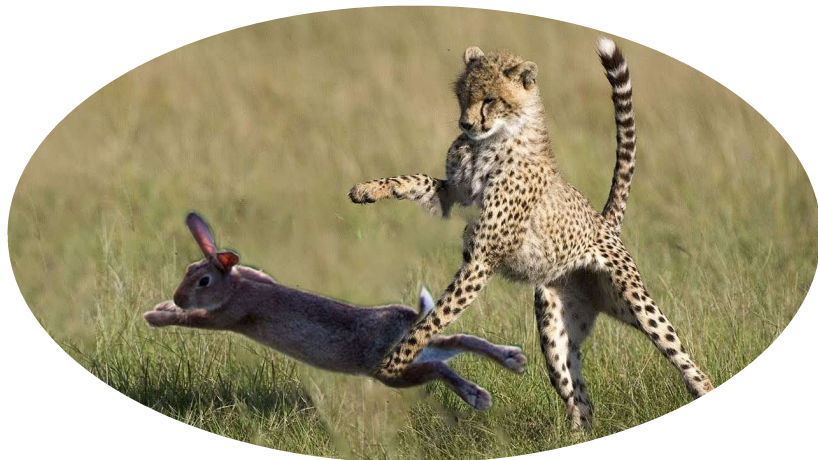
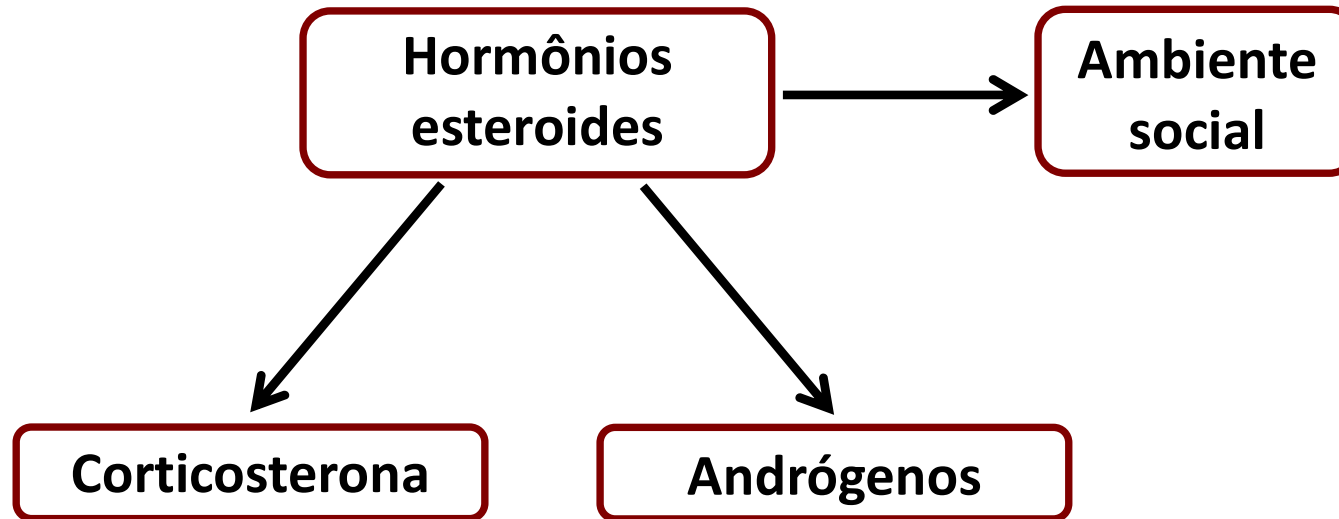
Um exemplo com efeito da audiência

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

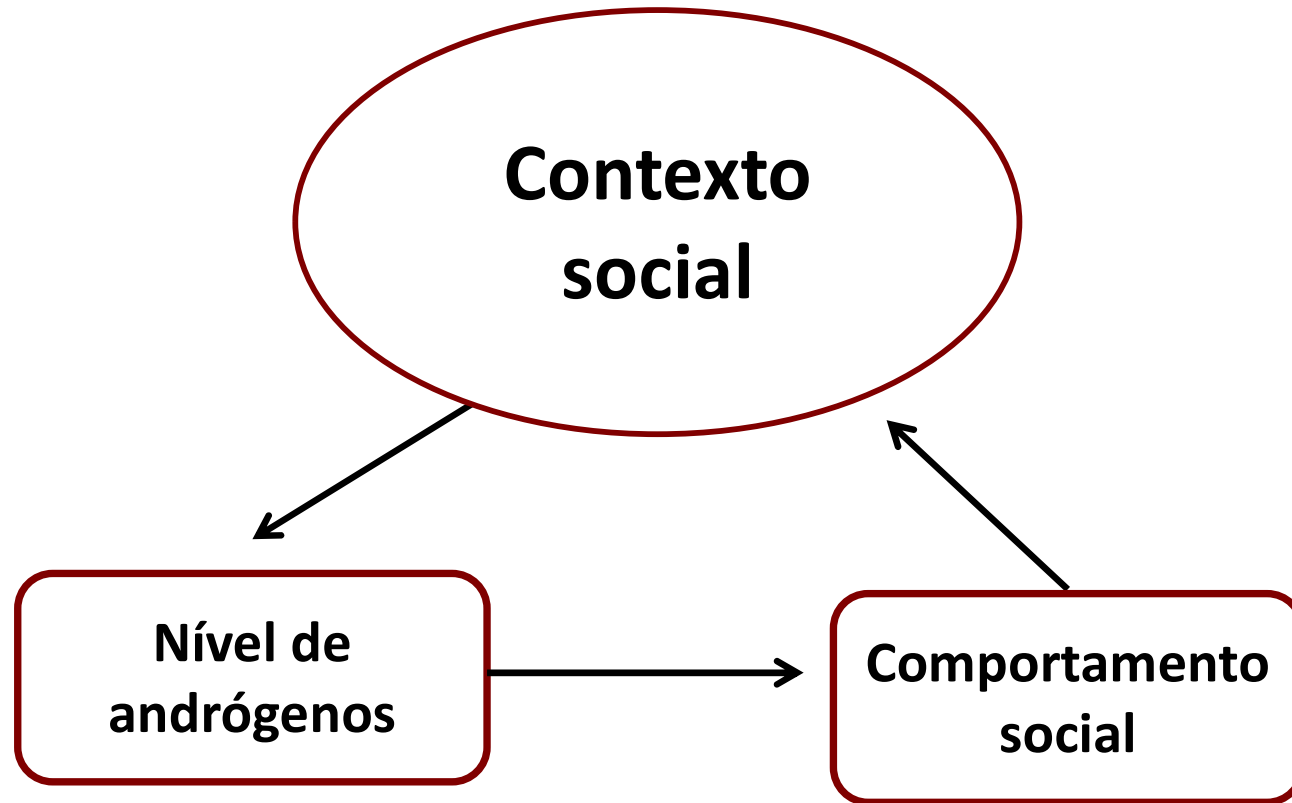
Mecanismo: Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico

Hipótese: Machos que observam outros machos brigarem ficam mais motivados a brigarem e isso pode aumentar as chances deles ganharem uma briga

Efeito da audiência: mecanismo



Efeito da audiência: mecanismo



Um exemplo com efeito da audiência

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

Mecanismo: Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico

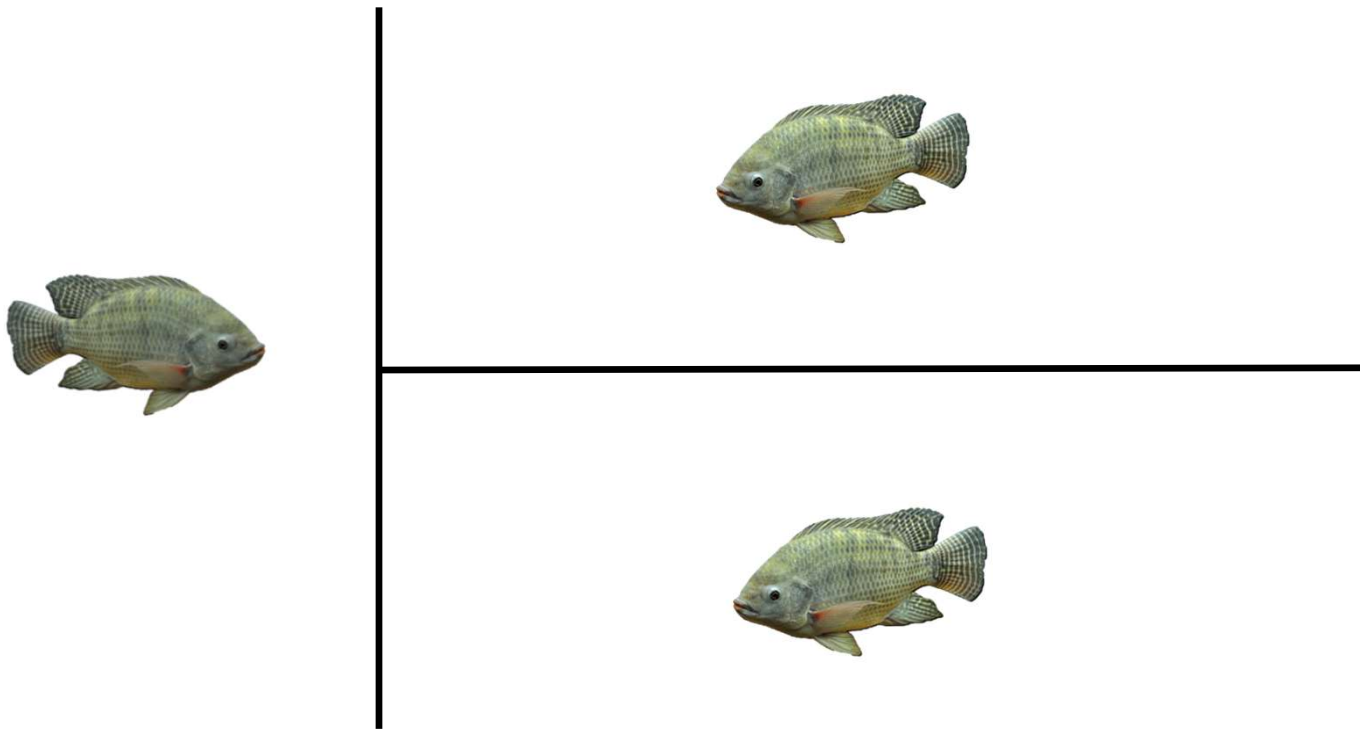
Hipótese: Machos que observam outros machos brigarem ficam mais motivados a brigarem e isso pode aumentar as chances deles ganharem uma briga

COMO TESTAR?



Efeito da audiência: mecanismo

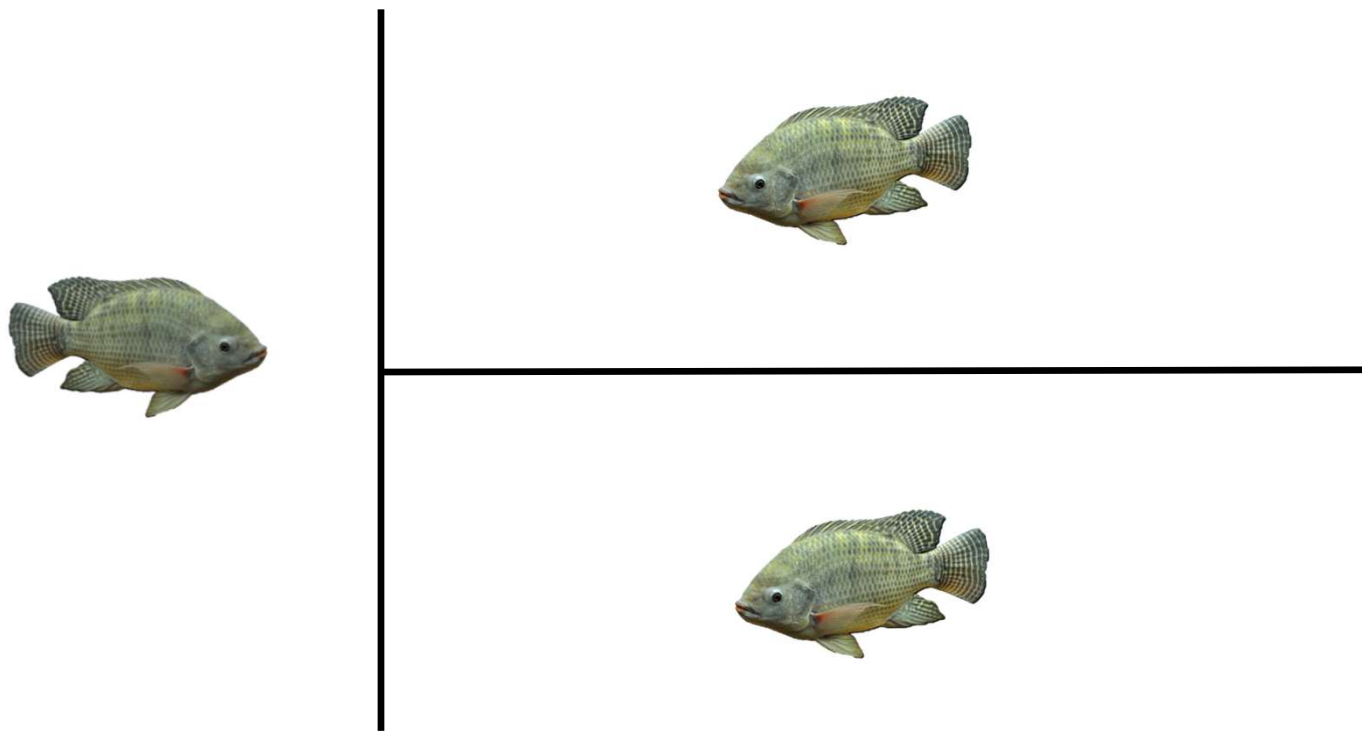
EXPERIMENTO EM LABORATÓRIO



Espelho unilateral

Efeito da audiência: mecanismo

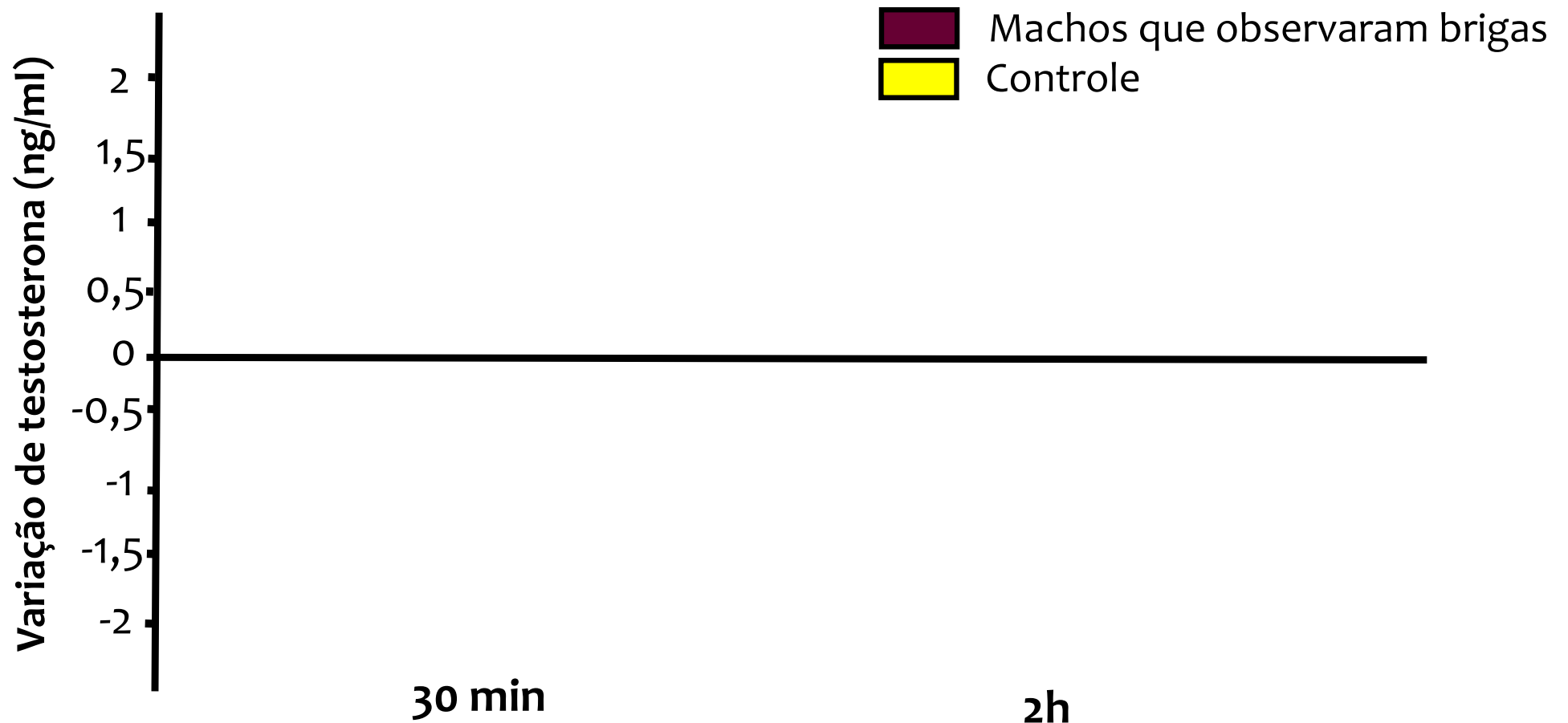
EXPERIMENTO EM LABORATÓRIO



Espelho unilateral

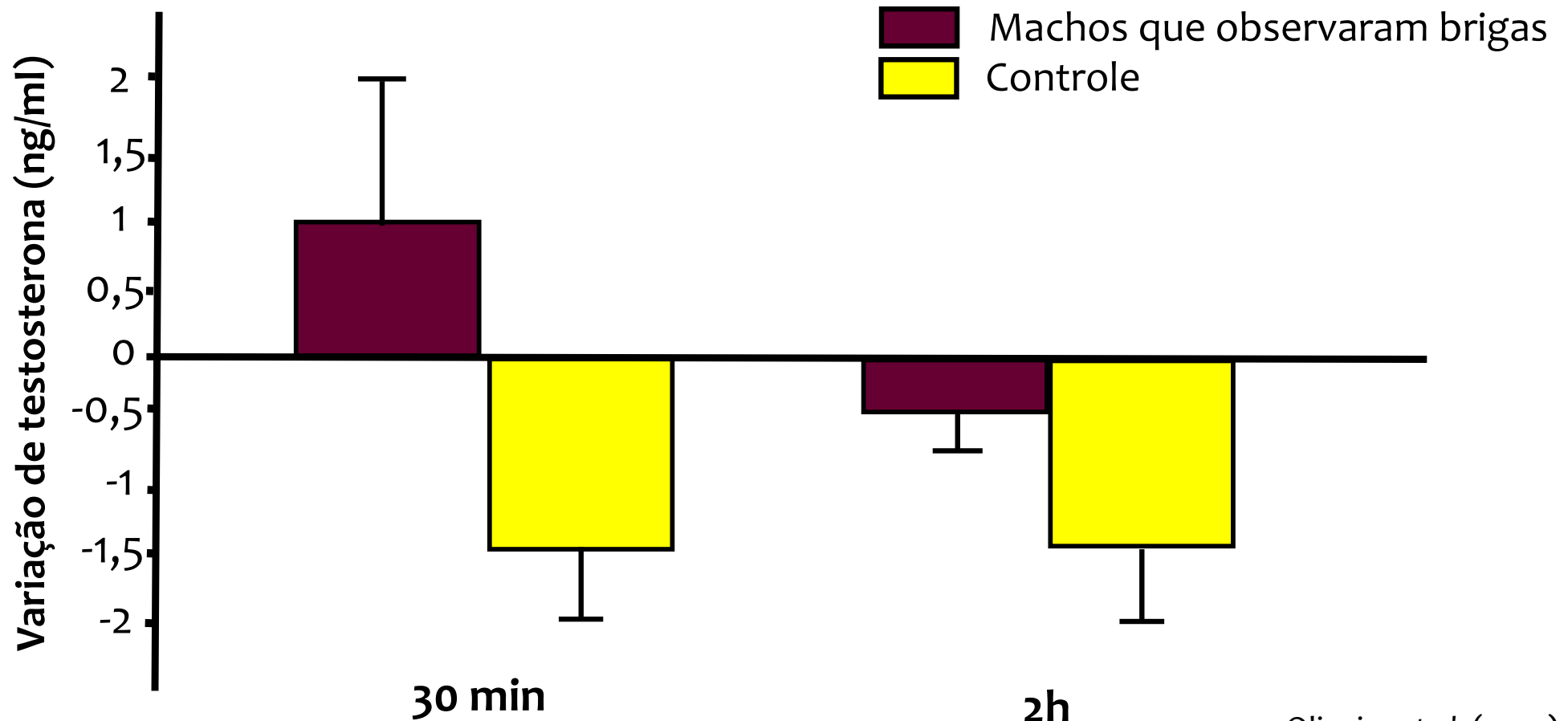
Efeito da audiência: mecanismo

Machos que assistiram à brigas tiveram níveis mais elevados de Testosterona



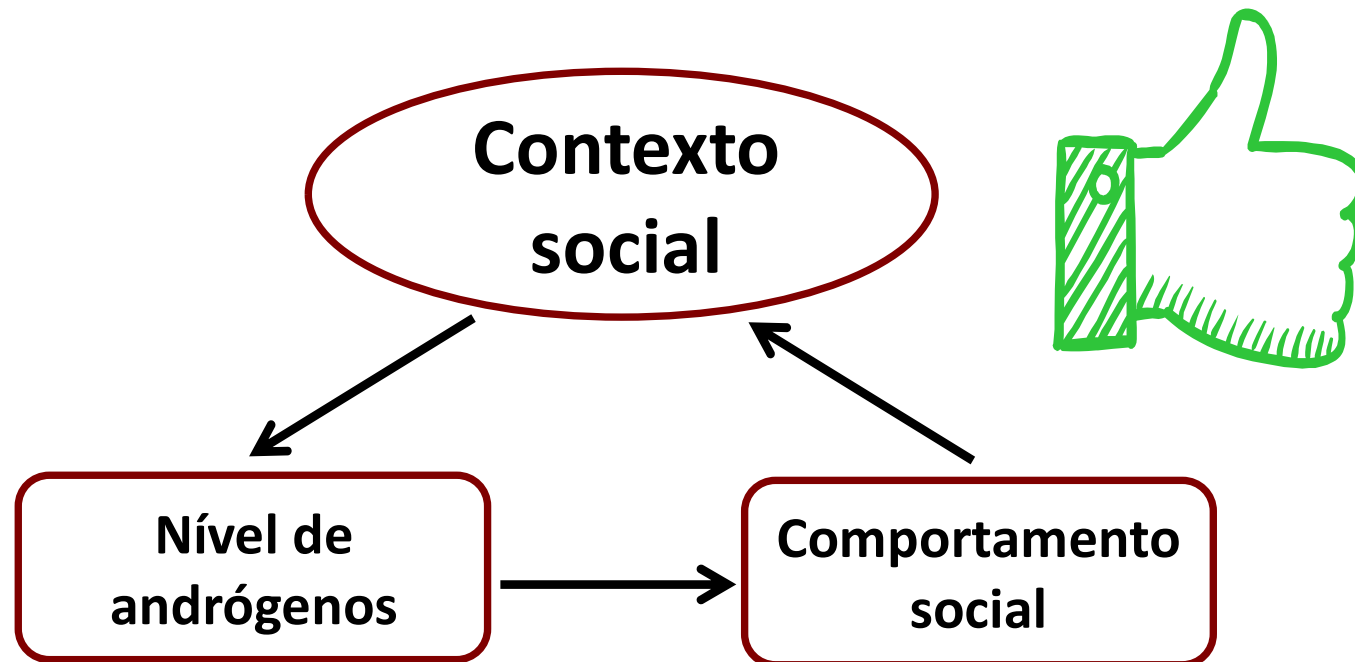
Efeito da audiência: mecanismo

Machos que assistiram à brigas tiveram níveis mais elevados de Testosterona



Efeito da audiência: mecanismo

- Os animais utilizam informações de experiências anteriores para ajustar o seu comportamento em situações sociais subsequentes
- Estudos recentes mostraram que animais espectadores tem uma maior probabilidade de vencerem sua próxima briga



Efeito da audiência: mecanismo

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

Mecanismo: Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico

Hipótese: Machos que observam outros machos brigarem ficam mais motivados a brigarem e isso pode aumentar as chances deles ganharem uma briga



Efeito da audiência: ontogenia

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

| Tipos de abordagem | Perspectiva temporal | |
|---|--|--|
| | Dinâmica (Explicação em termos de seqüência histórica) | Estática (Explicação em termos da função atual) |
| Proximal Como uma determinada característica funciona | Ontogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos | Mecanismo Como uma determinada característica é regulada no nível genético, bioquímico, fisiológico ou anatômico |

Efeito da audiência: ontogenia

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

Ontogenia: Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos

Hipótese: Machos podem desenvolver mecanismos de aprendizagem associativas que lhes permitem ativar uma resposta androgênica antecipatória a sinais ambientais que sinalizam um desafio social iminente

Efeito da audiência: ontogenia

1

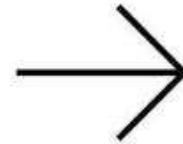
COMIDA (EI)



Efeito da audiência: ontogenia

1

COMIDA (EI)



SALIVAÇÃO (RI)

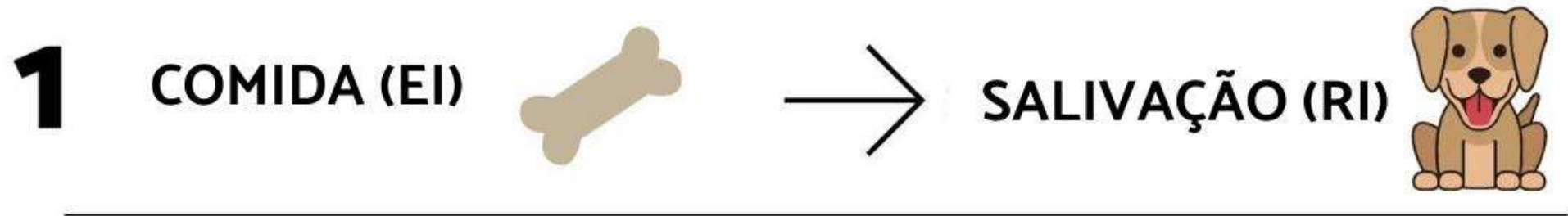


2

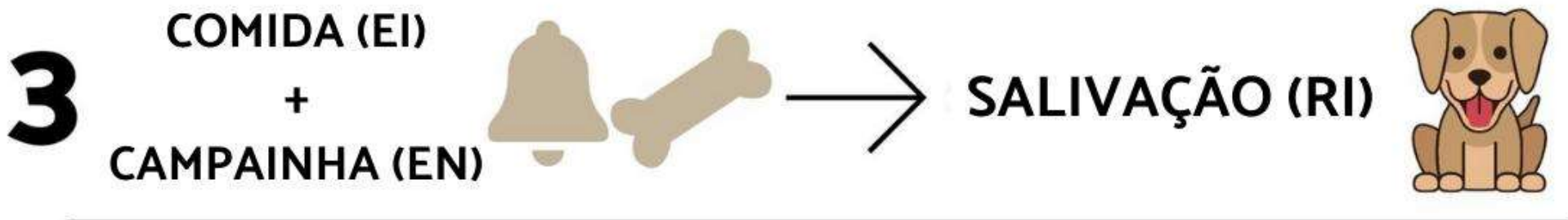
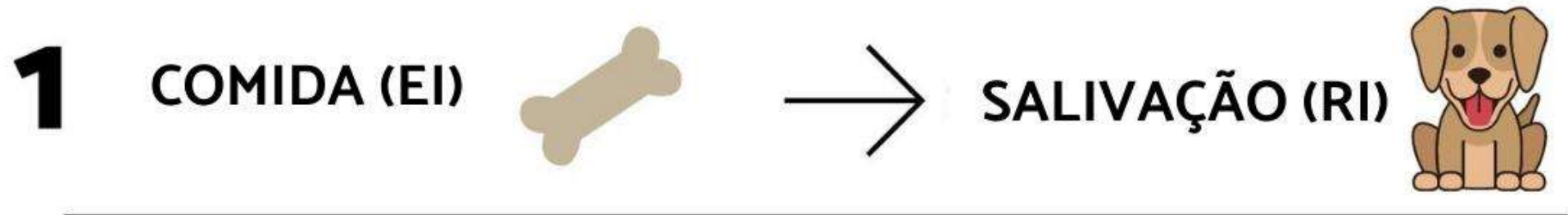
CAMPAINHA
(EN)



Efeito da audiência: ontogenia



Efeito da audiência: ontogenia



Efeito da audiência: ontogenia

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

Ontogenia: Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos

Hipótese: Machos podem desenvolver mecanismos de aprendizagem associativas que lhes permitem ativar uma resposta androgênica antecipatória a sinais ambientais que sinalizam um desafio social iminente

COMO TESTAR?



Efeito da audiência: ontogenia

EXPERIMENTO EM LABORATÓRIO

Treinamento (8 semanas)

Grupo intrusos reais



Grupo condicionado



Grupo não condicionado

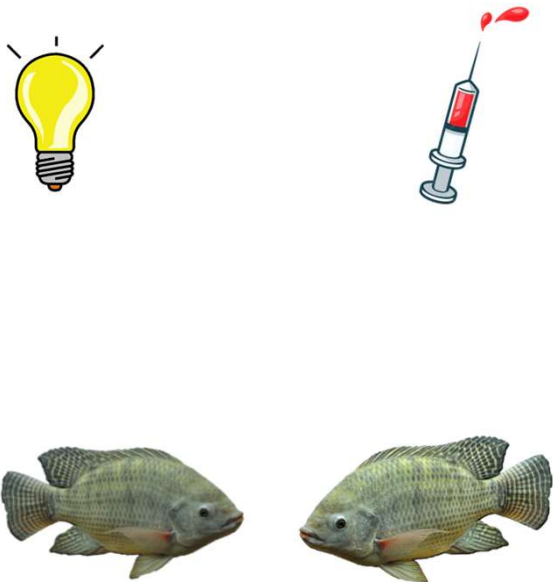


Efeito da audiência: ontogenia

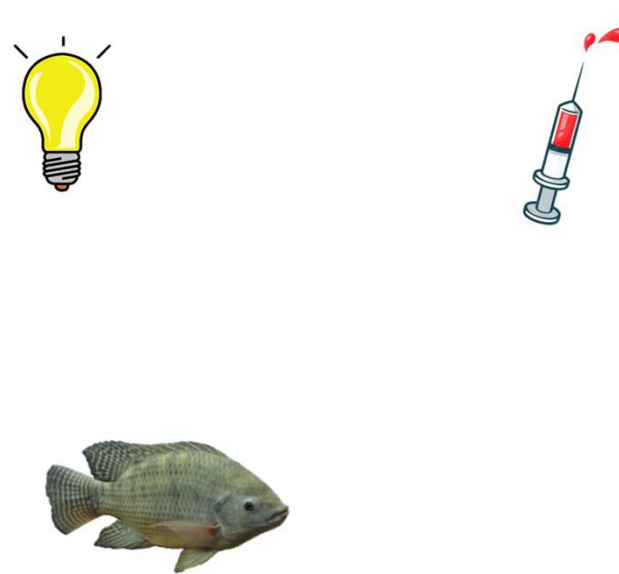
EXPERIMENTO EM LABORATÓRIO

Teste

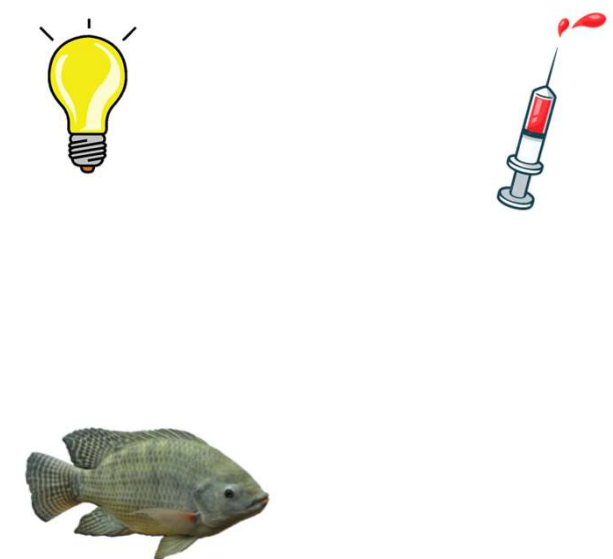
Grupo intrusos reais



Grupo condicionado

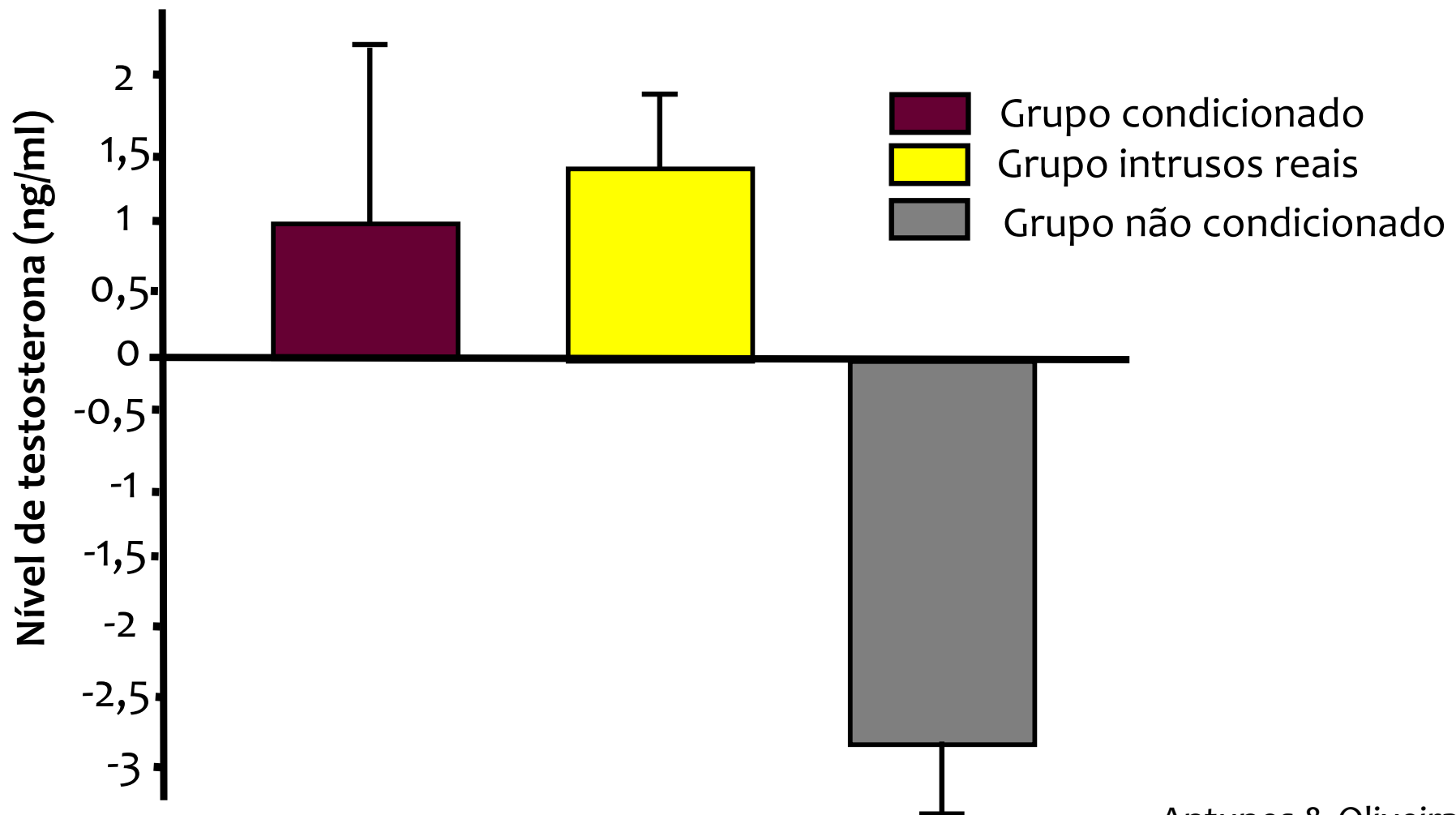


Grupo não condicionado



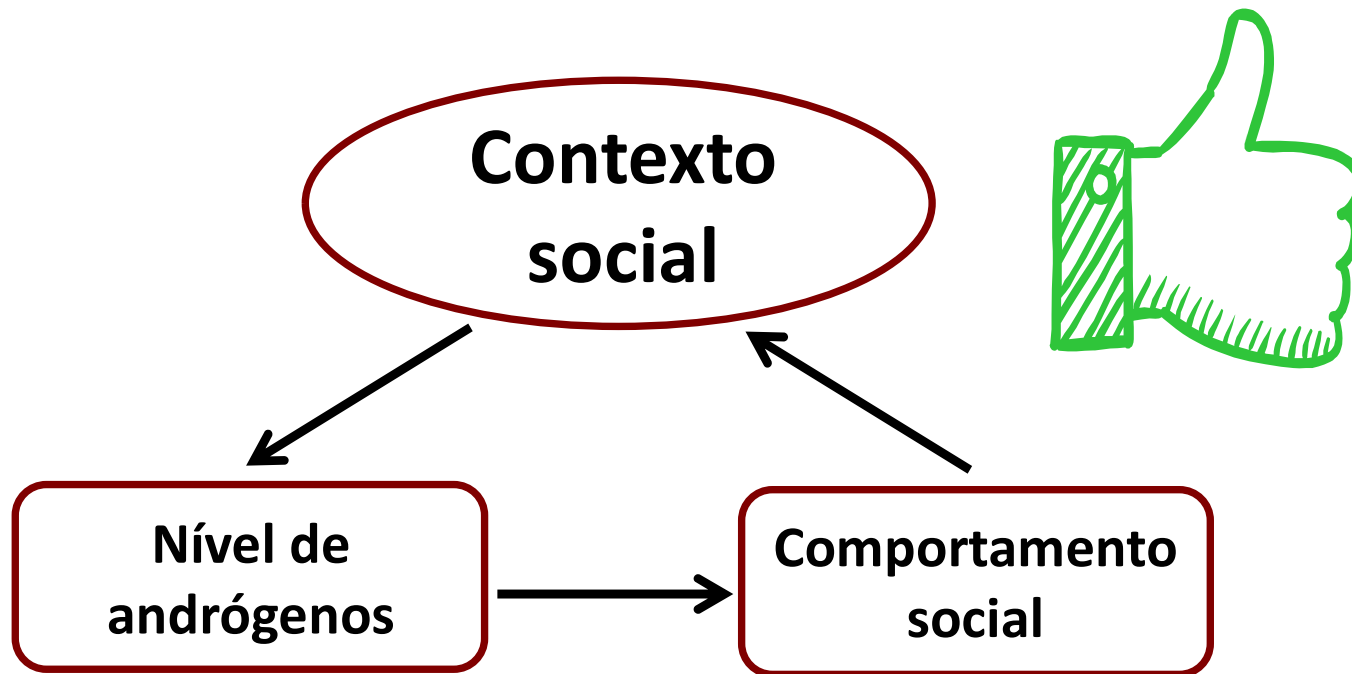
Efeito da audiência: ontogenia

O condicionamento clássico resulta no aumento antecipatório nos níveis de testosterona



Efeito da audiência: ontogenia

- Os níveis de andrógenos podem ser condicionados em ambas as direções, aumentando a motivação agonística na iminência de um desafio e relaxando a defesa em períodos socialmente estáveis



Efeito da audiência: ontogenia

Por que em algumas espécies os machos observam outros machos brigarem?

Ontogenia: Como uma determinada característica surge ou muda ao longo do desenvolvimento dos indivíduos

Hipótese: Machos podem desenvolver mecanismos de aprendizagem associativas que lhes permitem ativar uma resposta androgênica antecipatória a sinais ambientais que sinalizam um desafio social iminente



Abordagem evolutiva de Tinbergen

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

| Tipos de abordagem | Perspectiva temporal | |
|--|--|---|
| | Dinâmica (Explicação em termos de seqüência histórica) | Estática (Explicação em termos da função atual) |
| Evolutiva Por que uma determinada característica evoluiu | Filogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado | Adaptação Como uma determinada característica aumenta as chances de sobrevivência e reprodução dos indivíduos |

Um exemplo com cuidado parental

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?



Um exemplo com cuidado parental

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

Adaptação: Como um comportamento aumenta as chances de sobrevivência e reprodução de um indivíduo

Hipótese: O cuidado à prole aumenta a sobrevivência da prole e, portanto, o sucesso reprodutivo das fêmeas

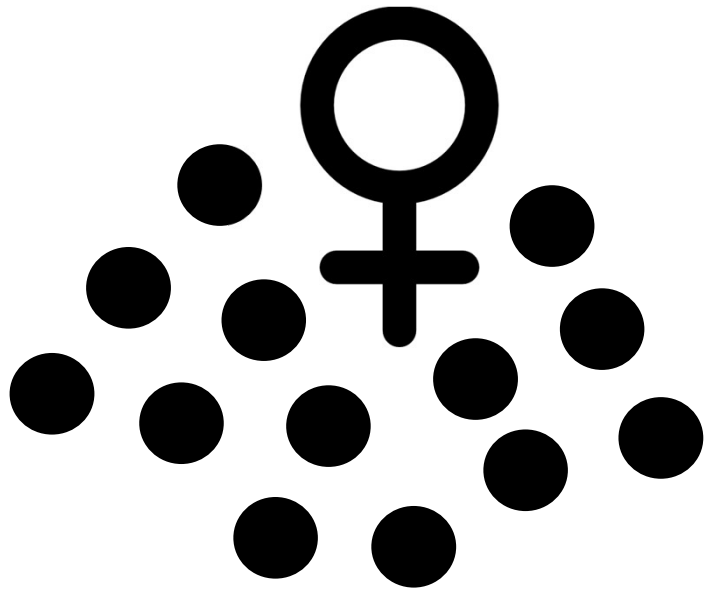
COMO TESTAR? 

Cuidado parental: adaptação

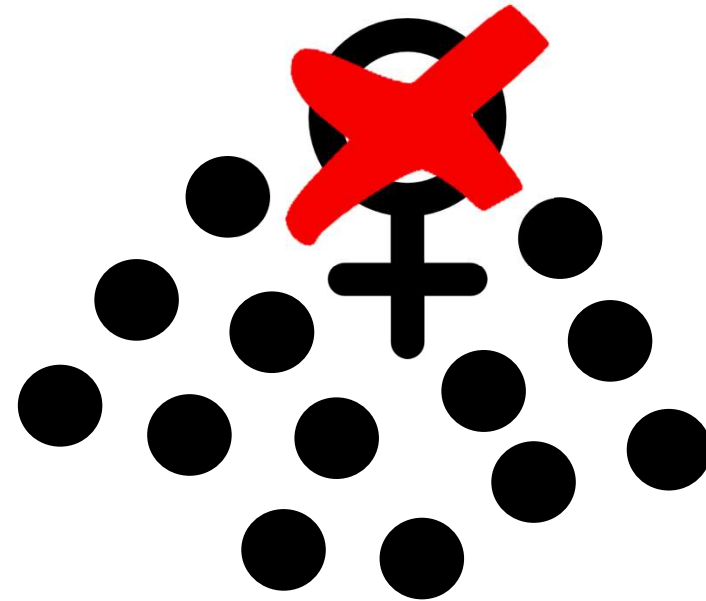


Cuidado parental: adaptação

EXPERIMENTO EM CAMPO



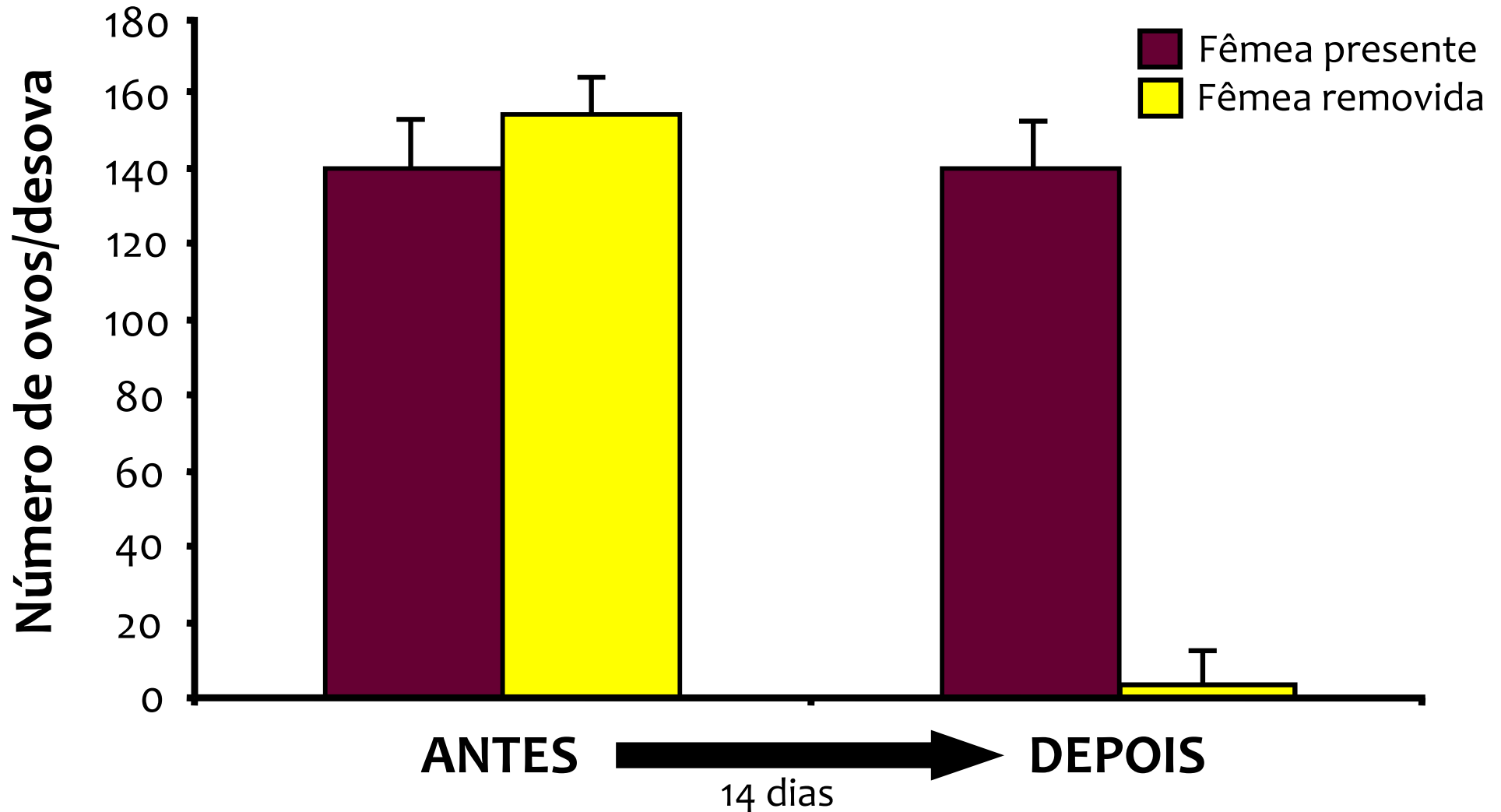
FÊMEA PRESENTE



FÊMEA REMOVIDA

Cuidado parental: adaptação

O cuidado maternal aumenta a sobrevivência dos ovos



Cuidado parental: adaptação

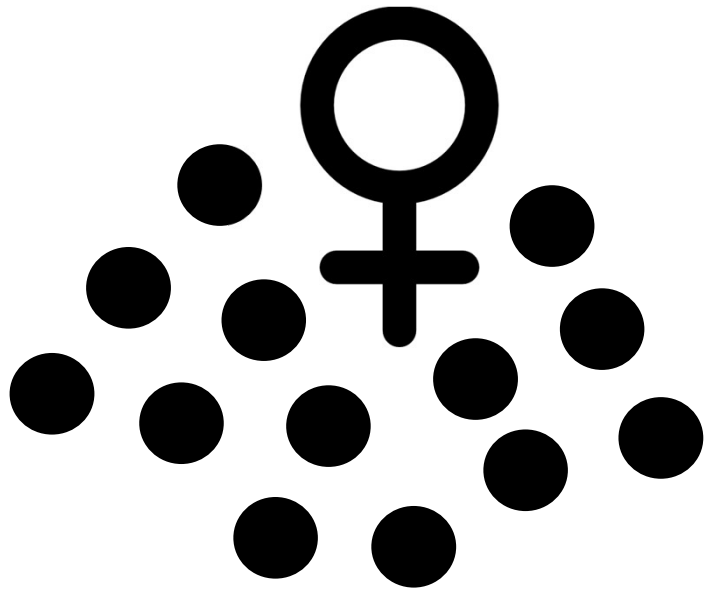


Cuidado parental: adaptação

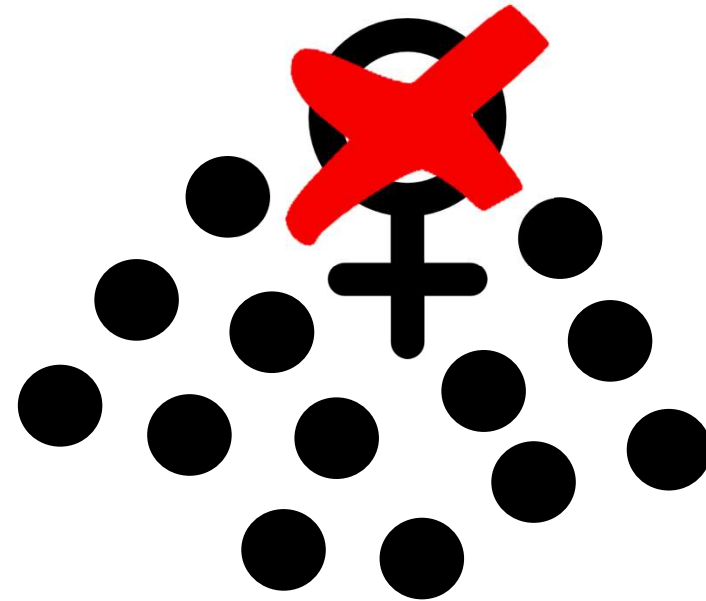


Cuidado parental: adaptação

EXPERIMENTO EM CAMPO



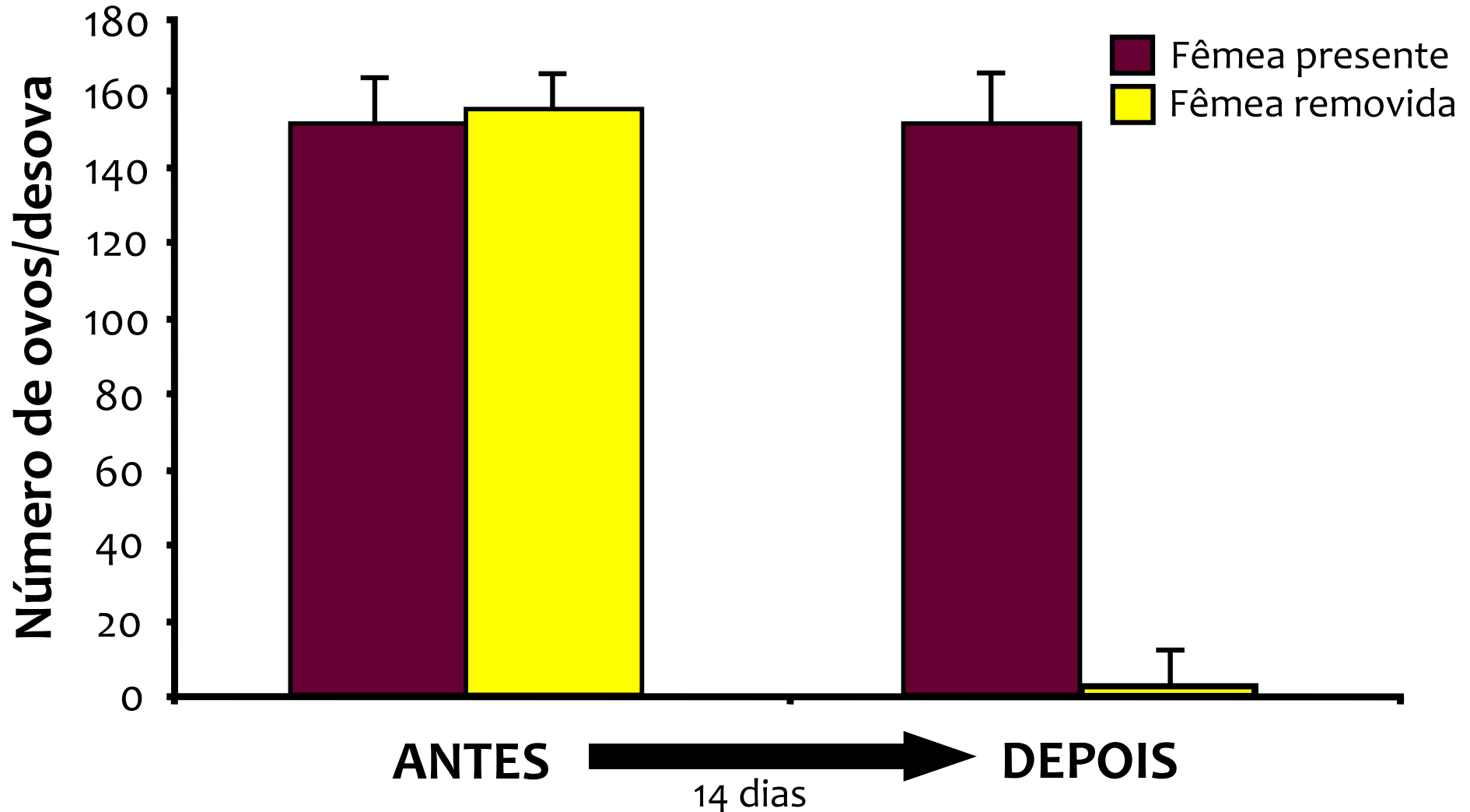
FÊMEA PRESENTE



FÊMEA REMOVIDA

Cuidado parental: adaptação

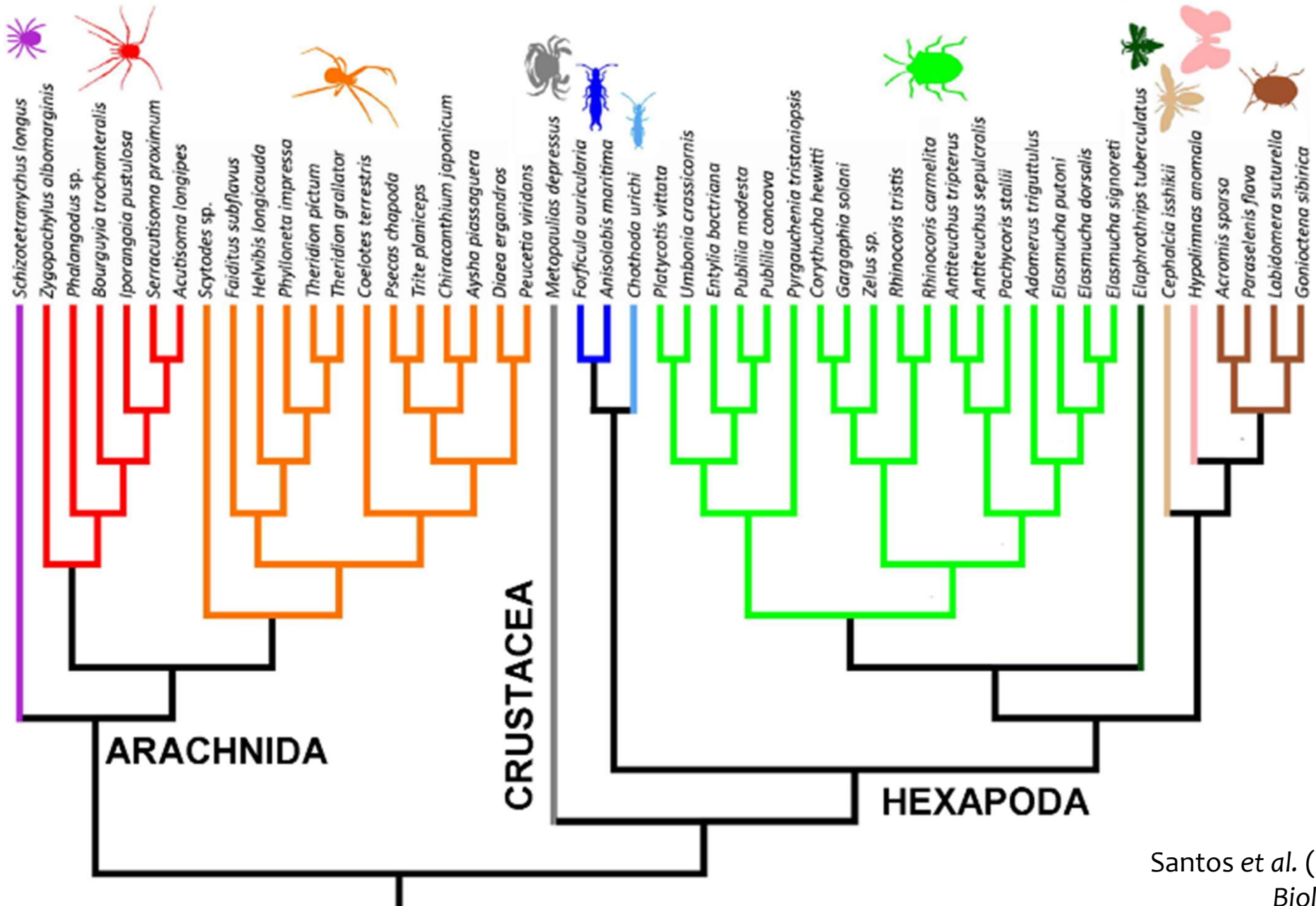
O cuidado maternal aumenta a sobrevivência dos ovos



Cuidado parental: adaptação



Cuidado parental: adaptação



Cuidado parental: adaptação

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

Adaptação: Como um comportamento aumenta as chances de sobrevivência e reprodução de um indivíduo

Hipótese: O cuidado a prole aumenta a sobrevivência da prole e, portanto, o sucesso reprodutivo das fêmeas



Cuidado parental: filogenia

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

| Tipos de abordagem | Perspectiva temporal | |
|--|--|---|
| | Dinâmica (Explicação em termos de seqüência histórica) | Estática (Explicação em termos da função atual) |
| Evolutiva Por que uma determinada característica evoluiu | Filogenia Como uma determinada característica surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado | Adaptação Como uma determinada característica aumenta as chances de sobrevivência e reprodução dos indivíduos |

Cuidado parental: filogenia

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

Filogenia: Como o comportamento das espécies surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado

Hipótese: As fêmeas cuidam da prole quando possuem um conjunto de precursores morfológicos e comportamentais que as permitam proteger eficientemente seus ovos

Cuidado parental: filogenia

Que precursores são esses???

Ovos colocados em substratos expostos



Ovos expostos



Ovos ocultos

Cuidado parental: filogenia

Que precursores são esses???

Ovos colocados em substratos expostos



Ovos agregados no tempo e no espaço



Ovos agregados

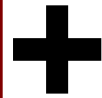


Ovos isolados

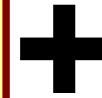
Cuidado parental: filogenia

Que precursores são esses???

Ovos colocados em substratos expostos



Ovos agregados no tempo e no espaço



Mecanismos de defesa contundentes



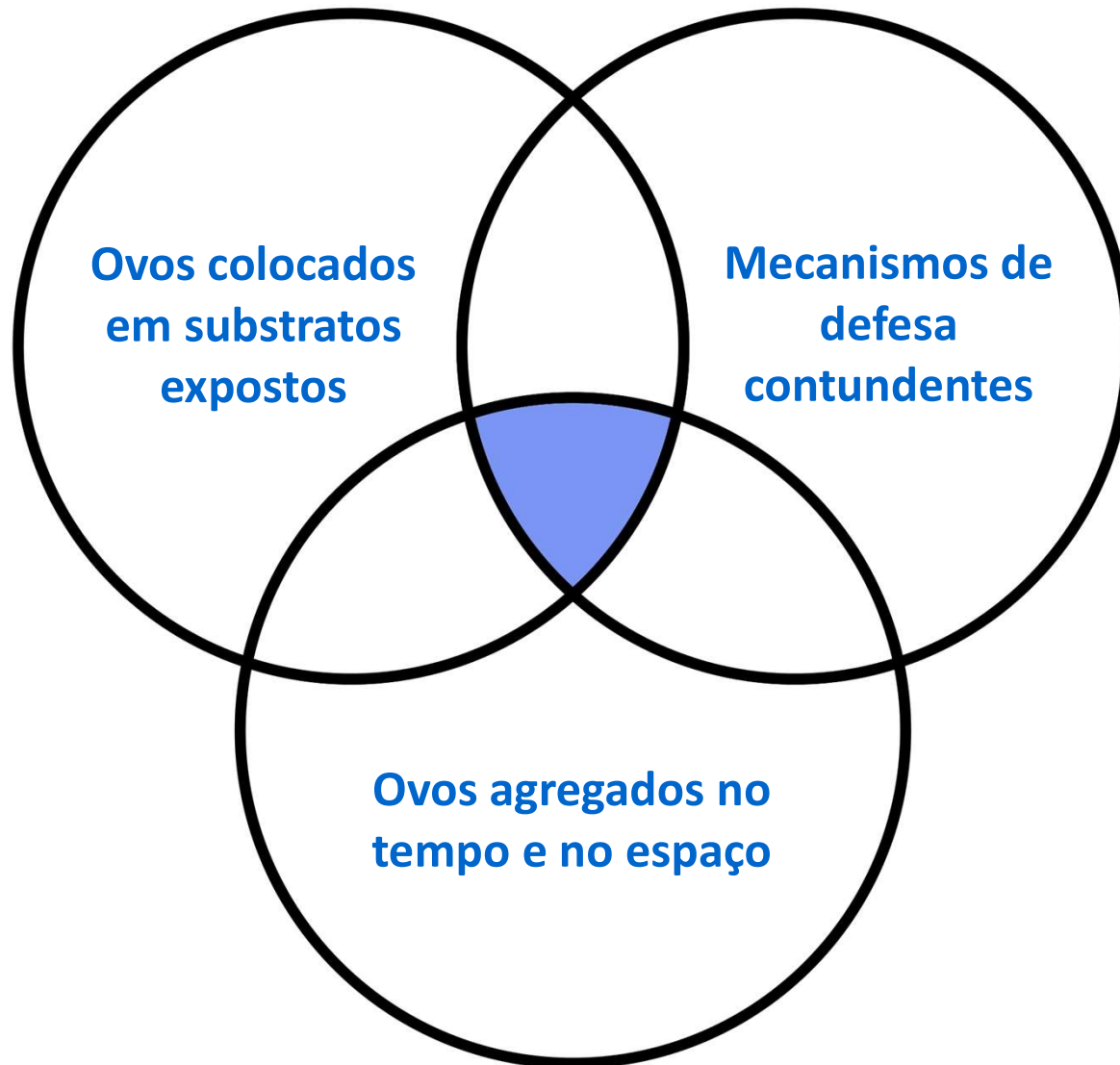
Fêmeas são capazes de repelir predadores



Fêmeas são incapazes de repelir predadores

Cuidado parental: filogenia

PRECURSORES



**COMO
TESTAR?**

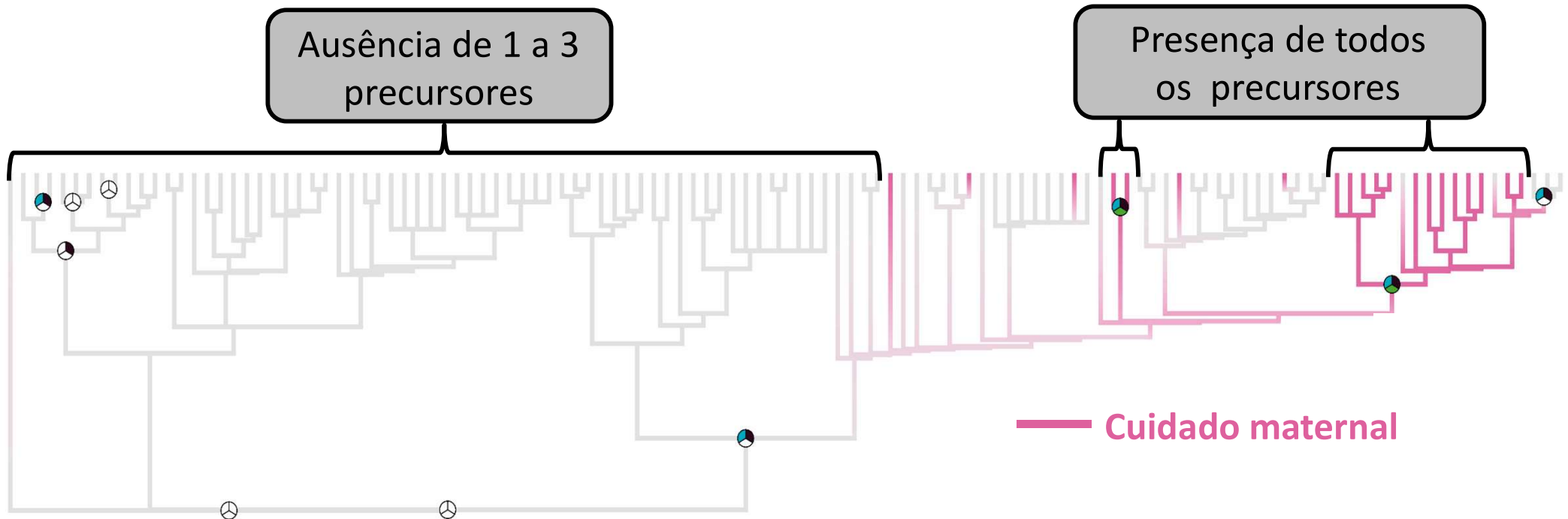


Cuidado parental: filogenia

MÉTODOS FILOGENÉTICOS COMPARATIVOS



Cuidado parental: filogenia



Correlação evolutiva = 0,75
($p = 0,01$)

PRECURSORES

Ovos agregados no tempo e no espaço



Mecanismos de defesa contundentes

Ovos colocados em substratos expostos

Cuidado parental: filogenia

Por que em algumas espécies de artrópodes as fêmeas cuidam da prole?

Filogenia: Como o comportamento das espécies surge ou muda ao longo da história evolutiva de um clado

Hipótese: As fêmeas cuidam da prole quando possuem um conjunto de precursores morfológicos e comportamentais que as permitam proteger eficientemente seus ovos



Conclusões

- As perguntas de Tinbergen representam abordagens complementares ao estudo do comportamento
- As abordagens proximais envolvem estudos na interface com a fisiologia, bioquímica, genética, anatomia e evo-devo
- As abordagens evolutivas envolvem estudos na interface com a ecologia e sistemática filogenética
- Em ambas as abordagens, os estudos podem ter uma perspectiva dinâmica ou estática