

Revista da Biologia

Volume 1
Dezembro de 2008



Universidade de
São Paulo

Instituto de
Biociências



Centro Acadêmico
da Biologia

Sumário

Volume 1
Dezembro de 2008

- 1** Apresentação
 Wellington Braz Carvalho Delitti
 Pedro Leite Ribeiro e Rodrigo Pavão
- 2** Artigo:
 Desmistificando os Mamíferos Marinhos: Uma Ação de Popularização da Ciência
 em Campo Largo – PR
 Nicolle Veiga Sydney
- 6** Ensaio:
 A Insustentável Leveza da Complexidade
 Marcos Silveira Buckeridge
- 9** Se extinções associadas a mudanças climáticas são eventos naturais, por que
 devemos nos preocupar com o cenário atual?
 Carlos A. Navas e Ariovaldo Cruz-Neto
- 12** Causa e Função
 Pedro Leite Ribeiro
- 16** Revisão:
 Memória e Aprendizagem
 Rodrigo Pavão
- 21** Evolução da Viviparidade em Squamata: Cenários Evolutivos e Raridade dos
 Estágios Intermediários
 Renata Brandt Nunes



Universidade de
São Paulo



Instituto de
Biociências



Centro Acadêmico
da Biologia

Expediente

Editor Executivo:

Wellington Braz Carvalho Delitti

Coordenação:

Pedro Leite Ribeiro e Rodrigo Pavão

Secretaria Executiva: CABio USP

Gustavo Busanelli e Juliano Zequini Polidoro

Comissão Científica: Docentes IB USP

Editor Botânica: Déborah Yara Alves Cursino dos Santos

Editor Ecologia: Marcelo Luiz Martins Pompêo

Editor Fisiologia: Gilberto Fernando Xavier

Editor Genética e Biologia Evolutiva: Carlos Ribeiro Vilela

Editor Zoologia: Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Consultores desse volume:

Arnaldo Cheixas-Dias

Breno Teixeira Santos

Carolina Fiorillo Mariani

Felipe Bandoni De Oliveira

José Bonomi Barufi

José Eduardo Amoroso Rodriguez Marian

Maíra Natali Nassar

Maria Fernanda Calió

Olidan Pocius

Pedro Leite Ribeiro

Vivian Lavander Mendonça

APRESENTAÇÃO

Wellington Braz Carvalho Delitti

Diretor do Instituto de Biociências da USP e Editor Executivo da Revista da Biologia

A Revista da Biologia é uma iniciativa inovadora dos estudantes do Instituto de Biociências e configura-se em um instrumento valioso para a complementação da formação de recursos humanos em nosso instituto. Além disso, a revista constitui-se em um veículo adicional para a divulgação científica, em seu sentido mais amplo e atende uma parcela significativa da comunidade acadêmica. O projeto tem o apoio da Diretoria do Instituto de Biociências, que o considera meritório e relevante e envidará esforços para seu sucesso.

Pedro Leite Ribeiro e Rodrigo Pavão

Representantes Discentes da Comissão de Pesquisa do IB-USP e Coordenadores da Revista da Biologia

A Revista da Biologia cumpre o papel de facilitar o diálogo científico na comunidade do Instituto de Biociências através da dinâmica que lhe é particular, pois tem em seu corpo de editores e consultores, professores e alunos de pós-graduação da comunidade do IB. Através da publicação on-line no site do Instituto atinge os leitores. Mas o diálogo não se encerra aí, uma vez que a Revista permite que todos os artigos possam ser comentados em um fórum específico para cada texto, de forma a incentivar o contato direto entre autores e leitores.

Ao mantermos o formato científico numa revista de divulgação possibilitamos aos leitores o acesso ao processo de construção do conhecimento, e oferecemos aos autores uma oportunidade de exposição de achados e discussão teórica de seus temas de interesse. A característica diversa da Biologia e sua inserção que transcende a academia, tocando em assuntos políticos e sociais, são contempladas pelo formato flexível da Revista, que permite diversos formatos de textos que vertam sobre qualquer área da Biologia.

A Revista amplia o seu público potencial por conta da constante preocupação com a compressibilidade dos textos para um público culto, mas não necessariamente especialista. Assim, o diálogo inclui a academia, mas também a ultrapassa permitindo que a sociedade interessada se informe a respeito do que faz, como se faz e o que se pensa no IB, podendo também participar através do fórum.

Outro importante papel permitido pela dinâmica de funcionamento da Revista da Biologia é o de capacitação dos alunos de graduação e pós-graduação na redação e crítica científica, que foi já efetiva nessa primeira edição.

Por fim, agradecemos aos autores, consultores e editores cujo trabalho permitiu a realização da Revista da Biologia.

DESMISTIFICANDO OS MAMÍFEROS MARINHOS: UMA AÇÃO DE POPULARIZAÇÃO DA CIÊNCIA EM CAMPO LARGO – PR

Nicolle Veiga Sydney*

Instituto de Biociências, USP

Recebido 16set08 / Aceito 21out08

* nvsydney@usp.br

Resumo. Crendices e mitos sobre mamíferos marinhos podem surgir a partir de dúvidas e curiosidades sobre a sua biologia. Esse estudo se propôs a aplicar uma oficina interativa com 75 alunos dos Ensinos Fundamental e Médio, a fim de aumentar o conhecimento dos mesmos com relação aos mamíferos marinhos, além de promover uma ação de popularização da ciência. Após a aplicação da oficina, foi possível perceber que esta contribuiu para o aumento do conhecimento dos participantes e que a atividade que mais os cativou, simulação de projetos de pesquisas, foi relevante para que eles compreendessem como o conhecimento científico é gerado.

Palavras-chave. Mamíferos marinhos; Educação ambiental; Popularização da ciência.

Introdução

Alguns mitos e crendices sobre os mamíferos marinhos existem devido, principalmente, ao desconhecimento da biologia dos mesmos. A mistificação dos hábitos surge, de maneira geral, junto com as dúvidas e curiosidades que existem pelo fato da população não ter um contato freqüente com determinado animal (Reis *et al.*, 2007). Esse desconhecimento gera muitas vezes uma aversão por parte da população devido a idéias falsas que são transmitidas, o que pode ser percebido tanto para os mamíferos marinhos como para outros animais (Bernard, 2005; Mattos, 2006; Reis *et al.*, 2007). Um exemplo é o dos pescadores que afirmam não gostar dos botos, alegando que eles são seus competidores no momento da pesca, ou então que podem se transformar em homens e engravidar suas mulheres. Porém, em algumas localidades como Cananéia (SP) e praias do Estado de Santa Catarina, onde existe um trabalho de educação ambiental, os pescadores acreditam que os botos trazem o pescado para as tarrafas ou cercos-fixos (Monteiro-Filho, 1995). Sabe-se que os botos e golfinhos podem utilizar a rede de pesca, assim como cercos-fixos ou outros obstáculos, para cercar os peixes. No momento em que o boto empurra os peixes na direção da tarrafa ou do cerco, alguns peixes ficam presos à rede ou entram no cerco, enquanto outros desviam do obstáculo e retornam na direção do boto. Essa atividade facilita tanto a captura de peixes pelos botos, como pelos pescadores, sendo uma ação que beneficia ambas as partes. (Simões-Lopes, 2005; Monteiro-Filho, 1995). Em outros locais, como no litoral do Paraná, os pescadores dizem nunca molestar os botos devido a uma superstição local, que supõe que alguma coisa ruim irá acontecer aquele que fizer mal a um boto (Przybylski e Monteiro-Filho, 2001).

A popularização da ciência por meio de oficinas interativas tem sido uma ferramenta eficaz para aproximar a sociedade do conhecimento científico (Carvalho, *et al.*, 2005;

Cardoso *et al.*, 2005). A partir do momento em que a população passa a ter um contato maior com a biologia dos animais, por meio da educação ambiental, o seu conhecimento científico e interesse pela ciência aumentam. Esse fato, além de contribuir para a desmistificação de alguns pensamentos errôneos e evitar o surgimento de novas crendices, facilita o entendimento da importância da conservação e aumenta a colaboração por parte da sociedade.

Objetivos

A proposta deste trabalho foi realizar uma oficina interativa com alunos dos Ensinos Fundamental e Médio, a fim de esclarecer dúvidas e desmistificar algumas concepções de senso comum sobre os mamíferos marinhos, além de mostrar como as pesquisas são realizadas, numa tentativa de aproximação da sociedade com o meio científico.

Métodos

A oficina aplicada fez parte do Programa Educação com Ciência, realizado pela SEED, no município de Campo Largo (PR), entre os dias 22 e 26 de outubro de 2007. A oficina foi ministrada no pátio da Cerâmica Iguaçu para 75 alunos dos Ensinos Fundamental e Médio, com idades entre 9 e 18 anos. Os participantes foram divididos em 4 grupos formados por cerca de 18 alunos de diferentes idades, tendo cada um 8 horas de oficina, conforme as regras do Programa. Dentre as atividades propostas estavam: jogos lúdicos pergunta-resposta, 7 erros, cruzadinhas, além de quatro atividades que simulavam projetos de pesquisas: Conteúdo Estomacal de Lobo-Marinheiro, Determinação de Idade do Boto-cinza, Foto-identificação de Baleia Jubarte e Migração da Baleia Franca. Para exemplo deste tipo de atividade, vide roteiro do projeto “Foto-identificação de Baleia Jubarte” no anexo 1.

Para a atividade de “projetos de pesquisa” os alunos foram divididos novamente em grupos e receberam um roteiro com uma pequena introdução ao assunto, os objetivos de sua

pesquisa, o procedimento e os materiais que deveriam utilizar. Foram fornecidos materiais previamente preparados como dentes de boto-cinza, fotos de nadadeiras de baleia jubarte e mapas com rotas de migração da baleia franca. Ao analisarem o material, coletavam os dados e montavam gráficos e tabelas para facilitar a visualização dos resultados. Posteriormente, eram realizadas a discussão e conclusão da pesquisa, trabalhando-se em cima de questionamentos acerca dos resultados obtidos. Os alunos tiveram a oportunidade de realizar os quatro projetos de pesquisa elaborados e, por fim, cada grupo fez uma apresentação sobre um dos projetos.

Anteriormente ao início da oficina, foi aplicado um questionário de múltipla escolha (vide anexo 2), com duração de 10 minutos, para notar quais as principais dúvidas dos alunos sobre os mamíferos marinhos. Ao término da oficina, esse questionário foi reaplicado, dentro do mesmo intervalo de tempo, para avaliar o grau de aprendizado dos alunos durante a mesma (ver Sedor *et al.*, 2007).

Resultados

A partir da avaliação do questionário realizado antes do início da oficina, pode-se perceber que os principais erros foram: - as baleias soltam água pelas narinas; - a morsa não é um mamífero marinho; - os golfinhos retiram oxigênio da água

oxigênio da água; - o mamífero que tem o leite mais gorduroso é a vaca; - o tubarão é um mamífero marinho; - as baleias têm uma camada de gordura muito fina (Figura 1).

Com relação ao primeiro questionário, 86,5% dos alunos assinalaram pelo menos 4 dos 6 erros supracitados, sendo que no segundo questionário (aplicado após a oficina), esse número caiu para 8%. Além disso, no primeiro questionário apenas 2,66% dos alunos assinalaram somente 1 ou 2 respostas incorretas, enquanto no segundo questionário 81,1% dos alunos erraram 2 ou menos questões. Pode-se perceber também que no questionário inicial nenhum aluno obteve 100% de acerto, ao passo que no questionário final 14% deles acertaram todas as questões, tendo a maioria cometido apenas um erro (38,6%) e nenhum tendo errado mais do que quatro questões (Figura 2). A pergunta "Os botos podem se transformar em homens e engravidar as mulheres?", referente à lenda do boto amazônico, foi respondida corretamente em 100% das vezes em ambos os questionários.

Além disso, pode-se perceber um grande interesse por parte dos alunos com relação aos jogos lúdicos e principalmente aos projetos de pesquisas, por meio de suas perguntas, interação com o material, opiniões pessoais e envolvimento com o problema a ser resolvido.

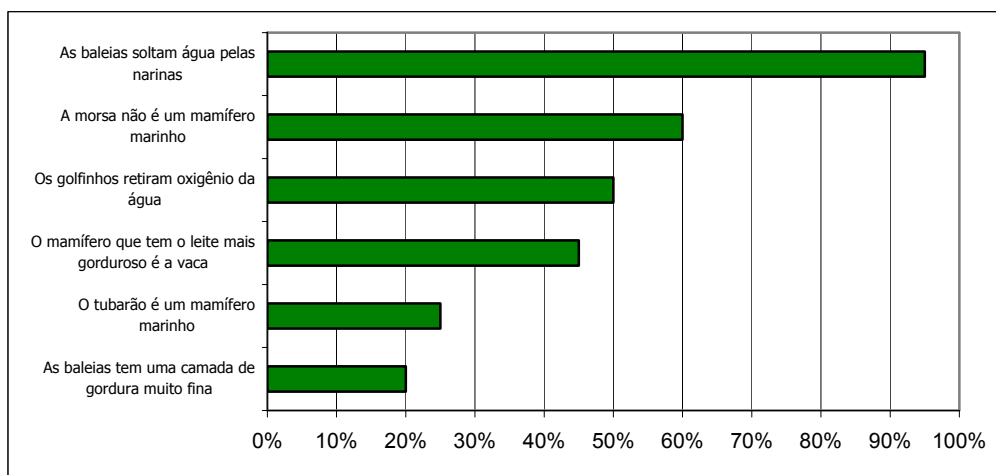


Figura 1. Principais respostas incorretas dos alunos com relação aos mamíferos marinhos, para o primeiro questionário. Eixo y: erros cometidos pelos alunos. Eixo x: porcentagem de alunos que cometeu o erro.

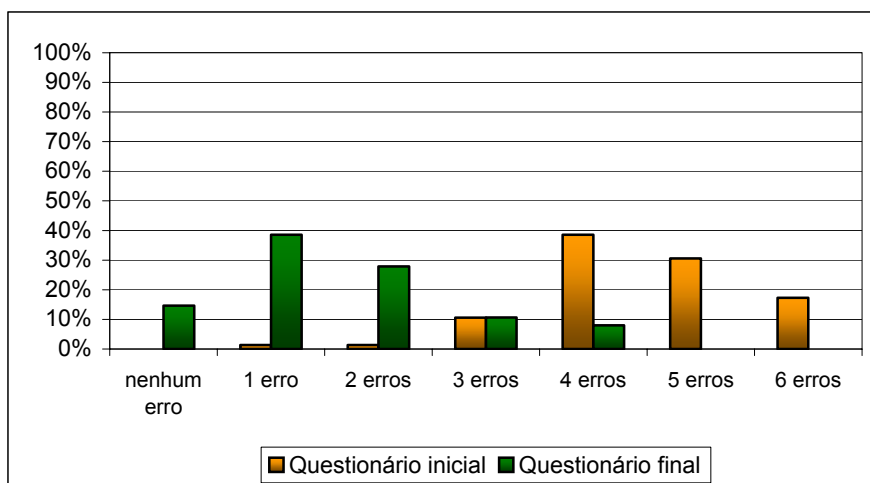


Figura 2. Comparação do resultado obtido entre os dois questionários. Eixo x: número de erros cometido por aluno. Eixo y: porcentagem dos alunos que cometeu o erro.

Discussão

A partir dos resultados obtidos, pode-se perceber um aumento no número de questões respondidas corretamente pelos alunos, do primeiro para o segundo questionário. Além disso, como as questões presentes no questionário não foram abordadas diretamente durante a oficina, pode-se afirmar que os alunos apresentaram um alto grau de compreensão e aprendizagem durante a mesma. O fato de 95% dos alunos acreditarem que as baleias eliminam água pelas narinas anteriormente à oficina, pode ser explicado pela concepção estabelecida por desenhos animados, onde os personagens entram no corpo da baleia pela boca, são engolidos e então eliminados pelas cavidades nasais junto com água. Além disso, muitos dos alunos que responderam que a morsa não era um mamífero marinho nunca tinham ouvido falar desse animal, provavelmente por se tratar de um mamífero que não ocorre no Brasil. Da mesma forma, os que responderam que os golfinhos tiram oxigênio da água acreditavam que os golfinhos respiravam como os peixes, mostrando que muitas dúvidas se devem à falta de contato que os alunos têm com esse grupo zoológico. O mesmo não foi notado para a crença do boto amazônico, visto que nenhum participante acreditava que o boto poderia se transformar em homem e engravidar mulheres, possivelmente por essa ser uma lenda famosa e os mesmos afirmarem que era só uma lenda.

O grande envolvimento notado por parte dos alunos ocorreu provavelmente pela maneira interativa como a oficina foi trabalhada, e também por ser uma atividade extracurricular. O grande interesse percebido com relação aos projetos de pesquisa pode ser explicado pelo fato de ser uma novidade para os alunos, já que muitos não tinham idéia de como o conhecimento científico é gerado. Apesar de ser uma atividade adaptada para alunos de Ensino Médio e Fundamental, por meio dela os alunos

entenderam passo a passo como se realiza uma pesquisa científica, desde o surgimento da idéia até a apresentação dos resultados e conclusões, o que faz dessa atividade uma ação de popularização da ciência.

Conclusão

Pode-se afirmar que a oficina contribuiu para o aumento do conhecimento científico dos participantes com relação aos mamíferos marinhos, além de ter desmistificado algumas idéias errôneas, que muitas vezes podem ser prejudiciais à conservação dos animais em questão.

Atividades que simulam projetos de pesquisas são ferramentas muito interessantes, uma vez que o aluno passa a ter um maior envolvimento com o assunto à medida que vai compreendendo como o conhecimento pode ser gerado e transformado.

Acredita-se que a aplicação desse tipo de oficina contribui para educação ambiental, auxiliando a popularização da ciência, e conseqüentemente aumentando o apoio por parte da população com relação à preservação ambiental. Porém, sabe-se que essas ações não podem ser pontuais, sendo necessário um programa de continuidade desses trabalhos, para que a sociedade esteja continuamente em contato com o meio científico, tornando-se assim ativa com relação às questões ambientais.

Bibliografia

- Bernard, E., 2005. Morcegos vampiros. Sangue, raiva e preconceito. *Ciência Hoje* 36 (214): 44-49.
- Cardoso, M. W.; Silva, D. D.; Souza, F. C.; Martins, F.; Silva, M.O.; Silva Jr., E. F.; Villa Branco Jr., E.; Silva, G. O.; Sedor, F. A., 2005. Tartarugas, serpentes, anfíbios e educação para a ciência em duas cidades do Paraná. *Anais do 57ª Reunião anual da SBPC*.
- Carvalho, A. B.; Araújo, E. S.; Silva, J. V.; Schwarzbach, L.; Silva, N. C.; Sydney, N. V.; Ramos, N. L. C.; Garcia, S. F. P.; Silva Jr., E. F.; Villa Branco Jr., E., 2005. Alfabetização científica em ecologia e conservação:

Uma ação em Tunas do Paraná. Anais do 57ª Reunião anual da SBPC.

Mattos, R. M., 2006. De volta ao lar. Ciência Hoje On-line. <http://cienciahoje.uol.com.br/46727>. 25/04/2006.

Monteiro-Filho, E. L. A. 1995. Pesca interativa entre o golfinho *Sotalia fluviatilis guianensis* e a comunidade pesqueira da região de Cananéia. Boletim do Instituto de Pesca, 22 (2): 15-23.

Przbylski, C. B. e Monteiro-Filho, E. L. A., 2001. Interação entre pescadores e mamíferos marinhos no litoral do estado do Paraná - Brasil. Biotemas, 14 (2): 141-156.

Reis, N. R.; Perachi, A. L.; Pedro, W. A.; Lima, I. P., 2007. Morcegos do Brasil. Londrina, 253 p.

Sedor, F. A.; Azevedo, K. L.; Schreiner, P. G.; Silva, D. D.; Canhete, M. V. U., 2007. Oficina de Paleontologia: Uma experiência com alunos do Ensino Público Fundamental e Médio no Estado do Paraná. Boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia, 22 (57).

Simões-Lopes, P. C. 2005. O luar do delfim: A maravilhosa aventura da história natural. Letradáqua. Joinville, 302 p.

Anexo 1 – FOTO - IDENTIFICAÇÃO DE BALEIAS JUBARTE

As baleias jubarte, conhecidas também como baleias corcundas, pesam entre 35 e 40 toneladas e medem cerca de 16 metros. São frequentemente avistadas nas águas brasileiras entre os meses de julho e novembro, para onde migram para acasalar e dar a luz aos filhotes. Elas apresentam um padrão natural de pigmentação nas suas nadadeiras caudais, que são diferentes entre uma baleia e outra (como nossas impressões digitais). Sendo assim, os pesquisadores estudam o número de baleias em determinado local, e quantas vezes a mesma baleia é avistada a partir da observação de suas nadadeiras caudais.

Agora que você já sabe um pouco sobre as baleias jubarte você irá desenvolver uma pesquisa sobre elas.

1) Você viajou durante um mês em um barco, na região de Abrolhos, em busca de baleias jubarte.

2) Durante este tempo, toda baleia jubarte que foi avistada foi fotografada por você e sua equipe.

3) Quando retornaram do cruzeiro, você e sua equipe selecionaram as fotos das nadadeiras caudais em que era possível perceber o padrão de pigmentação.

4) Das 95 fotos tiradas, 30 não mostraram a baleia (já que ela mergulhou antes) e 50 mostraram um ângulo ruim, no qual nem todos os lados da nadadeira puderam ser visualizados. Sendo assim, sobraram somente 15 fotos para você analisar.

A partir das suas fotos, você se perguntou:

1) Quantas baleias jubarte existiam naquela área?

2) Quantas vezes cada baleia foi avistada? (para ficar mais fácil de nome ou numere cada baleia)

3) Alguma baleia apareceu com mais frequência do que as outras? Porque?

Apesar de muitas fotos não terem ficado boas, vocês fizeram várias anotações ao longo da viagem. A partir dessas anotações vocês produziram essa tabela.

Número de baleias na área	Quantidade de aves marinhas voando na área	Quantidade de cardumes de peixes na área
5	muitas	muitos
0	nenhuma	alguns
0	nenhuma	nenhum
1	algumas	alguns
4	muitas	muitos

Vocês perceberam alguma relação entre o número de baleias, aves marinhas e peixes na área? Qual seria a explicação para isso?

Agora como um pesquisador faz, apresente seus dados a outros colegas que fazem pesquisas sobre mamíferos aquáticos.

Qual a importância dessa troca de informações entre os pesquisadores?

Anexo 2- QUESTIONÁRIO

NOME:

1) Assinale um X ao lado dos animais que são mamíferos

- () sapo () cachorro () morcego
() galinha () baleia () lagarto
() gambá () perereca () onça-pintada
() serpente () tubarão () pingüim

2) Assinale um X ao lado dos animais que são mamíferos marinhos

- () lontra () gaivota () jacaré
() tubarão () golfinho () morsa
() lobo marinho () lambari () carpa
() morcego () foca () leão marinho

3) Assinale V para verdadeiro e F para falso

() As baleias soltam água pelas narinas, formando um esguicho.

() As focas podem mergulhar mais do que 1000 metros de profundidade.

() As focas podem ficar mais do que 30 minutos sem respirar.

() Os golfinhos retiram o oxigênio da água e por isso não precisam subir para a superfície para respirar.

() Os botos podem se transformar em homens e engravidar as mulheres

() As baleias migram por que não conseguem suportar o frio que faz nos pólos.

() O mamífero que tem o leite mais gorduroso é a vaca

() As baleias apresentam uma camada de gordura muito fina, já que gastam muita energia nadando.

() O aquecimento global está provocando a morte de muitos animais, como ursos polares.

A INSUSTENTÁVEL LEVEZA DA COMPLEXIDADE

Marcos Silveira Buckeridge*

Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, USP

Recebido 13jun08 / Aceito 29nov08

*msbuck@usp.br

Resumo. Este ensaio trata do processo de negação coletiva, um bloqueio mental causado pelo confronto com temas de alta complexidade e a possibilidade de que este processo tenha retardado reconhecimento da importância das mudanças climáticas globais e seus efeitos por mais de 30 anos. Mas a manifestação da negação coletiva vem diminuindo com a sociedade cada vez mais informada devido aos meios de comunicação. O pronto acesso à informação tende a gerar uma sociedade mais crítica e menos propensa a acreditar dogmaticamente nos conceitos científicos. Esta nova sociedade já demanda transparência e quer participar do processo de obtenção e uso do conhecimento. Neste século teremos que lidar uma nova forma de fazer ciência, que provavelmente terá participação bem mais significativa da sociedade.

Palavras-chave. Mudanças climáticas, negação coletiva, complexidade.

Finalmente chega um fim da semana prolongado. Você está exausto com a correria insana de duas semanas sem folga e a única coisa que consegue pensar é em pegar a família e ir para a praia e relaxar. Mas deixa para sair de casa um pouco mais tarde para evitar o congestionamento. Antes de pôr o carro na estrada, você se senta para jantar com a família assistindo ao noticiário na TV. No jornal, eles descrevem como serão as coisas uns dez anos à frente. Lembra a sua casa na praia? Pois é, vai ser coberta pelo mar. Televisão? Não vai dar para ligar, pois não haverá energia. Na realidade não vai dar nem mesmo para transmitir o seu programa favorito. Já pensou em fazer compra num supermercado sem energia? Mas para que supermercado se não vai haver produção de comida?

De repente, estes conceitos novos são colocados de uma forma incompleta, sem que as bases intelectuais sejam introduzidas. Como as vezes somos pegos de surpresa com algo que não conhecíamos bem ou não estávamos preparados para receber, nossa tendência é acreditar no que é dito a receber aquele novo conhecimento de forma dogmática. Aceitar tudo isso como verdade equivale ao que chamamos ter “fé” na ciência. Na religião, ter fé é esperado, mas a ciência explica tudo por experimentos, resultados e conclusões que seguem principalmente o método dedutivo. Isso é o que se espera dela e dos que a produzem. Assim, quando se pula a parte da explicação de um fenômeno, como o aquecimento global, e se vai direto à conclusão, muitas pessoas dizem: espere aí um minuto! Como se explica isso?

O conhecimento científico que é dado nas escolas é baseado principalmente em explicações lineares. Por exemplo, a terceira lei de Newton, que conhecemos como o princípio de ação e reação, diz que a toda ação corresponde uma reação igual e contrária. Não se dá ênfase a eventos não-lineares em que uma pequena modificação gera um grande efeito, como a

hipotética formação de furacões a partir do bater das asas de uma borboleta, um cenário clássico previsto no famoso efeito borboleta dentro da Teoria do Caos (Souza e Buckenridge, 2004). O aquecimento global é fruto de uma série de fatores naturais e produzidos pelo homem que interagem de maneira não-linear. Por isso, as pessoas têm dificuldade em entendê-lo.

O resultado dessa situação é que, ao ler um artigo, assistir a uma reportagem ou a um documentário, o esforço para tentar compreender os mecanismos de complexidade envolvidos nas mudanças climáticas é tão grande que não vale a pena prosseguir nessa tarefa. Ao desistir de entender um fenômeno, sua mente simplesmente não ligará o que acaba de ler ou ouvir a um contexto maior. Provavelmente é daí que surge um processo de negação da realidade no âmbito pessoal. Se imaginarmos que toda a sociedade tem que trabalhar duro para viver com mil afazeres diários, daí surge um fenômeno chamado de negação coletiva.

Não se trata de algo que ocorra por preguiça do indivíduo, mas um processo de saturação de informações que dificulta o processamento destas, dificultando tão fortemente a compreensão de um fenômeno ou processo, que a pessoa não consegue ir adiante (Nicholson-Cole, 2005; Norgaard, 2003; Thomas, 2006). Professores podem experimentar a o processo de negação em situações em que apresentam aos seus alunos um grande número de conceitos novos de uma única vez. Por exemplo, se tentarmos explicar a mecânica quântica a uma classe com crianças de 10 anos de idade, usando conceitos sofisticados, compreendidos com dificuldade em um curso de graduação. A negação coletiva é este mesmo fenômeno, quando ocorre com vários indivíduos da população, evitando que determinados conceitos sejam compreendidos durante algum tempo (Thomas, 2006).

Alguns crêem que a negação coletiva seja o principal motivo pelo qual a civilização demorou

tanto a aceitar a existência das mudanças climáticas como algo originado pelo homem (Thomas, 2006). Todos sabemos que vamos morrer um dia e ficamos relativamente tranquilos em relação a isso, pois não sabemos quando será o evento fatal. Mas é bem diferente quando se marca uma data e uma hora para morrer, mesmo que essas coordenadas sejam apenas potenciais. É isso o que vem acontecendo no mundo há pelo menos dez anos. Artigos, livros e filmes sobre o fim do mundo devido às mudanças climáticas vêm sendo veiculados há muito tempo, mas o nível de incerteza sobre essas previsões era tal que poucas pessoas deram atenção ao fato.

Um livro chamado *Hothouse Earth: The Greenhouse Effect & Gaia* de John, escrito pelo inglês John Gibbrin (1990) e lançado há 18 anos, apresenta argumentos muito próximos aos que ouvimos hoje defendendo o ponto de vista de que a Terra está se aquecendo por causa do homem. Gibbrin alerta para os diversos perigos de deixar isso acontecer. Mais grave ainda é o fato de que James Hansen, pesquisador da Nasa, a Agência Espacial norte-americana, já havia alertado sobre o aumento de temperatura generalizado na Terra desde 1980 (Gibbrin, 1990). Ou seja, houve um período de 27 anos entre a publicação de dados científicos consistentes a respeito do aquecimento global e o início de uma cobertura intensa da mídia sobre o tema, cobertura essa que somente agora começa a levar a modificações mais sólidas na opinião pública.

Mas, se você pensa que a história da negação coletiva já acabou, está enganado. Mesmo que quase 30 anos tenham se passado para que a ligação entre as mudanças climáticas e a atividade humana fosse aceita, ainda que de uma maneira um tanto forçada, temos que lembrar que isso só ocorreu devido ao fato de que hoje há fenômenos estranhos e inesperados ocorrendo no planeta bem em frente dos olhos das pessoas, como furacões aparecendo onde nunca tinham sido vistos.

A negação coletiva parece funcionar como um pêndulo que impulsiona o que chamamos de opinião pública. Agora que as pessoas passaram a acreditar que o clima atual está diferente do clima de anos atrás, elas passaram também a aceitar melhor a idéia de que poderá haver ainda mais mudanças climáticas no futuro. Com isso, o sinal da negação coletiva se inverteu: tornou-se praticamente impossível para a maioria das pessoas não acreditar nas mudanças climáticas. Em outras palavras, o que era antes negação coletiva, quando melhor compreendido (mesmo que de uma forma vaga) passa a ser aceito como um dogma até que a mídia substitua esta informação por uma nova. É importante que isto ocorra com todos. Alguém pode ser um intelectual atuando em uma área e, portanto, conhecendo-a profundamente, e em uma outra área onde se é

leigo, acreditar em conceitos colocados pela mídia de uma forma dogmática. Portanto, o fenômeno da negação coletiva afeta a todos, inclusive os intelectuais. Por mais leve que seja, o aumento na complexidade tende a se tornar insustentável.

No caso das mudanças climáticas, há um conjunto de teorias que tenta explicá-las e os cientistas debatem e mudam suas conclusões à medida que novos dados vão sendo produzidos.

Aparentemente não há como escapar de manifestar a negação coletiva de vez em quando. Isto por que somos leigos na maioria das áreas. No entanto, pode-se tentar minimizar a manifestação da negação adotando sempre um ponto de vista crítico.

A sociedade moderna, caracterizada por um fluxo de informações sem precedentes, apresenta um nível de conexão nunca visto. O acesso à informação que temos através dos meios de comunicação modernos (principalmente a internet) se tornou extremamente fácil e rápido. Com isto, um indivíduo pode hoje checar conceitos rapidamente e com isto minimizar o processo de negação coletiva. Assim, as aplicações dos conhecimentos gerados pela ciência têm se tornado cada vez mais rápidas, gerando ou aperfeiçoando tecnologias continuamente. Uma consequência disto é que a ciência moderna se caracteriza cada vez mais por um maior nível de transparência. A Europa, atualmente, faz uma discussão importante, tratada até mesmo como um direito adquirido pela sociedade do século XXI (Pereira, Vaz, *et. al.*, 2006). Este direito é o de saber o que está sendo descoberto e de participar mais diretamente do processo. Nos resta tentar imaginar como será a ciência daqui para a frente. Algo parece certo, neste século a sociedade deverá participar cada vez mais do processo de obtenção e uso do conhecimento científico e os cientistas terão que lidar com esta nova situação. Não será mais tão fácil se esconder tão facilmente atrás da complexidade.

Agradecimentos. Agradeço às seguintes pessoas pela leitura e críticas a este texto: Carlos Fioravanti, Audrey Buckeridge, Adriana Grandis e Wanderley Dantas dos Santos.

Bibliografia

- Gibbrin, J. *Hothouse Earth: The Greenhouse Effect & Gaia*. Black Swan. p.273. 1990.
- Nicholson-Cole, S.A. Representing climate change futures: a critique on the use of images for visual communication. *Computers, Environment and Urban Systems*, v.29, p.255-273. 2005.
- Norgaard, K. Denial, Privilege and Global Environmental Justice: The Case of Global Climate Change. *Paper presented at the annual meeting of the American Sociological Association, Atlanta Hilton Hotel, Atlanta, GA, Aug 16, 2003* Online. 2008-11-02 http://www.allacademic.com/meta/p107635_index.html

Pereira, A.G., S.G. Vaz, e S. Tognetti. Interfaces Between Science and Society. Greenleaf Publishing. p.366. 2006.

Souza, G.M. e M.S. Buckeridge. Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. Revista Brasileira de Botânica, v.27(3), p.407-419. 2004.

Thomas, P. How to beat denial – a 12 step plan. The Ecologist (http://www.theecologist.org/pages/archive_detail.asp?content_id=683). 2006.

SE EXTINÇÕES ASSOCIADAS A MUDANÇAS CLIMÁTICAS SÃO EVENTOS NATURAIS, POR QUE DEVEMOS NOS PREOCUPAR COM O CENÁRIO ATUAL?

Carlos A. Navas¹ e Ariovaldo Cruz-Neto^{2,3}

¹Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP

²School of Animal Biology, University of Western Australia, Austrália

³Endereço permanente: Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP - Rio Claro

Recebido 06nov08 / Aceito 05dez08

¹carlos.a.navas@gmail.com

Resumo. O clima da Terra está mudando e, simultaneamente, presenciamos uma acelerada perda da biodiversidade. Grandes extinções derivadas de mudanças climáticas já aconteceram na vida na Terra. Estamos, então, presenciando mais um evento natural de extinção em massa? Este ensaio visa discutir essa pergunta.

Palavras-chave. Extinção, fisiologia, mudanças climáticas, sinergismo.

Ao longo da história da vida na Terra, os organismos sempre foram expostos a variações climáticas que têm sido, em boa parte, responsáveis pelos padrões atuais de diversidade, distribuição e abundância das espécies. Essas variações incluem as de caráter cíclico, como as estações, as abruptas, como tempestades, e as imprevisíveis e drásticas, como as decorrentes do impacto de corpos celestes, que possivelmente reformularam os padrões de diversidade da vida na Terra. A diversidade biológica é evidente na riqueza de espécies, mas também na enorme diversidade comportamental, morfológica e fisiológica presente nos organismos, o que os torna adequados para a vida sob certas condições. Se as condições climáticas mudam, podem ocorrer diferentes tipos de ajustes à nova condição, mudanças na distribuição das espécies ou até mesmo extinção local ou total. De fato, grandes extinções em massa foram possivelmente causadas por mudanças climáticas que aconteceram no passado (Hughes et al., 1997; Crowley et al. 1988; Myers & Knoll, 2001). No presente, vemos também o clima da Terra mudando e, simultaneamente, presenciamos uma acelerada perda da biodiversidade (Parmesan & Yohe, 2003; Hansen et al., 2006). Esse paralelo aparece ocasionalmente no debate interdisciplinar sobre mudanças climáticas globais, acompanhado às vezes da idéia, explícita ou implícita, de que estamos presenciando mais um dos muitos eventos naturais de extinção em massa que ocorreram e continuarão ocorrendo na Terra. Essa discussão merece um posicionamento por parte da comunidade atuante nas Ciências Biológicas.

Seria a alta taxa de extinção que vemos hoje um processo natural, isto é, uma continuidade ao que tem sido parte do histórico da vida na Terra desde o período Pré-cambriano? Para responder à pergunta acima é necessário definir primeiro o que é natural. Este adjetivo é aplicado, no seu senso mais amplo, a todos os

fenômenos que são parte da natureza e, em um sentido mais restrito, aos que não são diretamente causados pelo homem. Se optarmos pela primeira acepção é conveniente esclarecer que natural não significa desejável, pois naturais são as extinções em massa, as erupções vulcânicas e os impactos de asteróides sobre a Terra. A discussão, então, é mais interessante quando o termo natural é aplicado aos processos não diretamente causados pela atividade humana contemporânea, que é o uso adotado a partir de agora neste texto. Sob esta ótica, o adjetivo natural não caberia às mudanças climáticas atuais, pois essas parecem decorrentes de uma complexa rede de causas, que incluem tanto processos eventualmente naturais quanto outros claramente derivados da atividade humana, com inúmeros e complexos nuances regionais (Hughes, 2000; Parmesan & Yohe, 2003). Agora, se a causa das mudanças climáticas atuais não é exclusivamente natural, também não são exclusivamente naturais os seus efeitos. Fenômenos biológicos decorrentes da ação antrópica não podem ser considerados naturais com base no argumento de que fatos análogos acontecem por causas naturais. Causas e efeitos não podem ser separados, sob o risco de se cair em uma discussão baseada em sofismas.

Outra pergunta é como se compara a escala temporal do atual processo de extinção de espécies com aquelas de eventos do passado. Cabe diferenciar aqui as taxas de extinção durante as grandes extinções massivas das chamadas taxas de extinção de fundo, calculadas a partir do registro fóssil entre os grandes eventos de extinção. Já houve na Terra eventos de extinção massiva de espécies em curtos períodos de tempo, mas esses parecem ter sido causados por acontecimentos dramáticos e pontuais. Um exemplo é a extinção que aconteceu durante a transição Cretáceo-Terciário, aparentemente causada pelo impacto de um asteróide sobre a Terra que modificou abruptamente o clima alterando inúmeros processos ecológicos

(McLeod et al, 1997). Fora desses períodos, as taxas de extinção de fundo calculadas são de aproximadamente um evento de extinção por ano para cada um milhão de espécies (Pimm & Raven, 2000). Para certos grupos sistemáticos as atuais taxas de extinção de espécies são muito maiores do que as taxas de fundo, tanto que alguns autores defendem a idéia de que observamos um evento comparável às cinco grandes extinções do passado (Pimm & Raven, 2000; Wake & Vredenburg, 2008). Por exemplo, calcula-se que, desde o ano 1500, a taxa de extinção de espécies de aves tem atingido 100 vezes os valores da taxa de fundo, o que evidencia o crescente impacto da ação antrópica (Pimm et al., 2006). As mudanças climáticas contemporâneas parecem ser o principal agente responsável pela aceleração marcada e recente da taxa de extinção de espécies (Sekericioglu et al., 2008; Wake & Vredenburg, 2008).

Para entender por que as mudanças climáticas podem acelerar taxas de extinção é necessário pensar em ajustes morfofisiológicos, pois são esses a principal ferramenta que permite aos organismos se adequar a modificações no entorno físico. As extinções do passado associadas às taxas de fundo operaram ao longo de uma janela temporal compatível com processos macro evolutivos em diversas linhagens é lícito supor que foram acompanhadas de surgimentos de novas linhagens. Esse tipo de cenário permite o surgimento de ajustes talhados por seleção natural e apropriados para novas contingências climáticas que venham aparecer naturalmente. Se, pelo contrário, mudanças climáticas acontecem em escalas temporais que fogem das possibilidades de ajuste evolutivo, como parece ser o caso do fenômeno atual, muitas linhagens podem não acompanhar as mudanças ora em curso. Quanto maior o tempo inter-geracional das espécies, e quão mais rápidas são as mudanças ambientais, menor a capacidade de resposta adaptativa por parte dos organismos. Algumas linhagens eventualmente conseguirão adaptar-se evolutivamente às rápidas mudanças climáticas atuais, e outras poderão responder via ajustes fisiológicos individuais. Esses ajustes, apesar de rápidos, são limitados em escopo em comparação aos decorrentes de processos de adaptação evolutiva. A comunidade científica não dispõe ainda de dados suficientes para generalizar sobre as taxas de evolução da fisiologia, o escopo das respostas de aclimatização e a diversidade associada a ajustes fenotípicos no contexto fisiológico. Essas áreas de pesquisa, porém, vêm crescendo de forma acelerada e adquirindo enorme importância no panorama contemporâneo de mudanças climáticas (Wikelski & Cook, 2006; Portner & Farrell, 2008).

Conforme elaborado acima, as recentes mudanças no clima parecem de fato ser a causa

de muitas das extinções que vemos atualmente (ver também Thomas et al. 2004), mas existem complicações e nuances que devem ser levados em consideração. A pesquisa em ecofisiologia sugere que muitas espécies têm amplitudes de resposta insuficientes para resistir às variações previstas nos cenários de mudanças climáticas globais, e que os ajustes comportamentais, que a priori parecem convenientes, não ocorrem obrigatoriamente. Um grande número de espécies de aves do hemisfério norte, por exemplo, não conseguiu ajustar seu padrão reprodutivo em face das rápidas mudanças climáticas ora em curso, reproduzindo-se em condições sub-ótimas (Moller et al., 2008). Além disso, linhagens que evoluíram sob condições de pouca variação na temperatura parecem ter um leque restrito de respostas a alterações termais e alta probabilidade de extinção quando expostas á mudanças climáticas (Carpenter et al. 2008; Wilson & Franklin, 2002). Um exemplo clássico são os ecossistemas coralinos (Carpenter et al., 2008). Outras linhagens, em contraste, habitam ambientes termais variáveis, exibindo menor sensibilidade à variação ambiental e um repertório de respostas mais amplo frente às mudanças climáticas. Essas respostas se enquadram geralmente no conceito de aclimatização, nome dado a diversos ajustes abrangentes que ocorrem em diferentes níveis celulares e requerem dispêndio de energia (Spicer & Gaston, 1999). Espécies com alta capacidade de aclimatização são em geral tolerantes a mudanças climáticas, mas, em situações crônicas o balanço energético dos indivíduos pode se tornar desfavorável, prejudicando o crescimento populacional e causando extinção local.

Um ponto que merece especial destaque é que as mudanças climáticas que estão acontecendo atualmente atuam paralelamente a inúmeras outras pressões ambientais sobre a biota (Lewis, 2006). Assim, temos no presente um complexo cenário de efeitos sinérgicos que muito possivelmente dificultam mais ainda os ajustes fisiológicos à nova situação. Mesmo sendo concebível pensar em ajustes de parte da biota a pequenas mudanças de clima em cenários locais, um contexto realista e contemporâneo de variação ambiental pode incluir alterações simultâneas na temperatura média, nos extremos de temperatura, no padrão de chuva, na intensidade da radiação ultravioleta, na concentração de poluentes e muitos outras variáveis relevantes. Mais ainda, convém lembrar que essas variações ocorrem em um contexto de habitat descontínuo, fragmentado e exposto continuamente a agentes patogênicos e espécies exóticas (Brook et al., 2008). O ajuste simultâneo a este conjunto de variáveis pode constituir um desafio fisiológico formidável ou simplesmente inatingível. Voltando à discussão original, tal nível de sinergia em escalas de tempo micro-evolutivas

é, muito possivelmente, uma conjuntura exclusiva do contexto contemporâneo.

Em resumo, presenciamos uma época de mudanças climáticas em escala global e regional que acontecem de maneira extremamente rápida e associada a muitos outros tipos de impacto ambiental. Pela sua velocidade, esse conjunto de mudanças limita as possibilidades de repostas da biota, acelerando neste cenário sinérgico a taxa de extinção das linhagens biológicas. Tal fenômeno não pode ser considerado natural, pois é substancialmente decorrente da atividade humana, e difere das grandes extinções em massa que aconteceram no passado não só nas causas, mas também na escala temporal e na própria índole do fenômeno. Essa é a primeira vez, na história da Terra, que nós, espécie humana, temos consciência da destruição em larga escala de outras espécies e, ao ser a causa do fenômeno, temos responsabilidade sobre o mesmo. Respondendo ao título, concluímos que a extinção de linhagens associada às mudanças climáticas atuais não pode ser considerada como um evento natural, nem como mais um episódio de extinção em massa comparável a outros que aconteceram no passado histórico da vida na Terra. É um fenômeno de perda de diversidade biológica sem precedentes, acelerada pela sinergia e reduzida escala temporal. E isso é, certamente, preocupante.

Agradecimentos. Desejamos consignar nossos agradecimentos à diretoria do IB pelo apoio a esta iniciativa de comunicação científica e ao corpo editorial da mesma. Felipe Bandoni Oliveira e José Eduardo Marian fizeram importantes e detalhadas contribuições ao manuscrito original que melhoraram significativamente a qualidade do texto final.

Bibliografia

Brook, B.W.; N.S. Sodhi, & J.A.C. Bradshaw. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology and Evolution v.23 p.453-460. 2008.

Carpenter, K.E. et al. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. Science v.321 p.560-563. 2008.

Crowley, T.J., North, G.R. Abrupt climate change and extinction events in Earth history. Science v.240 p.996-1002. 1988.

Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D.W. Lea & M. Medina-Elizade. Global temperature change. Proceedings of the National Academy of Sciences USA v.103 p.14288 – 14293. 2006.

Hughes, J.B., G.C. Daily & P. R. Ehrlich. Population diversity: its extent and extinction. Science v.278 p.689-692. 1997.

Hughes, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology and Evolution v.15 p.56-61. 2000.

Lewis, O.T. Climate change, species-area curves and the extinction crisis. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences v.361 p.163-171. 2006.

McLeod, N., P.F. Rawson, P.L. Forey, F.T. Banner, M.K. Boudagher-Fadel, P.R. Brown, J.A. Burnett, P. Chambers, S. Culver, S.E. Evans, C. Jeffrey, M.A. Kaminski, A.R. Lord, A.C. Milner, A.R. Milner, N. Morris, E. Owen, B.R. Rosen, A.B. Smith, P.D. Taylor, E. Urquhart & J.R. Young. The Cretaceous-Tertiary biotic transition. Journal of the Geological Society, London v.154 p.265-292. 1997.

Moller, A.P.; D. Rubolini, & E. Lehikoinen. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. Proceedings of the National Academy of Sciences USA v.105 p. 16195-16200, 2008.

Myers, N.H. & A.H. Knoll. The biotic crisis and the future of evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences USA v.98 p.5389-5392. 2001.

Parnesan, C. & G. Yohe. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature v.421 p.37-42. 2003.

Pimm, S. & P. Raven. Extinction by numbers. Nature v.403 p.843-845. 2000.

Pimm, S., P. Raven, A. Peterson, C.H. Sekercioglu & P.R. Ehrlich. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences USA v.103 p.10941-10946. 2006.

Portner, H.O. & A.P. Farrell. Physiology and climate change. Science v.322 p.690 – 692. 2008.

Sekercioglu, C.H., H.S. Schenider, J.P. Fay & S.R. Loarie. Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions. Conservation Biology v.22 p.140-150. 2008.

Spicer, J.I. & K.J. Gaston. Physiological Diversity and its Ecological Implications. Blackwell Science, Oxford. 1999.

Thomas, C.D. et al. Extinction risk from climate change. Nature v.427 p.145-148. 2004.

Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences USA v.105 p.11466–11473. 2008.

Wilson, R.W. & C.E. Franklin. Testing the beneficial acclimation hypothesis. Trends in Ecology and Evolution v.17 p.66-70. 2002.

Wikelski, M. & S.J. Cook. Conservation Physiology. Trends in Ecology and Evolution v.21 p.38-46. 2006.

CAUSA E FUNÇÃO

Pedro Leite Ribeiro*

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP

Recebido 03jul08 / Aceito 17set08

* pedrolribeiro@gmail.com

Resumo. A razão causal do comportamento nem sempre é parecida com sua razão funcional. Por exemplo, o que faz com que o comportamento sexual aconteça é, na maioria das vezes, a atração que a fêmea sente pelo macho e vice e versa, enquanto que sua razão funcional é bem diferente e distante; a reprodução. O estudo do comportamento deve, portanto, necessariamente levar em consideração as suas razões causais e funcionais.

Palavras-chave. Comportamento, Causa, Função.

Apoiado numa trama de galhinhos de uma trepadeira, a uns 15 cm do solo, um ninho de tico-tico abriga um só filhote, na primeira semana de vida. Está sossegado, talvez dormindo, protegido do sol de verão pela folhagem acima. De repente, bem rápida, chega a tico-tico e habilmente pousa na beirada do ninho. Ato contínuo, o filhote se ergue, pescoço esticado para cima, o bico escancarado. A fêmea, agitada ou apressada, mete o bico goela adentro do pidão, retira-o e, girando o corpo, voa para trás, na direção de onde chegou. Não ficou nem um instante para descansar do sol dardejante de verão. Alguns minutos depois, ela chega de novo: mais uma refeição. Mais alguns minutos e a cena se repete. No entanto, ela não vai à exaustão total, e acaba descansando um pouco. O macho não apareceu por ali (Robert et al., 1961).

A um metro dali, uns 15 cm abaixo da superfície do solo, enclausurada na câmara que construiu, uma saúva fêmea, conhecida popularmente pelos nomes de içá e tanajura, põe mais um ovo de alimentação. Não é um ovo normal, do qual eclode uma larva. É bem maior e é mole, em contraste com a casca dura dos ovos de procriação. Dobrando-se ventralmente, leva as mandíbulas até a abertura de seu ovipositor, de onde o ovo vem saindo, pinça-o com precisão, desdobra-se e o coloca delicadamente na boca de uma das várias larvas que estão todas juntas. Segura-o ali enquanto a larva vai sorvendo sua refeição (Autuori, 1940).

Bem mais longe, uma outra fêmea, uma mulher, engata a primeira marcha em seu carro e parte para o *shopping center*. Na lista que leva na bolsa estão anotados vários itens, incluindo fraldas, mamadeira, chupetas, leite em pó e um carrinho de bebê. Enquanto dirige, ela pensa na lista, e faz cálculos de dinheiro. Fica preocupada e percebe que vai ter de pagar com o cartão de crédito. Ao pensar em cada item, aparece em sua mente a imagem de um bebê: ela sorri.

Os esforços desmedidos que tantas fêmeas - e também alguns machos, de aves e outras classes de animais - fazem em favor de suas crias, em evidente desfavor de sua própria sobrevivência, recebem uma explicação simples da teoria da evolução. Elas estão cuidando da

sobrevivência de seus genes. Foram selecionadas. Se as fêmeas de tico-tico ficassem descansando na sombra, evitando as fadigas da busca de comida para seus filhotes, seu dispêndio de energia seria muito menor e correriam menos riscos; porém, perderiam a prole. Seu cálculo da relação entre custos e benefícios não se completa no balanço energético de seus próprios organismos; ele inclui a descendência como parte decisiva da equação. Abandonando o ninho, as tico-ticos estariam melhor, precisariam de menos alimentos para si mesmas, mas não transmitiriam esse comportamento a qualquer descendente. O cálculo da formiga é um pouco diferente, mas essencialmente o mesmo. Fazendo o enorme esforço da fundação de um formigueiro, jejuando durante meses, vivendo de reservas, inclusive absorvendo seus músculos alares, ela não está trocando uma vida mais fácil pela procriação. Ela é incapaz de sair da câmara subterrânea onde se encerrou e buscar comida na superfície. E se não construísse a câmara, ficaria perambulando pelo solo até ser morta ou morrer de inanição (Autuori, 1942, 1941). Sua única chance de viver depende de conseguir que suas filhas dêem início a um novo formigueiro. A tico-tico teria uma ou duas novas oportunidades na mesma estação e outras mais no ano seguinte. Assim como fêmeas férteis dão origem a fêmeas férteis enquanto fêmeas estéreis não dão origem a nada, mães extremadas dão origem a mães extremadas, enquanto mães omissas não dão origem a ninguém; são pontos terminais de linhagens. A função do ovário e de todo o conjunto de órgãos e processos que resultam na produção dos ovos completa-se com o comportamento reprodutivo. A função de um órgão só se completa com o comportamento que o usa.

O estudo funcional do comportamento é a busca de suas conseqüências para a sobrevivência e para a reprodução. É no exame do contexto adaptativo e dos efeitos do comportamento que podemos descobrir suas funções. Entendido o organismo como um sistema que está configurado para manter-se e reproduzir-se, com a manutenção subordinada à reprodução, é no entendimento do papel de cada

comportamento que se dá o estudo funcional. Pois são estas, as funções, o alvo direto das pressões seletivas ao longo do processo de seleção natural. É comum que os estudantes de Psicologia e Biologia sintam certo mal-estar com o conceito de função por causa de sua proximidade com as idéias de meta, fim, finalidade, propósito e objetivo. Trata-se de um desconforto filosófico, em face do justo receio de adotar uma visão teleológica da evolução, como se o futuro pudesse determinar o passado. Tal inquietude, no entanto, decorre de um exame superficial do conceito de função. É claro que é uma tolice rematada conceber a evolução como um desígnio divino, algo como a realização de um projeto ou o desdobramento de um plano de alguma forma presente desde sempre. Uma das muitas notáveis propriedades da mente humana é a sua habilidade de decifrar as intenções por trás do comportamento alheio. Essa faculdade, tão adaptativa nas relações sociais, facilmente transborda de seu uso funcional levando-nos à ilusão de perceber intencionalidade e consciência onde elas não existem. Programando engenhosamente a movimentação de alguns pequenos círculos numa tela de computador, o leitor poderá demonstrar a um observador sua tendência a interpretar a movimentação como se houvesse um enredo de fugas e perseguições. Ora, ao aprender que o estudo científico não pode deixar-se contaminar ingenuamente pela subjetividade, o estudante pode hesitar quando se depara com o conceito de função. Contudo, é preciso entender que a Ciência pode adotar termos de uso corrente sem trazer suas conotações e implicações. A descoberta de que o canto do tico-tico tem a função de proteger seu território e seduzir as fêmeas não significa que ele tenha de seu comportamento a mesma consciência que tem um ser humano em situações análogas. Assim como não há erro conceitual em descrever as peças de um automóvel dizendo qual é o objetivo de cada uma delas, ou dizer que um robô procura e usa a tomada para recarregar, ou com o objetivo de recarregar sua bateria, assim também não há teleologia em reconhecer que a evolução criou organismos dotados de recursos que dão conta de sua manutenção e reprodução agindo como se estivessem sendo controlados pelas consequências de suas ações.

O controle de suas ações, no entanto, aquilo que os leva a fazer o que fazem a cada momento, constitui um outro tipo de fenômeno, que devemos chamar de causas do comportamento. O que leva a içá a fazer cada um de seus movimentos são os estímulos do ambiente e de seu próprio corpo, seus hormônios e as programações de seu sistema nervoso. Portanto, a pergunta "por que a içá alimenta as larvas?" tem duas respostas, uma funcional e outra causal. A observação de que as larvas de

formigas são inertes, incapazes de se alimentarem sozinhas, terá valor no plano funcional. Já a indagação "será que as larvas dão algum sinal de suas necessidades, ou a produção de ovos de alimentação obedece a um programa que independe do estado das larvas?" cabe no plano causal. Investigar se a quantidade de testosterona afeta a frequência ou a intensidade do canto do tico-tico é um estudo causal. Já o efeito do canto sobre a preservação do território é uma questão funcional. Note-se que esse mesmo canto deve também ser entendido como estímulo que atinge os ouvidos dos machos rivais. Examinado dessa forma, em busca de como ele controla as ações dos rivais, por exemplo, fazendo-os mais ou menos agressivos, o canto está dentro de um estudo causal. Essa aparência de que funções se desenvolveram "para resolver determinados problemas" está relacionada ao fato de que o ambiente funciona de forma relativamente regular, possibilitando a seleção de programas genéticos, moldados ao longo de uma prolongada história adaptativa; embora presentemente gerem a sensação de finalidade na sua construção, podem ser explicados como fruto do acaso submetido à seleção, portanto, obra da adaptação.

Niko Tinbergen, prêmio Nobel de 1973, organizou o estudo do comportamento em quatro tipos de resposta à pergunta por quê. A resposta causal, que tem, na maioria das vezes, o seu entendimento feito através de estudos de fisiologia, a funcional, cujo estudo é normalmente associado a questões relacionadas com ecologia, e mais duas que não serão aqui examinadas. Filogênese: por que esta espécie tem esse comportamento? Como evoluiu? Como se comportavam seus ancestrais? Quais foram as pressões seletivas que o moldaram? Ontogênese: o repertório comportamental de uma espécie não surge todo no recém-nascido. Como se dá seu desenvolvimento? Por que tal comportamento aparece em tal idade? Qual é o papel do aprendizado?

O entendimento da diferença entre causa e função serve bem para evitar confusões conceituais. O esclarecimento da função de um comportamento não resolve o problema causal, mas é útil para gerar hipóteses sobre os fatores que atuam sobre ele. Existem mariposas que subitamente, em pleno vôo, deixam-se cair como se tivessem sido mortalmente feridas. Alguns segundos depois, antes de atingirem o solo, elas recobram seu vôo normal. A descoberta de que a função desse comportamento é protegê-la do ataque de morcegos leva-nos a buscar algum órgão receptor do ultra-som usado pelos morcegos em seu sistema de ecolocação.

Em condições normais, no ambiente natural, os fatores causais e as funções têm um entrosamento admirável. A receptividade sexual acontece quando o organismo está pronto para a

reprodução, apetites específicos quando ocorrem carências específicas, a sede quando falta água, e assim por diante. Sim, esse entrosamento torna-se admirável quando se apreende bem a noção de que uma função não produz por si só o comportamento correspondente. Não é óbvio que a falta de água leve o animal a beber. Entre a falta de água nos tecidos e as atividades de procurá-la e ingeri-la, é necessária a ação de fatores causais adequados, a começar pelo reconhecimento correto do objeto, ou seja, o animal deve engolir água e não areia ou flores. E deve tomá-la e não atacá-la com mordidas. A compreensão da diferença entre causa e função tem a virtude de problematizar o comportamento.

Em condições anormais, seja no ambiente natural seja no laboratório, causas e funções podem desencontrar-se, revelando de forma dramática como é notável o entrosamento normal. Lesões do hipotálamo lateral tornam os ratos inapetentes a ponto de morrerem de inanição com comida abundante ao seu alcance. As vítimas humanas de anorexia entendem bem a diferença entre precisar de comida e ter fome. Drosófilas mutantes sem asas movem as patas traseiras como se as estivessem limpando. Alguns cães domésticos dão uma volta em torno do lugar onde estão prestes a deitar-se para dormir. Há pelo menos um caso bem documentado de cópula entre um chimpanzé e uma fêmea babuína. E temos também que estar preparados para encontrar comportamentos cuja função principal não é sua única função, como a sexualidade dos bonobos que, em condições normais no ambiente natural, inclui rotineiramente relações entre machos, entre fêmeas e entre adultos e jovens impúberes. Há alguns casos documentados de adoção interespecífica (Otoni *et al.*, no prelo). No comportamento lúdico, tão comum em mamíferos, mas presente também em aves, os jovens fazem coisas de adultos, fora tanto do contexto funcional como do causal.

Assim como nossa capacidade empática pode induzir-nos ao erro de antropomorfizar o comportamento animal, os animais também têm seus transbordamentos motivacionais. Tais exceções não devem ofuscar o extraordinário ajuste entre causas e funções sem o qual não haveria manutenção nem reprodução.

Dias antes daquela ensolarada manhã em que a tico-tico cuidava de buscar comida, ela vinha sendo furtivamente observada por uma fêmea de chupim. Se a percebesse, a tico-tico talvez tivesse ido embora, abandonando o ninho, para fazer outro em lugar mais seguro. Não a viu, e a chupim conseguiu botar um ovo junto aos seus. Por predação ou furados pela chupim, os ovos perderam-se todos, menos um, o da chupim. Foi vã toda a dedicação da tico-tico. Explorando o sistema causal da hospedeira, a chupim logrou desvirtuar a função do comportamento da tico-tico, em seu benefício. O parasitismo

comportamental é uma lição fascinante acerca dos modos como o comportamento é controlado. A tico-tico vai continuar a cuidar do chupim como se fosse seu filho até sua independência, mas terá novas chances nos anos seguintes (Buzzetti, 2004).

A içá que alimentava as larvas com ordem e precisão perdera a pequena porção de fungo que pegou do ninho onde nasceu e trouxe na bolsa infrabucal. Essa pelotinha de fungo era essencial. Ela ia depositá-la com todo o cuidado no chão da câmara, e depois meticulosamente alimentá-la com suas fezes e fazê-la prosperar. Sem esse jardim de fungo, seu esforço é vão. Ela continuará a alimentar as larvas, que se tornarão pupas e depois obreiras que vão cavar um túnel para cima e procurar alimento na superfície. Porém, sem fungo, o alimento será inútil e mãe e filhas não vão durar muito. Mesmo tendo perdido o fungo, a içá continuou a responder aos estímulos presentes. Não existe nenhuma possibilidade de a seleção natural operar e cancelar essa inércia comportamental.

O bebê cuja lembrança fez sorrir a mulher que ia ao *shopping center* preocupada com a despesa não é seu filho. É filho de uma amiga, mãe solteira, que está sem dinheiro. O filho foi planejado. Ela tinha um bom emprego. Não queria casar-se e procurou um homem com o único fim de ter o filho. Perdeu o emprego e sua vida ficou complicada. A amiga, solidária, está feliz de poder ajudar. A complexidade do comportamento humano é um desafio para a análise de causas e funções. O comportamento da mulher que presenteia não parece ser um excesso de cuidados maternos. Lembra mais os comportamentos altruístas de fortalecimento de vínculos interpessoais, comuns em animais sociais. Já o comportamento da mãe, ao planejar o filho, parece inverter ou fundir a relação entre causa e função. Diferentemente de qualquer outro animal, ela conhece a relação entre a cópula e a gravidez e entre esta e o nascimento de uma criança. Mesmo que tivesse aversão ao ato sexual, ela poderia lançar mão da inseminação artificial. O filho, neste caso imaginário específico, não é a consequência desconhecida ou desconsiderada da atividade sexual. Isso foi assim, na pré-história, antes de nossos ancestrais descobrirem a relação entre sexo e procriação. No caso que estamos examinando, a reprodução, que normalmente reside no plano funcional, é uma causa dos comportamentos da mãe. Pode-se fazer uma analogia com o comportamento de busca de algo perdido, que muitos animais são capazes de fazer. Uma fêmea que se perca de seu filhote e saia a procurá-lo também constitui um caso em que a distinção entre causa e função fica reduzida ou anulada. A memória e a capacidade cognitiva permitem que um animal se comporte em relação a um objeto do qual não recebe qualquer estimulação. O comportamento

nesse caso tem a função de encontrar o objeto que é também parte de suas causas.

Em nós, humanos, a cultura trouxe alterações importantes tanto ao plano causal quanto ao funcional. Ela não destruiu os sistemas que operavam antes de sua origem. Ela os transformou em algo que ainda não conseguimos entender. Curiosamente, a cultura criou os recursos que nos permitem organizar o pensamento científico e com ele progredir no entendimento do que fazem os outros animais, mas não se revela facilmente a si mesma. As próprias causas e funções de seu desenvolvimento constituem um desafio difícil que ainda é objeto de debate entre os que se dedicam a elucidá-las. Com métodos de observação e experimentação cada vez mais refinados, biólogos e psicólogos vêm progredindo de modo acelerado no estudo do comportamento animal e humano. A pergunta "Por que esse animal está se comportando desse modo?" recebe respostas cada vez mais amplas e convincentes. Quando trocamos animal por ser humano nessa indagação, as respostas são mais hesitantes, porém o progresso é indiscutível, e as próximas décadas deverão proporcionar descobertas fascinantes (Lorenz, 1981).

Agradecimentos. Agradeço ao Prof. Dr. Gilberto Fernando Xavier e ao Arnaldo Cheixas Dias pelos comentários e sugestões.

Bibliografia

- Autuori, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.-Hymenoptera-Formicidae). III. Escavação de um saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Arquivos do Instituto Biológico São Paulo, v.13, p.137-148. 1942.
- _____. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.). I. Evolução do saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Arquivos do Instituto Biológico São Paulo, v.12, p.197-228. 1941.
- _____. Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo (Hym. Formicidae). Revista de Entomologia, v.11. 1940.
- Lorenz K. Os Fundamentos da Etologia. Editora Unesp (tradução). 1981.
- Tinbergen, N. On Aims and Methods in Ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, v.20, p.410-433. 1963.
- Robert K, et al. Interspecific preening invitation display of parasitic cowbirds. A quarterly journal of ornithology. 1961.
- Buzzetti, D. Nurturing new life Ed. Terceiro nome 2004.

APRENDIZAGEM E MEMÓRIA

Rodrigo Pavão*

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP

Recebido 20jul08 / Aceito 24nov08

*rpavao@gmail.com

Resumo. A capacidade de aprender permite com que seja possível prever eventos futuros baseado nas regularidades passadas memorizadas, trazendo significativa vantagem adaptativa. Nessa revisão será apresentado um histórico do estudo da aprendizagem e memória, discutindo trabalhos que contribuíram para a distinção dos diferentes tipos de memória e seus mecanismos de funcionamento.

Palavras-chave. Aprendizagem, memória, histórico.

A alteração do comportamento de um organismo em decorrência de experiências prévias evidencia que esse organismo é capaz de aprender, pois adquire informações, e de memorizar, pois retém essas informações. Do ponto de vista fisiológico, a aprendizagem e memória resultam de modificações na circuitaria neural em função da interação do indivíduo com o ambiente.

O encéfalo humano é composto por bilhões de neurônios, cada neurônio se projeta para centenas de outros neurônios, e as regiões em que essas células se comunicam são denominadas sinapses. Um exemplo teórico de como alterações na circuitaria neural se relacionam com memorização de experiências está expresso na Figura 1, que mostra a condição anterior (à esquerda) e posterior (à direita) à experiência que foi memorizada. A circuitaria foi alterada pela formação de uma nova sinapse (o botão B) e pela alteração de uma sinapse pré-existente (o botão A que passou a ter maior contato com o corpo celular).

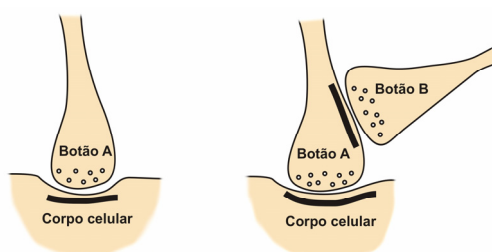


Figura 1 – Circuitos neurais antes (esquerda) e depois (direita) de uma experiência que foi memorizada. As modificações estruturais resultam em um novo padrão de atividade neural associado a essa memória.

O conhecimento atual sobre aprendizagem e memória é resultado do trabalho de inúmeros personagens; destacaremos os principais em um breve histórico do estudo da memória. O estudo experimental da memória teve início no século XIX, com o desenvolvimento do que hoje denominamos Psicologia Experimental.

Hermann Ebbinghaus (1885) foi pioneiro nessa área do conhecimento, com contribuições fundamentais como a de evidenciar que processos cognitivos são passíveis de

abordagem experimental, inspirando diversas novas investigações, além das contribuições metodológicas e teóricas. Ebbinghaus descreveu a dinâmica geral da aprendizagem e esquecimento. Para tanto, criou método eficiente para testar sua própria memória, eliminando fatores que pudessem enviesar os resultados como listas aleatorizadas de sílabas sem sentido – a informação a ser memorizada, metrônomo determinando o ritmo de leitura, etc. Com esses testes, descreveu processos relevantes e que se mantêm válidos até o momento atual, como a curva de esquecimento (Figura 2 – esquerda), que mostra a tendência ao decaimento exponencial das lembranças; e a curva de aprendizagem (Figura 2 – direita), que expressa a velocidade com que aprendemos – em fases iniciais do treino mais repetições são necessárias para atingir o desempenho adequado do que em fases adiantadas, em decréscimo também exponencial.

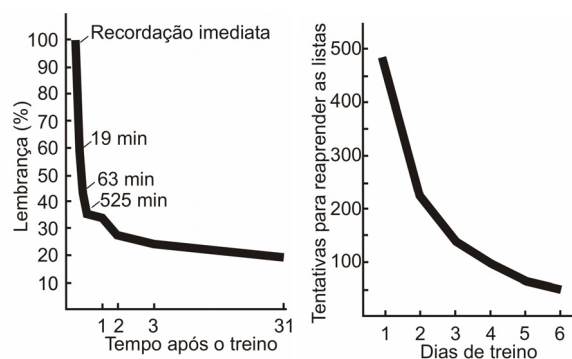


Figura 2 – Curva de esquecimento (esquerda) e curva de aprendizagem (direita) (Ebbinghaus, 1885).

William James (1890), um intelectual multidisciplinar, publicou seu livro *Principles of Psychology*. O conteúdo apresentadas nesse livro estão em grande acordo com as concepções atuais da psicologia científica. Um dos capítulos é dedicado ao tema memória, em que é feito um ensaio avaliando concepções de estudiosos da área, além de apresentar e discutir trabalhos experimentais como o de Ebbinghaus e de outros pesquisadores com abordagens similares. James propõe a existência de dois tipos distintos de memória: a primária e a secundária. A memória primária seria uma um registro que dura

poucos segundos ou minutos; essa memória é bastante suscetível a interferências. A memória secundária seria um registro mais duradouro, pois teria passado por um processo de consolidação que torna o registro robusto. A curva de esquecimento de Ebbinghaus (Figura 2 esquerda) é uma evidência experimental dos dois tipos de memória: o decaimento rápido inicial das lembranças associado a memória primária, a estabilização das lembranças dos estágios posteriores associada a memória secundária. James apresenta em outro capítulo de seu livro um outro tipo de memória, não consciente, os hábitos. Definiu que os hábitos são processos automáticos, reflexos, que podem ser inatos (instintos) ou aprendidos (como tocar piano).

O estudo da aprendizagem e memória foi realizado por outras áreas além da psicologia, como a fisiologia. Ivan Pavlov, que estudava reflexos (que entram na definição “hábitos” de James) descreveu que novos reflexos podem ser aprendidos. Ele descreveu o mecanismo de condicionamento, demonstrado pelo experimento em que cães, que salivam naturalmente ao receber alimento e não salivam ao ouvir campainha, ao serem submetidos a treinamento repetitivo em que são oferecidos alimento simultaneamente à campainha, passam a salivar ao ouvir campainha; que é um reflexo aprendido.

Serão apresentados dois experimentos que evidenciarão questões fundamentais sobre a fisiologia da memória. São os experimentos de Gold (1970) e Shashoua (1985). Gold e colaboradores (1970) expuseram ratos a uma câmara clara de uma caixa conectada, por uma porta tipo guilhotina, a uma câmara escura cujo assoalho é constituído de barras metálicas eletrificáveis. Os ratos rapidamente entram na câmara escura; no entanto, ao entrarem nessa câmara, levam um choque nas patas. Em tentativa posterior (teste), realizada 24 horas depois, os animais inseridos na câmara clara não entram na câmara escura (ver a barra vermelha da Figura 3). Animais de um grupo controle, que não receberam choque nas patas no dia anterior, entram rapidamente na câmara escura (ver barra verde da Figura 3). Em experimentos adicionais, a intervalos de tempo variáveis depois do treinamento com choque nas patas, foram aplicadas correntes elétricas no sistema nervoso dos animais, que geram choques eletro-convulsivos (ver Figura 3 - esquerda). Observa-se que quanto menor o intervalo de tempo entre o choque nas patas e o choque eletro-convulsivo, maior é o prejuízo de memória aversiva sobre o ambiente escuro. A medida que esse intervalo de tempo aumenta, menor é o efeito, como se o choque eletro-convulsivo perdesse sua efetividade para “apagar” a memória. (ver Figura 3 – direita, barras de cor laranja).

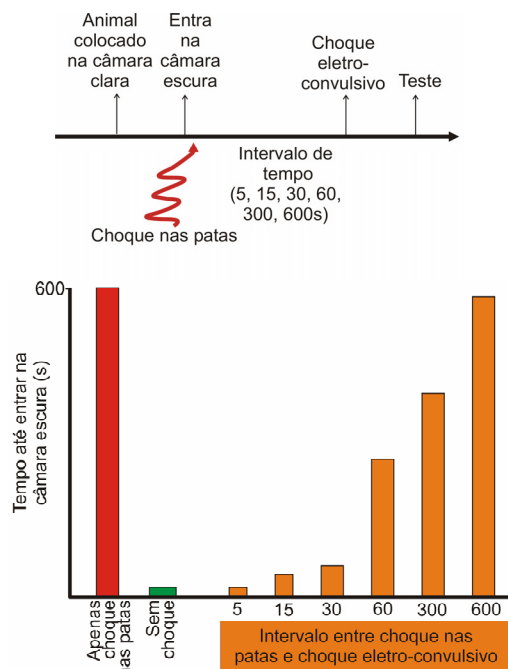


Figura 3 – Experimento ratos e choques. A organização temporal dos eventos (acima) e os resultados (abaixo): o tempo que os ratos submetidos aos diferentes tratamentos demoraram para entrar na câmara escura – quanto menor o intervalo de tempo entre o choque nas patas e o choque eletro-convulsivo menor é a lembrança do evento aversivo. Modificado de Xavier (2004) e Gold (1970).

Shashoua (síntese publicada em 1985) prendeu um flutuador nas nadadeiras peitorais de peixinhos dourados com o objetivo que os animais fiquem em posição desconfortável. Após longo esforço de cerca de 3 horas, alguns peixes conseguem volta à posição normal, apesar do flutuador (Figura 4, treino inicial representado pela curva verde). Se o flutuador for removido e recolocado três dias depois, os animais que aprenderam a tarefa mais rapidamente; i.e., os peixes conseguem voltar à posição normal em apenas 15 minutos, o que indica que eles aprenderam e retiveram a solução desse desafio (curva azul) (para detalhes sobre esses experimentos, ver Helene e Xavier, 2007a).

Em outro teste, Shashoua (1985) injetou valina marcada com hidrogênio radioativo (valina- H^*) no ventrículo encefálico de animais que ficaram por 4h com o flutuador, e valina marcada com carbono radioativo (valina- C^*) no ventrículo de animais que não foram treinados. Os encéfalos dos animais dos dois grupos foram homogeneizados conjuntamente e as proteínas foram separadas por peso molecular. A maioria das proteínas presentes estava marcada tanto com valina- H^* quando com valina- C^* ; porém, algumas delas estavam mais marcadas com valina- H^* , indicando que elas se originaram no cérebro dos animais que aprenderam a tarefa; essas proteínas foram denominadas ependiminas. Num terceiro teste, as ependiminas foram isoladas e injetadas em coelhos para

produção de anticorpos específicos contra as ependiminas. Então, os anticorpos foram injetados no ventrículo encefálico de peixes que tinham acabado de aprender a tarefa de nadar com o flutuador; no teste de memória realizado 3 dias depois, esses peixes demoraram cerca de 3h para voltar à posição normal (Figura 4, curva vermelha). Ou seja, esses animais comportam-se como se nunca tivessem sido submetidos ao treinamento. Presentemente, as ependiminas são denominadas “moléculas de adesão celular” e estão diretamente relacionadas com o fortalecimento e formação de sinapses.

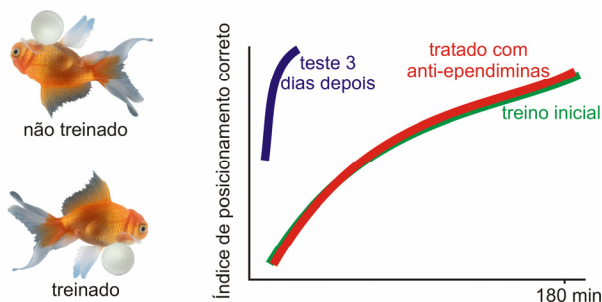


Figura 4 – Experimentos de Shashoua (1985) envolvendo aprendizagem em peixes dourados. Flutuadores foram presos aos animais, que em ficavam em posição desconfortável (esquerda, acima), com treino de cerca de 180 minutos ficavam e posição confortável (esquerda, abaixo) – curva verde. Em segundo momento, 3 dias depois, os flutuadores foram recolocados, e os animais demoraram cerca de 15 minutos para ficar na posição confortável, indicando que aprenderam essa habilidade – curva azul. Animais treinados tratados com anticorpos para proteínas envolvidas com a alteração de circuitos neurais apresentam desempenho similar a animais não tratados – os traços de memória foram apagados pelo tratamento. Modificado de Xavier (2004) e Shashoua (1985).

Em conjunto, os resultados dos experimentos envolvendo choques eletroconvulsivos e síntese de proteínas sugerem que há dois processos envolvidos na manutenção da memória. Um deles, mais instável, é prejudicado pelo choque eletroconvulsivo, estando relacionado ao padrão de atividade eletrofisiológica dos neurônios (frequência de disparos, por exemplo). O outro, associado com produção de proteínas, parece envolver alterações estruturais nas sinapses gerando circuitos alterados no sistema nervoso. Num certo sentido, esses dois tipos de processos parecem sobrepor-se aos descritos por James (1890).

O estudo de duplas dissociações, que consistem de prejuízos funcionais diferentes associados a lesões em estruturas anatômicas diferentes, também oferece elementos interessantes para elaboração de modelos dos sistemas de memória.

O estudo do caso do paciente H.M. é muito contribuiu para o desenvolvimento dessa área.

Esse paciente sofria de epilepsia intratável (na ocasião); o foco epilético situava-se no lobo temporal medial, bilateralmente. Então, na tentativa de ajudar o paciente, removeu-se essa estrutura cirurgicamente; isso resultou na remoção dos 2/3 anteriores do hipocampo e da amígdala, além de outras porções corticais (Scoville e Milner, 1957) (ver Figura 5, acima). H.M. foi curado da epilepsia; porém, exibiu uma perda de memória. A amnésia de H.M. era anterógrada (o paciente era incapaz de formar novas memórias) e também retrógrada (não era capaz de recordar de eventos passados; porém, neste último caso a amnésia era temporalmente graduada) (ver Figura 5, abaixo). O prejuízo cognitivo de H.M. estava restrito à aquisição de memórias de longa duração; suas capacidades perceptuais se mantiveram, assim como seu QI, sua personalidade e a memória de curta duração; ou seja, estes últimos, estavam todos preservados (Scoville e Milner, 1957).

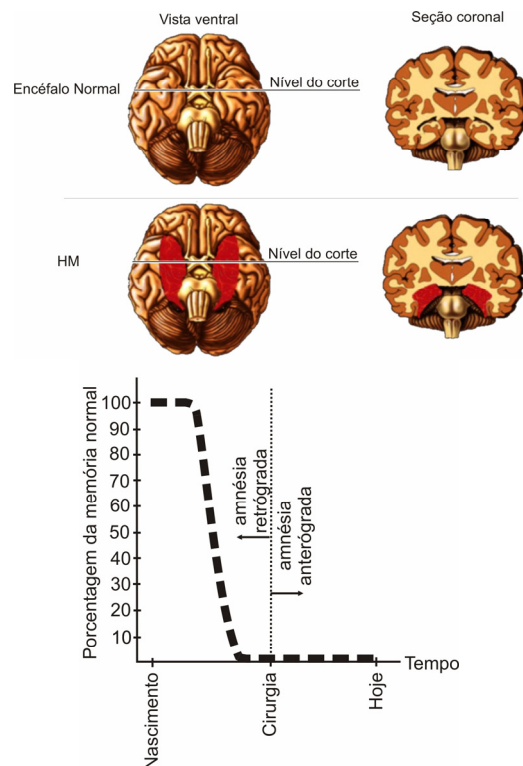


Figura 5 – A remoção do lobo temporal medial no paciente H.M. (acima). Os prejuízos de memória de HM apresentados ao longo do tempo, evidenciando amnésia anterógrada e retrógrada (abaixo). Modificado de Xavier, 2004 e Bear, 2002.

A dupla dissociação entre memória de curta duração e memória de longa duração é observada na análise conjunta de pacientes amnésicos (como o H.M.) e pacientes com lesões no córtex frontal ou parietal (Baddeley e Warrington, 1970). Esses últimos apresentam o quadro oposto ao dos amnésicos: que tem preservada a memória de longa duração e prejuízo na memória de curta duração. Vale

ressaltar aqui que mais uma vez foi mostrada a distinção entre memória de curta duração (associada à atividade elétrica) e memória de longa duração (associada à estrutura neural) proposta por James um século antes.

Voltando para o caso H.M., temos mais elementos interessantes a serem apresentados. H.M. conseguia adquirir e reter diversas informações por longos períodos de tempo. Por exemplo, aprendeu a ler palavras invertidas, como se apresentadas por meio de um espelho, após a cirurgia e também novas habilidades motoras e cognitivas (ver Helene e Xavier, 2007a, para detalhes). Apesar da proficiência na execução, se consultado sobre seu treinamento prévio nessas tarefas, alegava nunca tê-la executado.

Aparentemente, o hipocampo (e outras estruturas do lobo temporal medial) está envolvido com um processo de ativação repetitiva de circuitos envolvido na representação da informação, que determina alteração estrutural desses circuitos. Esse processo, denominado “potenciação de longa duração”, é fundamental para o arquivamento de informações sobre eventos experienciados. Esse processo parece essencial para o arquivamento das informações sobre “o que” ocorreu, mas não sobre “como” desempenhar uma tarefa percepto-motora. Na aquisição de uma habilidade, por exemplo, “como” andar de bicicleta, a aquisição envolveria a ativação repetitiva (que determina alteração estrutural dos circuitos) pelo treinamento em si, e envolveria regiões nervosas intactas no paciente H.M. Assim, embora o paciente adquira a habilidade motora, ele não é capaz de se recordar “que” já a praticou. Em outras palavras, a natureza da informação “saber que” é diferente da natureza da informação sobre “saber como” (ver Helene e Xavier, 2007a, para detalhes). As memórias “saber como” são atualmente denominadas memórias implícitas (o que faz bastante sentido, pois é muito difícil declarar como se anda de bicicleta) e “saber que” são denominadas memórias explícitas.

A dupla dissociação entre memórias de longa duração implícitas e explícitas é observada entre amnésicos e Pacientes com Doença de Parkinson (que exibem disfunções em estruturas nervosas denominadas gânglios da base). Os parkinsonianos exibem quadro oposto ao dos amnésicos (que, como vimos, tem lesão no lobo temporal medial). Os pacientes com disfunções nos gânglios da base exibem memória explícita preservada e prejuízo da memória implícita; esse prejuízo pode envolver tanto aprendizagem e desempenho de respostas motoras, como perceptuais (pacientes com Parkinson, por exemplo, exibem prejuízo na aprendizagem da habilidade de leitura de palavras invertidas) (Knowlton e col., 1996; Perretta e col., 2005). Amnésicos e parkinsonianos apresentam a

memória de curta duração preservada.

Assim, memória vem sendo classificada em (1) memória de curta duração ou memória operacional e (2) memória de longa duração. Por sua vez, a memória de longa duração pode ser subdividida em (2a) memória explícita e (2b) memória implícita. A Tabela 1 abaixo ilustra esses sistemas.

Tabela 1 – Sistemas de memória.

Memória de Curta Duração ex. lembrar número da lista telefônica	Memória de Longa Duração	
	Memória Explícita ex. lembranças	Memória Implícita ex. habilidades
mantida em amnésicos mantida em parkinsonianos prejudicada em pacientes com danos frontais	prejudicada em amnésicos, especialmente para eventos recentes. mantida em parkinsonianos mantida em pacientes frontais	mantida em amnésicos prejudicada em parkinsonianos mantida em pacientes frontais
dura poucos segundos ou minutos suscetível a interferências não consolidada (representada no padrão de atividade eletrofisiológica das redes neurais; e.g., frequência de disparos)	dura semanas ou anos é resistente a interferências consolidada (representada na estrutura das redes neurais; e.g., endiminas) – memória implícita pelo treino repetitivo, memória explícita pela reverberação (hipocampo)	

Agradecimentos. André Frazão Helene, Breno Teixeira Santos, Gilberto Fernando Xavier e Pedro Leite Ribeiro pelos comentários e sugestões.

Bibliografia

- Baddeley AD., EK Warrington (1970). Amnesia and the distinction between long-and short- term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. v. 9, p. 176-189.
- Bear MF.,BW Connors e MA Paradiso (2002). *Neurociências – Desvendando o Sistema Nervoso*. Porto Alegre 2ed, Artmed Editora.
- Carlson NR (1998). *Physiology of behavior*. Boston : Allyn and Bacon. 6a ed.
- Ebbinghaus H (1885). *Memory: A contribution to experimental psychology* (Henry A. Ruger & Clara E. Bussenius, Trad.). Original publicado em New York: Teachers College, Columbia University. (Original em alemão “Über das Gedächtnis” publicado em 1885).
- Gold PE., W Farrell e RA King (1971). Retrograde amnesia after localized brain shock in passive-avoidance learning. *Physiology & Behavior*. 7(5):709-712.
- Helene AF., GF Xavier (2007a). Memória (e a elaboração da) percepção, imaginação, inconsciente e consciência. Em Landeira-Fernandes J, Silva MTA (Eds.), *Intersecções entre psicologia e neurociências*, MedBook Editora Científica Ltda.
- Helene AF., GF Xavier (2007b). Interfaces entre a psicologia e as ciências biológicas: um olhar a partir da biologia. Em Bastos AVB, Rocha NMD (Org.). *Psicologia. Novas*

direções no diálogo com outros campos de saber.
Casa do Psicólogo.

- James W (1890). The Principles of Psychology. Em <http://psychclassics.yorku.ca> - 10jul2008.
- Knowlton BJ, JA Mangels, LR Squire (1996) A neostriatal habit learning system in humans. Science 273, 1399-402.
- Lashley KS (1929). Brain mechanisms and intelligence. Chicago: University of Chicago.
- Pavlov, IP (1927). Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex (G. V. Anrep, Trad.).

- Perretta JG., G Pari., RJ Beninger (2005). Effects of Parkinson disease on two putative nondeclarative learning tasks: probabilistic classification and gambling. Cogn Behav Neurol 18, 185-92.
- Scoville WB., B Milner (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesion. Journal do Neurology, Neurosurgery and Psychiatry; 20:11-21.
- Shashoua V. (1985). The role of extracellular proteins in learning and memory. American Scientist, 73, 364-370.
- Xavier GF (2004). Aula Memória. Disciplina BIF211 – Ciências Biológicas – USP.

EVOLUÇÃO DA VIVIPARIDADE EM SQUAMATA: CENÁRIOS EVOLUTIVOS E RARIDADE DOS ESTÁGIOS INTERMEDIÁRIOS

Renata Brandt Nunes*

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP

apoio financeiro FAPESP (03/13235-4)

Recebido 30jul08 / Aceito 04nov08

*renata.brandt@gmail.com

Resumo. A viviparidade em Squamata é derivada da oviparidade e surgiu mais de 100 vezes distintas dentro do grupo. Uma das hipóteses que melhor explica esta transição está relacionada aos requerimentos térmicos dos embriões em desenvolvimento. As trocas gasosas e umidade do substrato de incubação, entretanto, também são fatores fundamentais para sobrevivência nos estágios embrionários. Estes últimos fatores, por sua vez, podem ser os responsáveis pela raridade de estágios intermediários de desenvolvimento no momento da postura, uma vez que um compromisso evolutivo entre o prolongamento da retenção uterina e a espessura da casca é claramente identificado.

Palavras-chave. Evolução da viviparidade, Squamata, Estágios de desenvolvimento.

Introdução

O interesse pelo estudo da viviparidade em diversos grupos zoológicos surgiu pela curiosidade humana sobre um modo reprodutivo similar ao seu próprio. A viviparidade é recorrente na história dos vertebrados, com diversas origens independentes (Blackburn, 1999), e dentre todas as formas existentes no grupo, a modalidade presente nos Squamata é a que mais se aproxima à dos mamíferos. Apesar de representar um modelo potencial para a compreensão da viviparidade mamaliana, características únicas dos Squamata (como a ectotermia e a diferença na clivagem do vitelo) dificultam as tentativas de traçar paralelos entre as duas modalidades reprodutivas, sendo que esta abordagem comparativa é sempre apontada como perspectiva futura (Blackburn, 2006).

A viviparidade é considerada uma característica derivada da oviparidade (Lee e Shine, 1998). Seguindo a terminologia proposta por Shine (1985), são ovíparos os animais que fazem a postura de ovos com casca. Em contrapartida, os vivíparos são os animais dos quais os neonatos nascem completamente livres ou que depositam ovos recobertos por um fino saco membranoso do qual emergem os neonatos em até alguns dias. Embora a oviparidade seja a modalidade reprodutiva da ampla maioria dos Squamata, a viviparidade evoluiu pouco mais de 100 vezes de forma independente no grupo (Blackburn, 1999; Blackburn, 2006; Shine, 1985).

Apesar do predomínio das formas ovíparas, quase todas as espécies apresentam uma característica comum, que consiste na retenção uterina prolongada dos ovos (Shine e Thompson, 2006). As fêmeas, geralmente, atrasam a postura dos ovos por cerca de 1/3 do período total de desenvolvimento embrionário (Andrews e Mathies, 2000), que corresponde ao estágio 30 quando, por exemplo, o sistema circulatório já é funcional (*sensu* Dufaure e Hubert, 1961). A retenção uterina é considerada prolongada a partir do estágio 33, e são muito raras as posturas

de ovos nos estágios intermediários de desenvolvimento (entre 33 e 40). Assim, o propósito desta revisão é discutir algumas das hipóteses de como se deu a transição oviparidade-viviparidade e os motivos da raridade dos estágios intermediários. Recomenda-se a consulta da figura 1 para uma melhor compreensão da relação entre o tamanho dos embriões e o estágio de desenvolvimento embrionário.

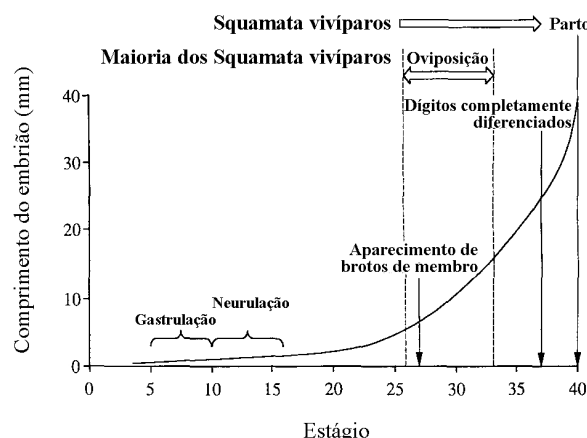


Figura 1: Relação entre o tamanho do embrião e o estágio de desenvolvimento para o lagarto vivíparo *Lacerta vivipara* (Lacertidae). Os estágios embrionários seguem a tabela de Dufaure e Hubert (1961), e há a indicação de eventos importantes no desenvolvimento (gastrulação, neurulação, aparecimento de brotos de membro, e diferenciação completa de dedos). Há ainda a indicação da faixa de estágios nos quais a maioria dos Squamata que são ovíparos faz a postura dos ovos, assim como o estágio correspondente ao parto para os Squamata vivíparos. Modificado de Andrews e Mathies (2000).

Transição para a viviparidade

A escassez de espécies que realizam a postura de ovos com embriões em estágios intermediários, sugere que a transição da oviparidade para viviparidade ocorre rapidamente ou ainda que as formas intermediárias não são adaptativas (Blackburn, 1995). Entretanto, a

existência de espécies que podem ser tanto ovíparas quanto vivíparas (bimodais), como certas espécies de lagartos, como *Lacerta vivipara* (Lacertidae), *Lerista bougainvillii* (Scincidae), e *Saiphos equalis* (Scincidae), sugere que esta é gradual (Calderon-Espinosa et al., 2006). Algumas populações ovíparas dessas espécies fazem a postura de ovos com embriões no estágio 30, mais avançado que a moda para Squamata (Andrews e Mathies, 2000).

Nas espécies bimodais, a extensão do desenvolvimento embrionário intra-uterino é correlacionada negativamente com a espessura da casca. A espessura da casca, por sua vez, combinada ao aumento da vascularização do oviduto, e ao desenvolvimento mais extenso da membrana corioalantóide são características interpretadas como modificações morfológicas e fisiológicas associadas com a transição evolutiva da oviparidade para viviparidade (Andrews, 1997; Heulin et al., 2002).

Lee e Shine (1998) concluíram que a viviparidade está sob restrição filogenética, pois evoluiu em alguns Squamata, mas não em tartarugas, Archosauria e Sphenodontia. Essa hipótese foi explorada em trabalhos posteriores por Andrews (1997), Mathies e Andrews (1996) e Andrews e Mathies (2000) com lagartos do gênero *Sceloporus*, comparando um clado incluindo espécies ovíparas e vivíparas (grupo *S. scalaris*) com um clado em que todas as espécies são ovíparas (grupo *S. undulatus*). Nas espécies ovíparas, foi estudada a capacidade para sustentar o desenvolvimento embrionário *in utero* sob condições que inibem a oviposição. Como conclusão, a evolução da viviparidade no grupo *S. undulatus* é limitada em razão da incapacidade dos embriões de continuarem seu desenvolvimento além do estágio normal de oviposição (Andrews e Mathies, 2000), com exceção de *S. virgatus* cujos embriões continuam se desenvolvendo até o estágio 37 (Andrews, 1997). Ao contrário da maioria das espécies do grupo *S. undulatus*, algumas espécies ovíparas do grupo *S. scalaris*, como *S. scalaris* e *S. aeneus*, e que são próximas a espécies vivíparas, têm a habilidade de sustentar a embriogênese *in utero* até estágios avançados, ao menos o estágio 36 em *S. aeneus* e 39.5 em *S. scalaris* (Mathies e Andrews, 1996).

Num trabalho mais recente, também com lagartos *Sceloporus* (Calderon-Espinosa et al., 2006), a abordagem do problema concentrou-se na evolução da retenção dos ovos. Estudando grupos de lagartos *Sceloporus*, o complexo *S. spinosus* (grupo-irmão do componente formado pelas espécies do grupo inteiramente vivíparo *S. formosus*) os autores exploraram a hipótese de que estes lagartos exibiriam uma maior capacidade de retenção dos ovos além do estágio normal para as espécies ovíparas do mesmo gênero (estágio 30). As fêmeas do grupo vivíparo

exibiram de fato uma maior capacidade de retenção de ovos com continuação do desenvolvimento intra-uterino dos ovos além do estágio normal de postura. Entretanto, o grau de desenvolvimento mostrou-se variável dentro das ninhadas, devido à morte de embriões durante a embriogênese. Possíveis fatores foram investigados e a posição e o grau de lotação dentro do oviduto não parecem afetar a sobrevivência dos embriões. Outros fatores podem estar relacionados à variação no estágio em que os embriões morreram, tais como a heterogeneidade no grau de vascularização do oviduto, a permeabilidade da casca do ovo a oxigênio ou mesmo diferenças individuais na capacidade de sobrevivência dos embriões sob pressão de oxigênio diminuída. Uma conclusão importante é que a alta taxa de mortalidade dos embriões retidos e das fêmeas grávidas sugere que a retenção dos ovos reduz o *fitness* e que a seleção não favoreceria normalmente essa característica.

As pressões seletivas operando nos estágios embrionários de oviposição envolvem as consequências do desenvolvimento *in utero* em contraste com o ninho, e vão depender, portanto, das respostas dos embriões a condições alternativas de incubação e da forma como essas respostas mudam ao longo do desenvolvimento. Resumidamente, os requisitos fisiológicos mais importantes são: temperaturas apropriadas, umidade e as trocas gasosas.

Influências do meio de incubação

A embriogênese continua normalmente apenas dentro de uma faixa térmica limitada e espécie-específica (Shine, 1999). Mudanças dentro dessa faixa podem alterar tanto a taxa de embriogênese quanto as trajetórias de diferenciação (Shine e Thompson, 2006). Isso significa que características fenotípicas dos Squamata como sexo da prole, cor, tamanho, forma, nível de atividade e desempenho locomotor (Ji e Brana, 1999; Ji et al., 2002; Deeming, 2004) são modificadas pela experiência termal antes da eclosão (no caso de ovíparas) ou do nascimento (no caso de vivíparas). É importante lembrar que a sensibilidade térmica não é constante ao longo da embriogênese, sendo mais pronunciada no começo do desenvolvimento (Andrews, 2004). Dessa forma, as características fenotípicas afetadas nos embriões variam de acordo com a duração do período de retenção uterina.

Os embriões, assim como todos os organismos aeróbios, precisam obter oxigênio e eliminar gás carbônico. O gás carbônico se difunde mais rapidamente através da casca do ovo do que o oxigênio (Deeming e Thompson, 1991) razão pela qual se acredita que o oxigênio seja um fator mais limitante ao se considerar custos e benefícios da retenção uterina de ovos

(Andrews e Mathies, 2000). É importante lembrar ainda que a difusão do oxigênio na água é quatro ordens de magnitude mais lenta que no ar. No útero, os poros da casca do ovo estão preenchidos por fluido, o que faz com que a condutância da casca seja reduzida, mas em estágios iniciais de desenvolvimento a demanda do embrião por oxigênio é também mais baixa (Vleck e Hoyt, 1991). Em seu curso normal, logo após a postura, a casca do ovo seca e os poros passam a ser preenchidos por ar, facilitando a troca gasosa no momento anterior ao grande crescimento exponencial na demanda energética do embrião, quando este está rapidamente aumentando de massa (Vleck e Hoyt, 1991).

A estrutura envolvida na troca gasosa do embrião com o meio é o córion, que se funde ao alantóide, e cresce em íntima associação à casca dos ovos. O corioalantóide cresce junto do embrião, e ao menos no lagarto australiano *Bassiana duperreyi* (Scincidae) (Stewart e Thompson, 1996), não atinge seu tamanho máximo até o estágio 35/36. Entretanto, a modulação das trocas gasosas pode também ser realizada pelo próprio embrião, através de mudanças na molécula de hemoglobina responsável pela afinidade do sangue por oxigênio (Ingermann et al., 1991), ou ainda aumentando a capacidade carreadora do sangue (Warburton et al., 1995).

Além de oxigênio, os embriões de Squamata também precisam de água para um grande número de processos fisiológicos (Packard, 1991). Em contraste com ovos de outros grupos de répteis como tartarugas e crocodilos, cujo conteúdo inicial de água corresponde a 78% (Belinsky et al., 2004), os ovos de Squamata contêm em média 69%, e 66% considerando somente os de casca pergaminosa (Belinsky et al., 2004). Os Squamata não dispõem de um reservatório de água como os outros grupos de répteis ovíparos, representado pelo o albúmen (Tracy e Snell, 1985), e por essa razão a água necessária para completar o desenvolvimento deve vir de fontes externas. Entretanto, ainda não está claro como ovos e embriões controlam a troca de água com o substrato, o que seria crítico para avaliar as pressões seletivas impostas pela postura em diferentes estágios embrionários. Até agora, sabe-se que a água precisa ser transportada pela casca, sendo um componente crítico, e que o embrião teria certa capacidade de controlar o fluxo de água através de gradientes osmóticos ou por meio de aquaporinas (Andrews e Mathies, 2000), proteínas integrais de membrana que transportam água seletivamente, sem gasto energético, também conhecidas como canais de água.

A casca dos ovos dos Squamata é um potencial empecilho às trocas gasosas e hídricas dentro do útero, sendo composta por uma

membrana orgânica e uma camada calcificada fina. Um curto período após a ovulação, os ovos seguem para o útero, onde estão localizadas as glândulas da casca (Thompson et al., 2004), provavelmente envolvidas com a deposição da camada orgânica (Heulin et al., 2005). A deposição desta camada acontece momentos depois da fertilização (Demarco, 1988), quando provavelmente os embriões estão num estágio muito inicial do desenvolvimento. A calcificação ocorre também no útero (Girling, 2002). O tempo total para a deposição da casca é consideravelmente maior que as 24 horas necessárias para as aves (Packard e Demarco, 1991). Ovos do lagarto *Sceloporus woodi* (Phrynosomatidae), por exemplo, levam entre 12 e 14 dias para a formação total da casca depois que chegam ao útero (Palmer et al., 1993). Portanto, algumas espécies ou seguram o desenvolvimento ou retêm os ovos por um período de tempo maior que o necessário para a formação completa da casca (Andrews e Mathies, 2000), implicando em uma certa restrição de trocas ao embrião.

Cenários evolutivos

E qual seria o cenário evolutivo que levou ao aparecimento da viviparidade?

A resposta a esta pergunta parece estar relacionada aos regimes termais aos quais os embriões são expostos. Os efeitos da temperatura sobre os embriões em desenvolvimento são mais pronunciados do que aqueles observados nos adultos (Birchard, 2004). Temperaturas mais altas aceleram a embriogênese e podem aumentar a viabilidade da prole (Birchard, 2004). Diante disso, o fato das temperaturas corpóreas maternas serem maiores do que as temperaturas dos ninhos em climas frios mas não em áreas mais quentes, sugere que a evolução da viviparidade é mais provável em áreas frias (Shine, 1985).

A hipótese dos “climas frios” concorda com dados de uma ampla variedade de táxons, adquirindo o status de ortodoxia (Shine, 1985) faltando, no entanto, testes diretos dessa hipótese (Mendez-de La Cruz et al., 1998; Hodges, 2004). Alguns estudos mediram diretamente as vantagens acumuladas devido ao prolongamento da retenção uterina dos ovos em climas frios (Shine, 2002). Algumas dessas vantagens podem também ocorrer em climas tropicais, por conta da aceleração no desenvolvimento embrionário resultando da seleção materna por temperaturas mais estáveis (Webb et al., 2006), em vez de mais altas (hipótese da manipulação materna *sensu* Shine, 1995). A hipótese de que a viviparidade evoluiu por benefícios ligados a restrições termais tem apoio empírico bastante robusto, apesar dos poucos táxons estudados (Shine e Thompson, 2006).

Os efeitos da temperatura de incubação nas taxas e trajetórias de desenvolvimento embrionário provavelmente foram as forças seletivas mais importantes para a transição da oviparidade para viviparidade entre os Squamata (Webb et al., 2006). Tendo em vista que (1) em áreas mais frias, em razão da termorregulação materna, o oviduto proveria os embriões com um ambiente mais quente que o ninho; (2) temperaturas mais altas aceleram a embriogênese, senão em todo, na maior parte do período de desenvolvimento, e (3) a diferença entre a temperatura média do oviduto e dos ninhos varia de forma consistente com a elevação e latitude (Shine e Thompson, 2006); é fácil imaginar um cenário onde a seleção natural favoreceria aumentos na duração da retenção uterina. Outros fatores, que também são mais variáveis nos ninhos do que nos ovidutos, têm menor probabilidade de conferir alguma vantagem, pois geralmente as variações não apresentam padrão clinal (Shine e Thompson, 2006).

Com relação às trocas hídricas, no solo os ovos estão sujeitos a um potencial hídrico (Ψ) que varia, por exemplo, em razão de diferenças na quantidade de chuva durante o ciclo de incubação (Packard, 1991). A variação de Ψ durante o período de incubação traz consequências ao *fitness* dos neonatos, como aumento do período de incubação, da taxa de crescimento, sucesso de eclosão e do tamanho dos filhotes, quando os ovos são incubados em substratos mais úmidos (Ψ maior) (Packard, 1991). Dessa forma, no estágio inicial de desenvolvimento, os embriões ainda não dispõem de estruturas específicas para controle de trocas (como o alantóide), sendo portanto incapazes de sobreviver em ninhos naturais (Shine e Thompson, 2006).

No útero, por sua vez, toda a superfície do ovo está em contato com um ambiente saturado e de Ψ constante no tempo (Shine e Thompson, 2006). Assim, as fêmeas devem reter seus ovos até a embriogênese atingir um estágio que garanta a regulação hídrica adequada quando no ninho. A deposição da casca é um processo contínuo que se prolonga até o estágio 27 (Palmer et al., 1993) e o ao menos nos lagartos scincídeos *Lampropholis guichenoti* e *Eumeces fasciatus*, é entre os estágios 30-31 que o corioalantóide se estende por todo o embrião (Stewart e Florian, 2000; Stewart e Thompson, 1996). Então, ambos os mecanismos de controle de trocas hídricas podem estar insuficientemente formados até esse momento.

Já sabemos que a demanda por gases respiratórios aumenta significativamente após o estágio 30. A inabilidade de ovos já depositados de realizar trocas gasosas adequadamente em ambiente saturado sugere que as trocas gasosas dentro do útero úmido podem tornar-se problemáticas à medida que o desenvolvimento

prossegue (Shine e Thompson, 2006). A ampliação na demanda por gases respiratórios impediria o prolongamento da retenção uterina além do estágio mais comum [o estágio 30 como sugerido por Shine (1985)] Na literatura, existem respostas contraditórias, até por dados de um mesmo autor. Ovos de *Sceloporus scalaris* forçadamente retidos até o estágio 39.5 não retardaram o desenvolvimento em relação aos ovos controle (postura no estágio 31-33.5), refutando a hipótese que a postura acontece quando as trocas gasosas *in utero* não são mais suficientes para sustentar o desenvolvimento embrionário (Mathies e Andrews, 1996). Entretanto, em *S. undulatus* a disponibilidade limitada de oxigênio *in utero* parece agir com uma restrição de desenvolvimento (Andrews, 2002). A favor dessa hipótese encontram-se ainda a correlação entre a espessura da casca e o estágio de desenvolvimento embrionário na postura dos ovos de Squamata que apresentam retenção uterina prolongada (Qualls et al., 1997). Contra os estágios intermediários está o fato da diminuição na espessura da casca tornar cada vez menos provável a sobrevivência dos ovos no ninho, pois os ovos se tornam mais vulneráveis a predadores, patógenos e a perda d'água (Andrews e Mathies, 2000).

Deste modo, a evolução da retenção uterina prolongada de ovos deve envolver uma pressão forte na seleção materna de sítios de postura e na diminuição da espessura da casca. O aumento do período de retenção uterina reduz a duração da exposição dos ovos a condições potencialmente desfavoráveis e letais dos ninhos, mas também exige cada vez mais a diminuição da espessura da casca. Isto, por sua vez, torna o ovo cada vez mais sensível ao ambiente do ninho, criando um ciclo de retro-alimentação positiva.

Uma vez que a retenção uterina passa do estágio 30 de desenvolvimento embrionário, o compromisso entre troca gasosa e balanço hídrico (diminuição da espessura da casca), impõe uma seleção forte para o prolongamento da retenção uterina até cobrir todo o período de desenvolvimento embrionário. Desta forma, poucos táxons que passam por esse cenário evolutivo ficam nos estágios intermediários de retenção.

Agradecimentos

A idéia dessa revisão se iniciou na disciplina BIF5774-3 e na elaboração de um texto de apoio à minha aula no V Curso de Inverno: Tópicos em Fisiologia Comparativa. A sua forma final se beneficiou bastante da leitura cuidadosa dos revisores da revista, em especial da revisão técnica a quem gostaria de agradecer muitíssimo. Menciono ainda Melissa Bars Closel, com quem conversei longamente sobre a retenção uterina.

Bibliografia

- Andrews, R. M. Evolution of Viviparity: Variation Between Two Sceloporine Lizards in the Ability to Extend Egg Retention. Journal of Zoology, v. 243, p. 579-595, 1997.
- Low Oxygen: A Constraint on the Evolution of Viviparity in Reptiles. Physiological and Biochemical Zoology, v. 75, n. 2, p. 145-154, 2002.
- Patterns of Embryonic Development *In*: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour. Nottingham, U.K.: Nottingham University Press, 2004.
- Andrews, R. M.; Mathies, T. Natural History of Reptilian Development: Constraints on the Evolution of Viviparity. Bioscience, v. 50, n. 3, p. 227-238, 2000.
- Belinsky, A. et al. Water in Reptilian Eggs and Hatchlings *In*: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour. Nottingham, U.K.: Nottingham University Press, 2004.
- Birchard, G. F. Effects of Incubation Temperature *In*: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour. Nottingham, U.K.: Nottingham University Press, 2004.
- Blackburn, D. G. Saltationist and Punctuated Equilibrium-Models for the Evolution of Viviparity and Placentation. Journal of Theoretical Biology, v. 174, n. 2, p. 199-216, 1995.
- Are Viviparity and Egg-Guarding Evolutionarily Labile in Squamates? Herpetologica, v. 55, n. 4, p. 556-573, 1999.
- Squamate Reptiles as Model Organisms for the Evolution of Viviparity. Herpetological Monographs, n. 20, p. 131-146, 2006.
- Calderon-Espinosa, M. L.; Andrews, R. M.; De La Cruz, F. R. M. Evolution of Egg Retention in the Sceloporus Spinosus Group: Exploring the Role of Physiological, Environmental, and Phylogenetic Factors. Herpetological Monographs, n. 20, p. 147-158, 2006.
- Deeming, D. C. Post-Hatching Phenotypic Effects of Incubation on Reptiles *In*: Deeming, D. C. (ed.), Reptilian Incubation. Environment, Evolution and Behaviour. Nottingham, U.K.: Nottingham University Press, 2004.
- Deeming, D. C.; Thompson, M. B. Gas Exchange Across Reptilian Eggshells *In*: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Demarco, V. G. The Timing of Eggshell Deposition in the Lizard Genus Sceloporus and the Evolution of Viviparity in Reptiles. American Zoologist, v. 28, n. 4, p. A131-A131, 1988.
- Dufaure, J. P.; Hubert, J. Table De Developpement Du Lezard Vivipare - *Lacerta (Zootoca) Vivipara* Jacquin. Archives D Anatomie Microscopique Et De Morphologie Experimentale, v. 50, n. 3, p. 309-8, 1961.
- Girling, J. E. The Reptilian Oviduct: A Review of Structure and Function and Directions for Future Research. Journal of Experimental Zoology, v. 293, n. 2, p. 141-170, 2002.
- Heulin, B. et al. Variation in Eggshell Characteristics and in Intrauterine Egg Retention Between Two Oviparous Clades of the Lizard *Lacerta Vivipara*: Insight Into the Oviparity-Viviparity Continuum in Squamates. Journal of Morphology, v. 252, n. 3, p. 255-262, 2002.
- Heulin, B. et al. Development of the Uterine Shell Glands During the Preovulatory and Early Gestation Periods in Oviparous and Viviparous *Lacerta Vivipara*. Journal of Morphology, v. 266, n. 1, p. 80-93, 2005.
- Hodges, W. L. Evolution of Viviparity in Horned Lizards (*Phrynosoma*): Testing the Cold-Climate Hypothesis. Journal of Evolutionary Biology, v. 17, n. 6, p. 1230-1237, 2004.
- Ingermann, R. L.; Berner, N. J.; Ragsdale, F. R. Effect of Pregnancy and Temperature on Red-Cell Oxygen-Affinity in the Viviparous Snake *Thamnophis Elegans*. Journal of Experimental Biology, v. 156, p. 399-406, 1991.
- Ji, X.; Brana, F. The Influence of Thermal and Hydric Environments on Embryonic Use of Energy and Nutrients, and Hatchling Traits, in the Wall Lizards (*Podarcis Muralis*). Comparative Biochemistry and Physiology a-molecular & Integrative Physiology, v. 124, n. 2, p. 205-213, 1999.
- Ji, X.; Qiu, Q. B.; Diong, C. H. Influence of Incubation Temperature on Hatching Success, Energy Expenditure for Embryonic Development, and Size and Morphology of Hatchlings in the Oriental Garden Lizard, *Calotes Versicolor* (Agamidae). Journal of Experimental Zoology, v. 292, n. 7, p. 649-659, 2002.
- Lee, M. S. Y.; Shine, R. Reptilian Viviparity and Dollo's Law. Evolution, v. 52, n. 5, p. 1441-1450, 1998.
- Mathies, T.; Andrews, R. M. Extended Egg Retention and Its Influence on Embryonic Development and Egg Water Balance: Implications for the Evolution of Viviparity. Physiological Zoology, v. 69, n. 5, p. 1021-1035, 1996.
- Mendez-De La Cruz, F. R.; Villagran-Santa Cruz, M.; ANDREWS, R. M. Evolution of Viviparity in the Lizard Genus *Sceloporus*. Herpetologica, v. 54, n. 4, p. 521-532, 1998.
- Packard, G. C. The Physiological and Ecological Importance of Water to Embryos of Oviparous Reptiles *In*: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Packard, M. J.; Demarco, V. G. Eggshell Structure and Formation in Eggs of Oviparous Reptiles *In*: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- Palmer, B. D.; Demarco, V. G.; Guillelte, L. J. Oviductal Morphology and Eggshell Formation in the Lizard, *Sceloporus Woodi*. Journal of Morphology, v. 217, n. 2, p. 205-217, 1993.
- Qualls, C. P.; Andrews, R. M.; Mathies, T. The Evolution of Viviparity and Placentation Revisited. Journal of Theoretical Biology, v. 185, n. 1, p. 129-135, 1997.
- Shine, R. A New Hypothesis for the Evolution of Viviparity in Reptiles. The American Naturalist, v. 145, n. 5, p. 809, 1995.
- Egg-Laying Reptiles in Cold Climates: Determinants and Consequences of Nest Temperatures in Montane Lizards. Journal of Evolutionary Biology, v. 12, n. 5, p. 918-926, 1999.
- Reconstructing an Adaptationist Scenario: What Selective Forces Favor the Evolution of Viviparity in Montane Reptiles? American Naturalist, v. 160, n. 5, p. 582-593, 2002.
- Shine, R.; Thompson, M. B. Did Embryonic Responses to Incubation Conditions Drive the Evolution of Reproductive Modes in Squamate Reptiles? Herpetological Monographs, n. 20, p. 159-171, 2006.
- Shine, R. The Evolution of Viviparity in Reptiles: An Ecological Analysis *In*: Gans, C.; Billet, F. (eds.), Biology of the Reptilia Volume 15. New York: John Wiley and Sons, 1985.
- Stewart, J. R.; Florian, J. D. Ontogeny of the Extraembryonic Membranes of the Oviparous Lizard, *Eumeces Fasciatus* (Squamata : Scincidae). Journal of Morphology, v. 244, n. 2, p. 81-107, 2000.
- Stewart, J. R.; Thompson, M. B. Evolution of Reptilian Placentation: Development of Extraembryonic Membranes of the Australian Scincid Lizards, *Bassiana Duperreyi* (Oviparous) and *Pseudemoia Entrecasteauxii* (Viviparous). Journal of Morphology, v. 227, n. 3, p. 349-370, 1996.
- Thompson, M. B. Et al. Placental Function in Lizards. Animals and Environments, v. 1275, p. 218-225, 2004.
- Tracy, C. R.; Snell, H. L. Interrelations Among Water and Energy Relations of Reptilian Eggs, Embryos, and Hatchlings. American Zoologist, v. 25, n. 4, p. 999-1008, 1985.
- Vleck, C. M.; Hoyt, C. F. Metabolism and Energetics of Reptilian and Avian Embryos *In*: Deeming, D. C.; Fergusson, M. W. J. (eds.), Egg Incubation: Its Effects

on Embryonic Development in Birds and Reptiles.
Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
Warburton, S. J.; Hastings, D.; Wang, T. Responses to
Chronic Hypoxia in Embryonic Alligators. Journal of
Experimental Zoology, v. 273, n. 1, p. 44-50, 1995.

Webb, J. K.; Shine, R.; Christian, K. A. The Adaptive
Significance of Reptilian Viviparity in the Tropics:
Testing the Maternal Manipulation Hypothesis.
Evolution, v. 60, n. 1, p. 115-122, 2006.