

Comportamento materno e paterno em roedores

Mauro Luís Vieira

Departamento de Psicologia
Universidade Federal de Santa Catarina
Campus Universitário, Trindade
88049-900 – Florianópolis – (SC) – Brasil
e-mail: mvieira@cfh.ufsc.br

Aceito para publicação em 08/05/2003

Resumo

Durante o comportamento reprodutivo, especialmente de mamíferos, constata-se vários tipos de interações sociais. A geração de novos descendentes, para muitas espécies, inicialmente, envolve a interação entre machos e fêmeas (cortejamento e acasalamento). A partir do nascimento da prole surgem outros indivíduos. Mãe, pai e filhotes passam a constituir um sistema dinâmico e interdependente. Os cuidados parentais podem ser diferentes dependendo das condições físicas dos filhotes. Na grande maioria das espécies de roedores, o filhote é bastante dependente, principalmente da mãe, para sobreviver. O pai também pode participar do cuidado à prole, embora não seja muito comum. Através desse artigo pretende-se apresentar evidências empíricas e construções teóricas que caracterizam o comportamento materno e paterno em roedores como sendo sistemas de motivação distintos, mas que podem atuar de forma interdependente. Embora não possa haver comportamento parental sem filhotes, nem sempre o grau de influência entre ambos é recíproco, tanto da mãe com o pai como entre os genitores e os

membros da prole. Através da análise comparativa envolvendo espécies com diferentes formas de organização social e, tendo como pano de fundo a Teoria da Evolução, podemos encontrar evidências empíricas e teóricas que explicam a distinção, interação e conflitos envolvendo mãe, pai e filhotes em roedores.

Unitermos: Comportamento parental, interação social, reprodução, roedores, psicologia comparativa.

Abstract

Reproductive behavior, especially in mammals, includes various types of social interactions. The generation of new descendents, for many species, initially involves interactions between males and females (courtship and mating). With the birth of pups, the mother, father and offspring each play a role in a dynamic and interdependent system. The need for parental care differs in accordance with the pup's physical condition at birth. In most rodent species, pups are highly dependent on maternal care for survival. Although in some species paternal care has been observed, to rear pups is predominantly the domain of the dam. The main aim of the present article is to demonstrate the empirical evidence and theoretical assumptions which characterize the maternal and paternal behavior in rodents as distinct motivational systems which are capable of interacting in an interdependent form. Family behavior are described in the context of a dynamic network of interactions (mother-father, parents-pups,) occurring in an asymmetric fashion. Extending from this article, comparative analysis among different species, which shows different forms of social organization, in the context of evolutionary theory, will uncover empirical proofs and theoretical constructs. These, in turn, will lead to explanations of the unique characteristics, interaction and, conflicts among mother, father and offspring.

Key words: Parental behavior, social interaction, reproduction, rodents, comparative psychology.

Introdução

Existem alguns momentos críticos relacionados com a sobrevivência das espécies. Um deles e, talvez um dos mais importantes, está relacionado com o comportamento reprodutivo que envolve não apenas a geração de novos descendentes, mas também o cuidado com a prole.

Podemos classificar o comportamento parental em função das características físicas e comportamentais dos filhotes durante o nascimento (Rosenblatt, 1992). Existem casos em que o filhote nasce bastante imaturo e necessita de extensivos cuidados maternos ou parentais. Os recém-nascidos apresentam capacidades sensoriais bastante limitadas; eles são incapazes de ver, ouvir e se locomover de modo coordenado. Não conseguem regular a temperatura corporal de forma independente e se alimentarem sozinhos. Nesse grupo podemos incluir muitas espécies de roedores e coelhos, bem como carnívoros.

Em outros casos o filhote já nasce com várias habilidades de comportamento que lhe garantem certa independência dos adultos. Nessas espécies o cuidado parental é esporádico para garantir a sobrevivência da prole. Os filhotes quando nascem são precoces. A visão, a audição, a locomoção e a termoregulação são bem desenvolvidas. Nesta categoria estão incluídas muitas espécies de ungulados, tais como ovelhas, cabras, vacas, cavalos e veados.

No terceiro grupo são classificados aqueles animais que apresentam características dos dois grupos anteriores ao mesmo tempo. Ao nascerem, os filhotes podem ver e ouvir, mas necessitam de ajuda para se alimentarem, se locomoverem, controlarem a temperatura corporal e se defenderem de predadores. Nesse caso podemos incluir o ser humano, algumas espécies de primatas não-humanos e aves, como as gaivotas.

No primeiro grupo os cuidados parentais são intensos e o filhote depende inteiramente dos pais logo após o nascimento.

Na segunda categoria, os cuidados parentais são menos frequentes. Os filhotes seguem as mães, ou eles são deixados em ninhos, e a mãe retorna periodicamente para alimentá-los. Eles também podem encontrar alimentos por conta própria. No último caso, os filhotes podem ser agarrar a mãe ou se locomover nos arredores quando ela está descansando.

Em mamíferos, a fecundação é interna e quem despende mais tempo e energia para gerar e cuidar da prole é a mãe. Além disso, na ampla maioria dos casos, durante o início do desenvolvimento dos filhotes, a mãe é a responsável direta pela alimentação da prole através da amamentação. Nosso conhecimento sobre a relação pais/descendentes está baseado, principalmente, em estudos sobre a relação mãe/filhote. No entanto, outros co-específicos podem apresentar cuidados em relação aos filhotes, como por exemplo, o pai.

O estudo do comportamento materno (CM) é uma das áreas mais tradicionais em psicologia comparativa. Como consequência, o número de dados disponíveis na literatura é proporcional ao interesse e importância dessa área. Através de um levantamento bibliográfico feito a partir de uma base de dados (PsycINFO), constata-se que de 1900 a 1999 foram produzidos 3332 trabalhos (artigos, principalmente, capítulos de livros ou dissertações e teses de pós-graduação) sobre CM (estudos empíricos, teóricos ou revisões envolvendo animais, principalmente, e também seres humanos). Em outra base de dados (Medline) esse número é bem maior em menos tempo. De 1965 a 1999 foram obtidas 4376 referências.

Por outro lado, quando o assunto é comportamento paterno (CP), o quadro é diferente. Embora também seja importante, essa área tem merecido menos atenção por parte dos pesquisadores. Na base de dados PsycINFO a primeira referência que aparece é de 1963. No entanto, é de 1974 a referência inicial sobre comportamento paterno em roedores. No total foram listadas 294

referências (apenas 8,8% em comparação com trabalhos relacionados com CM). Na Medline essa porcentagem aumenta um pouco, cerca de 14%.

Outro dado que merece ser comentado diz respeito à distribuição das referências ao longo dos anos. Em torno de 80% das citações bibliográficas encontradas na PsycINFO sobre CP são de 1990 em diante. Enquanto o interesse dos pesquisadores pelo CM tem uma história consistente ao longo do século XX, o estudo do CP sofreu um salto quantitativo (e qualitativo) considerável a partir da década de 1990 (Sartório e Vieira, 2001).

Semelhanças e diferenças na regulação do comportamento materno e paterno

O CM em mamíferos de um modo geral, e em roedores, de modo particular, é o produto de alterações hormonais que ocorrem durante a gravidez e o parto. Tem sido mostrado em ratos albinos (*Rattus norvegicus*), animais estes amplamente utilizados como sujeitos experimentais em pesquisas, que o CM é modulado pela estimulação somatosensorial que a fêmea recebe do filhote (Rosenblatt et al., 1979; Stern, 1989). Por exemplo, estímulos distais, tais como o som e o cheiro ajudariam a mãe a localizar a prole, enquanto a proximidade física com os filhotes é necessária para desencadear o comportamento materno de forma efetiva, fazendo com que a mãe ofereça alimento à eles, bem como proteção e aquecimento. No entanto, modelos de comportamento parental com base na regulação e modulação de fatores neuroendócrinos do comportamento materno nem sempre são apropriados para a compreensão do comportamento parental em machos (Brown, 1993), embora possa haver similaridades. Têm sido encontradas relações entre altos níveis de prolactina, baixos níveis de testosterona e comportamento paterno nos primeiros dias de vida dos filhotes no hamster anão (*Phodopus campbelli*), que é uma espécie de roedor em que a mãe e o pai cuidam dos filhotes (Reburn e Wynne-

Edwards, 1999). Também tem sido demonstrado que concentrações de prolactina são importantes para a adequada manifestação do comportamento materno em ratas fêmeas (Bridges et al., 1985). Constatou-se que a prolactina está correlacionada não apenas com o comportamento materno, mas também com o comportamento paterno em aves, peixes e mamíferos (Schradin e Anzenberger, 1999). Diante desses fatos, Wynne-Edwards e Reburn (2000) chegam a sugerir que os mesmos hormônios que estariam regulando o CM, também teriam influência, embora menor, sobre o CP, incluindo seres humanos.

Em termos neurais, a área pré-óptica medial (APoM) parece ser importante para a estimulação do cuidado parental em ratas fêmeas (Jacobson et al., 1980) e machos (Rosenblatt e Ceus, 1998). Em camundongos da Califórnia (*Peromyscus californicus*) lesões na APoM, tanto de machos como de fêmeas, provocaram aumento significativo na latência do comportamento parental; os animais lesionados passaram menos tempo perto dos filhotes e estes foram menos cheirados e limpados em comparação com o grupo controle (Lee e Brown, 2002).

Com relação aos fatores exógenos do comportamento parental, nem sempre os mesmos estímulos são eficientes para a expressão desse comportamento pelas fêmeas e pelos machos. Como as fêmeas passam pelo processo de gravidez e parto, isso lhes garante, em situações normais de reprodução, certeza em relação à origem dos filhotes. O investimento no cuidado da prole em mamíferos e aves, principalmente, pode ser um fator de extrema importância para assegurar a sobrevivência da espécie. Por esse motivo, a experiência derivada do parto (Rosenblatt, 1992) ou a estimulação que a mãe recebe dos filhotes (Guerra, 2000) são fatores decisivos na regulação do CM. Em ratos da linhagem Long-Evans, o canibalismo foi praticado por 22% das fêmeas primíparas que foram submetidas a cesariana; esse índice caiu para zero quando as fêmeas passaram pelo processo de parto (Stern, 1985). No caso da estimulação proveniente dos filhotes,

o investimento materno vai diminuindo a medida em que o filhote ganha idade, como por exemplo, em hamsters dourados (*Mesocricetus auratus*) (Guerra e Vieira, 1990) e camundongos albinos (*Mus musculus*) (Guerra e Vieira, 1989).

Contudo, é com o nascimento dos filhotes que o CM definitivamente emerge e se estabelece. Um pergunta inevitável que surge é: como os filhotes induzem a mãe para cuidá-los e alimentá-los? Quais os estímulos sensoriais provenientes dos filhotes que fazem com que a mãe cuide da prole? Um dos processos envolvidos na resposta dessas perguntas é a sensibilização. Em ratas virgens fêmeas (Long-Evans) estímulos distais (som ou visão) provenientes de filhotes contribuíram para que ocorresse a aproximação física destes com a fêmea (Stern, 1997). Contudo, para que o processo de cuidado dos filhotes fosse efetivo, foi necessária a estimulação somatosensorial. O contato físico com os filhotes pode ocasionar alterações no sistema nervoso central que ativam o CM em fêmeas virgens (Salm et al., 1988).

O grau de importância dos estímulos sensoriais provenientes dos filhotes depende da espécie que está sendo considerada. Ratos domésticos, por exemplo, que são animais de atividade noturna e que durante o período de repouso permanecem em tocas (ambientes escuros), possuem um sistema visual pouco seletivo. A visão parece ter função reduzida em relação a outros estímulos distais, como por exemplo, som e cheiro provenientes da prole (Stern, 1989). No entanto, é a estimulação somatosensorial, proveniente do contato peri-oral e ventral, a determinante crítica e primária da responsividade materna (Stern, 1989, 1990 e 1997). O conhecimento atual que se tem sobre a complexidade do CM em mamíferos parece indicar que a estimulação distal advinda dos filhotes faz com que a mãe se aproxime deles. Contudo, para que ocorra a amamentação e o cuidado à prole é necessária a estimulação somatosensorial.

Para o macho, no entanto, a situação é diferente. Pistas sensoriais advindas da interação com a mãe podem ser fatores

mais importantes para a expressão do CP do que propriamente a presença dos filhotes. No camundongo da Califórnia, a presença dos filhotes manteve o cuidado materno, mas não foi suficiente para a continuação do cuidado paterno (Gubernick e Alberts, 1989). A presença da mãe foi mais efetiva para a manutenção da responsividade paterna. Estímulos e experiências que o macho obtém do acasalamento e coabitação com a fêmea grávida são fatores importantes na estimulação do CP (Brown, 1986 e 1993).

Outro fator importante na modulação do comportamento parental, principalmente no caso do macho, é o sistema de acasalamento. Nas espécies em que a monogamia é a forma de organização social predominante ao longo do ciclo reprodutivo, machos mostram diferentes respostas, tanto endócrinas como comportamentais em relação às suas parceiras e filhotes do que machos de outras espécies. Um exemplo pode ser obtido com o hamster anão (Reburn e Wynne-Edwards, 1999). Em uma das espécies estudadas (*P. campbelli*), em que ambos os pais cuidam dos filhotes, foi encontrada uma relação entre altos níveis de prolactina, baixos níveis de testosterona e comportamento paterno, durante o período em que ocorre este cuidado. Em outra espécie (*P. sangorus*), em que apenas a mãe cuida dos filhotes, não houve mudanças hormonais similares, durante o mesmo período.

Em suma, através da figura 1, constatam-se diferenças e semelhanças em relação à modulação do comportamento parental de roedores. O grande fator de diferença entre machos e fêmeas nessa Ordem de mamíferos é justamente a fertilização interna do óvulo nas fêmeas. Fatores neuroendócrinos seriam mais importantes para as fêmeas do que para os machos durante a responsividade em relação aos filhotes. Por outro lado, estudos têm mostrado que hormônios até então conhecidos pelo papel significativo no cuidado materno, também podem estar relacionados com o comportamento paterno, tais como a ocitocina (Gubernick et al., 1995) e a prolactina (Schradin e Anzenberger, 1999).

Com relação aos fatores ambientais, os estímulos provenientes dos filhotes parecem ser decisivos para a modulação do comportamento materno. Para o macho, a experiência de cópula e coabitação com a fêmea, além de variáveis ecológicas (situações adversas, tais como baixa temperatura e escassez de alimento) parecem controlar o comportamento do pai em relação aos filhotes.



FIGURA 1: Fatores neuroendócrinos, genéticos, ecológicos e ambientais envolvidos na regulação do comportamento materno e paterno

Influência do pai sobre a sobrevivência, desenvolvimento físico e comportamental dos filhotes

Já é bem estabelecido na literatura a importância que a mãe representa para os filhotes em roedores. Por outro lado, poucas são as evidências sobre a influência do pai sobre a prole. A presença do pai pode estar relacionada com a alimentação e defesa dos filhotes contra possíveis predadores. Outra contribuição importante seria em relação ao controle térmico da prole. No camundongo da

Califórnia, quando a mãe foi retirada 12 horas por dia, do 1º. ao 18º. dia *postpartum*, mas o pai permaneceu com os filhotes, estes apresentaram temperatura corporal bem mais elevada do que em relação ao grupo em que o pai estava ausente (Dudley, 1974a). Além disso, quando os filhotes tinham a presença de ambos os pais, eles raramente foram deixados sozinhos (Dudley, 1974b). Em termos causais próximos, a presença do pai pode ter influência no metabolismo corporal da prole. Ou seja, nos casos em que os machos também cuidam dos filhotes, estes utilizariam menos energia derivada do leite materno para a produção de calor. A energia seria canalizada para o crescimento e desenvolvimento físico dos filhotes (Dudley, 1974a). Em gerbilos (*Meriones unguiculatus*) também foi encontrado que os filhotes criados com a presença do pai despenderam mais tempo no ninho e mais tempo em contato com os adultos do que naqueles grupos em que o pai era retirado no dia do parto (Elwood e Broom, 1978).

Dados obtidos com outras espécies de roedores também confirmam a hipótese de que um segundo adulto pode aumentar as chances de sobrevivência dos filhotes, deixando-os menos tempo sozinhos. No hamster anão (*P. campbelli*), a presença do pai ou de um tio reduziu pela metade a proporção do tempo em que a prole ficou sozinha (Wynne-Edwards, 1995).

Considerando o sistema termoregulatório do filhote e da mãe, a proteção contra predadores e a alimentação dos filhotes, para que o CP evoluísse, o pai deve ter tido papel importante na sobrevivência da prole. No entanto, pode ser que o papel do pai seja diferente dependendo das condições do ambiente. O pai contribuiria para a sobrevivência da prole em situações adversas, como, por exemplo, baixas temperaturas ou escassez de alimento. Em condições ideais de temperatura e alimento disponível, o papel do pai no crescimento e desenvolvimento do filhote seria minimizado. Esta hipótese pode ser verificada num estudo em que foi utilizado o camundongo da Califórnia como sujeito (Gubernick et al., 1993). Nessa espécie, pares de machos e fêmeas são exclusivamente monogâmicos (Ribble, 1991)

e eles permanecem juntos a menos que ocorra a separação forçada, como por exemplo, no caso da morte de um dos animais (Ribble e Salvioni, 1990). Portanto, poder-se-ia esperar que o pai nesse caso tivesse papel decisivo na vida dos filhotes. No entanto, nem sempre isso acontece. Gubernick et al. (1993) conduziram experimentos em laboratório em que os efeitos da remoção ou não do macho sobre o crescimento físico e sobrevivência dos filhotes de camundongos da Califórnia foram testados em três condições. Na primeira, os animais ficaram em condições ideais de temperatura (22 a 24 °C) e com alimento disponível. No segundo grupo, a temperatura foi reduzida para 8 a 10,5 °C (ambiente frio). Nesse grupo os animais também tinham alimento disponível. No último grupo, as condições eram bastante adversas. A temperatura era baixa (em torno de 9 °C) e os animais tinham que “forragear” (dar várias voltas em uma roda de atividade) para conseguir alimento. Os resultados obtidos foram coerentes com a hipótese acima. A presença do pai aumentou a sobrevivência dos filhotes em ambientes frios e quando os pais tinham que “forragear” para conseguir alimento. Outros estudos também confirmam que a importância do pai é mais evidente quando os animais são expostos a situações adversas (Cantoni e Brown, 1997; Wright e Brown, 2000; Wright e Brown, 2002). Por outro lado, quando o contexto é adequado em termos de disponibilidade de alimentos, ausência de predadores e temperatura ambiente (em torno de 22 °C), o pai não teve influência significativa com relação ao aparecimento de habilidades comportamentais, como por exemplo, locomoção e auto limpeza em filhotes de camundongos da Califórnia (Vieira e Brown, 2003).

Com relação ao crescimento físico dos filhotes, o pai também pode ter papel importante em algumas espécies. Em gerbilos, quando as mães foram obrigadas a cuidar sozinhas da prole, os filhotes foram mais lentos no desenvolvimento físico e comportamental (Elwood e Broom, 1978). Constatou-se que os filhotes abriram os olhos mais tarde e foram menos ativos do que aqueles criados por ambos os pais. Por outro lado, as mães

passaram menos tempo arrumando o ninho. Em outra espécie de roedor (“praire voles” – *Microtus ochrogaster*) em que o sistema de cuidar dos filhotes é biparental, ou seja, ambos os pais participam na criação da prole, também foram encontrados resultados semelhantes (Wang e Novak, 1992). Quando ambos os pais estavam presentes, a mãe despendeu menos tempo no ninho e os filhotes se desenvolveram mais rápido (iniciaram a ingestão de alimento sólido e saíram do ninho mais cedo), em comparação com filhotes sem a presença do pai.

Contudo, o pai pode influenciar de modo diferente o desenvolvimento dos filhotes se ele já teve experiência prévia no cuidado a filhotes. Filhotes de gerbilos nascidos de machos que já tinham experiência ganharam mais peso rapidamente e abriram os olhos mais cedo em comparação com machos inexperientes (Salo e French, 1989).

A presença do pai também influencia não só os filhotes lactantes, mas também filhotes desmamados. Em praire voles, quando os jovens permaneciam no ninho natal e o pai estava presente, eles despendiam mais tempo no ninho em contato com irmãos mais jovens do que se o pai estivesse ausente (Wang e Novak, 1994).

Resumindo, pode-se dizer que o papel do pai é importante naquelas espécies em que a mãe, em situações adversas, não consegue criar sozinha os filhotes. No entanto, mesmo o pai estando presente, a característica fundamental da prole, em roedores de um modo geral, é a dependência do filhote em relação ao adulto durante as etapas iniciais do desenvolvimento.

Conflitos entre o pai e a mãe e na relação destes com os filhotes

Investimento parental é definido como todo e qualquer investimento feito pelos pais em relação à prole e que aumenta as

chances de sobrevivência dos descendentes (Trivers, 1972). Para que isto aconteça, existe um custo. Os pais deixam de investir em outros filhotes, ocasionando um decréscimo no potencial reprodutivo em função dos cuidados fornecidos aos descendentes atuais. No entanto, os custos podem ser diferenciados em função do sexo dos pais. No caso de mamíferos, o investimento maior, geralmente, é feito pela fêmea em função da gravidez e da amamentação dos filhotes. Por outro lado, o potencial reprodutivo do macho é significativamente maior do que o da fêmea. O óvulo para a fêmea tem um valor bastante elevado, em comparação com o valor do espermatozóide para o macho (Krebs e Davies, 1993).

Essa diferenciação no potencial reprodutivo acaba gerando grande variação nas formas de acasalamento e cuidado em relação à prole (Daly e Wilson, 1978). No caso do macho, a quantidade de investimento parental pode estar associada com a probabilidade da paternidade (Trivers, 1972). Com efeito, o macho teria maior probabilidade de cuidar dos filhotes nas espécies monogâmicas do que em espécies em que o macho não tem certeza se o filhote é seu e que tem condições de acasalar com várias fêmeas.

A monogamia, embora sendo muito comum em aves (cerca de 90% das espécies são monogâmicas), é uma forma de acasalamento rara em mamíferos – mais ou menos 5% (Kleiman, 1977). A formação de pares durante o acasalamento e o cuidado com a prole é uma das formas mais complexas de organização social. Os animais precisam ter considerável grau de tolerância durante longos períodos de tempo e não apenas durante o acasalamento (Kleiman, 1977).

De um modo geral, a regulação dos cuidados parentais é determinada pela quantidade de investimento que é feito para gerar e criar a prole, pela probabilidade de conseguir futuros acasalamentos e pela sobrevivência dos filhotes se algum dos pais não está presente (Wright, 1994). Quanto maior a certeza em relação à paternidade da prole, menor a probabilidade de abandonar os filhotes.

Outro conflito que está relacionado com o comportamento reprodutivo é entre pais e descendentes. Independentemente do sistema de acasalamento, nem sempre pais e prole concordam com o momento em que deve ocorrer a separação entre ambos. É o que se chama de “conflito do desmame”. Para os filhotes seria mais vantajoso prolongar ao máximo o período de dependência em relação aos pais. Para estes seria mais vantajoso, em termos de sucesso reprodutivo, alocar tempo e energia para produzir novos descendentes, uma vez que os filhotes atuais já teriam condições de sobreviver sozinhos (Trivers, 1974).

O período em que o desmame ocorre é crucial para o sucesso reprodutivo da espécie. Se os filhotes forem desmamados precocemente poderão não sobreviver longe dos pais. Por outro lado, se os filhotes ficarem muito tempo na dependência dos adultos, estes poderão perder a chance de produzir novos descendentes e assim contribuir para a perpetuação da espécie.

Em um estudo sobre comportamento materno em camundongos albinos constatou-se que a estratégia de desmame pode estar relacionada com a manipulação parental de cuidados aos filhotes (Konig e Markl, 1987). Durante as duas primeiras semanas de vida os filhotes são completamente dependentes da mãe e esta investe considerável tempo e energia em atividades direta e indireta de cuidado materno. Durante a terceira semana os filhotes começam a ingerir alimento sólido – início do desmame. A mãe não agride os filhotes nesse período. No entanto, passa longos períodos de tempo longe do ninho e evita investidas dos filhotes para conseguirem acesso ao leite materno. Após a terceira semana a mãe volta a permanecer mais tempo no ninho sem que os filhotes procurem acesso às tetas da mãe. Outra estratégia de desmame que possivelmente contribui para a sobrevivência da prole e, por consequência, a perpetuação da espécie, está relacionada com a massa corporal dos filhotes. No mesmo estudo, constatou-se que filhotes de ninhadas pequenas (6 filhotes) foram desmamados mais cedo do que filhotes de ninhadas grandes (9-10 filhotes).

Outro conflito que aparece na relação pais/descendentes é em relação ao infanticídio. Nesse caso, o filhote, enquanto indivíduo, quase sempre não tem alternativa. O que prevalece é o interesse dos pais – em último caso, da espécie. A fêmea de hamster dourado pode provocar o infanticídio para ajustar o tamanho da ninhada em função das condições do ambiente (Day e Galef, 1977). No entanto, estresse e falta de experiência também podem contribuir para a redução da ninhada.

O infanticídio provocado pelo macho envolve outros fatores e é bem mais complexo. Embora o infanticídio também faça parte da estratégia reprodutiva dos pais (mãe e pai não investiriam em filhotes que não sejam seus próprios) ele precisa ser inibido para que o comportamento parental ocorra. Machos e fêmeas dispõem de mecanismos próprios para identificar se os filhotes possuem grau de parentesco ou não como causa última (origem evolutiva). O principal deles é a não aceitação de filhotes estranhos (Jakubowski e Terkel, 1982; Perrigo et al., 1993). Especificamente no caso do macho, pistas advindas da mãe são mais importantes do que os filhotes em si. As experiências de cópula e coabitação são fatores poderosos para evitar o infanticídio (Huck et al., 1982; Elwood e Ostermeyer, 1986; Cicirello e Wolf, 1990).

Considerações finais

O que o indivíduo é hoje em dia não é apenas o resultado de fatores imediatos próximos (desenvolvimento ontogenético, aprendizagem, influência ambiental e biológica), mas também consequência de predisposições e formas de se comportar que remontam milhares de anos atrás, que o indivíduo traz consigo através do código genético.

Para ilustrar a interdependência entre a mãe, o pai e os filhotes, é apresentado um modelo teórico na figura 2. Como fazem parte da interação social, os comportamentos materno e paterno

não podem ser explicados apenas em função de um indivíduo. Para que o comportamento parental ocorra é necessária a presença de filhotes. No entanto, nem sempre o grau de influência é o mesmo entre os participantes da interação social. A mãe tem mais influência sobre os filhotes do que o contrário. Os filhotes de mamíferos em geral, e de roedores em particular, são bastante dependentes da mãe durante as fases iniciais do desenvolvimento e dificilmente sobrevivem sem a presença materna.

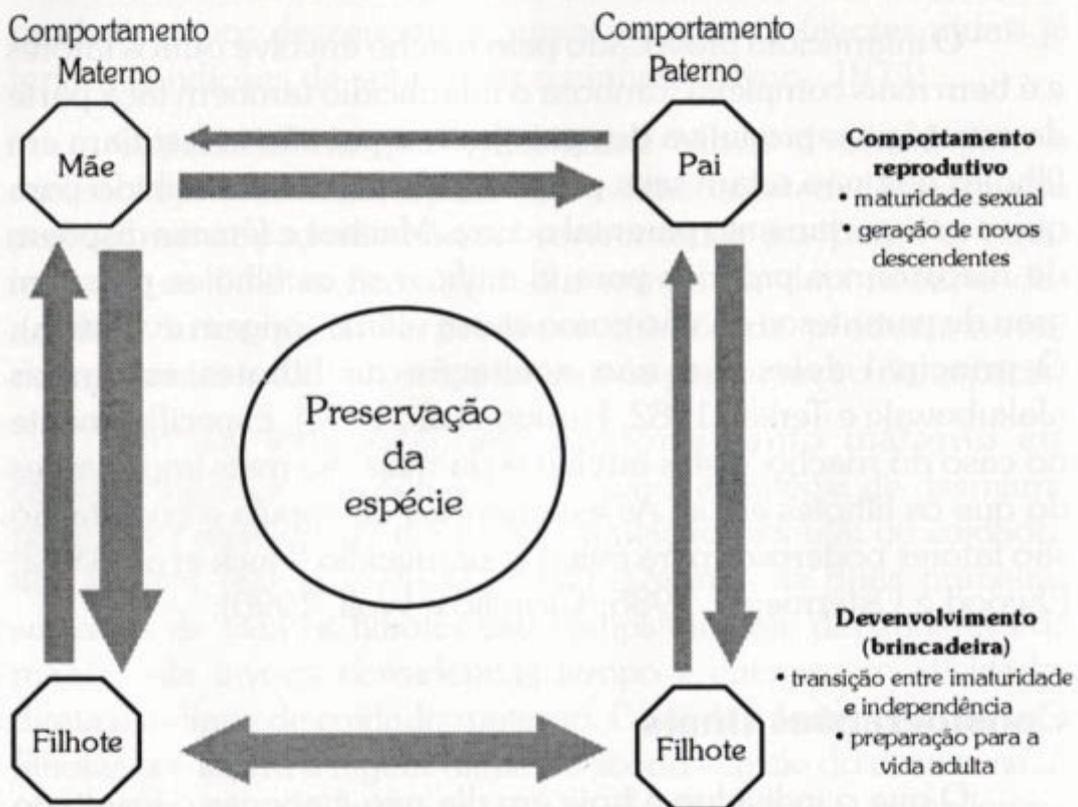


FIGURA 2: Esquema representativo da interação social entre pais e filhote. A espessura da fecha indica o grau de influência entre os participantes da interação social

No caso do CP, a mãe tem papel importante. No entanto, a mãe pode cuidar dos filhotes sem que o pai esteja presente, mesmo em espécies monogâmicas. Na ampla maioria das espécies de mamíferos, como foi visto anteriormente, o pai não participa do cuidado da prole. Por outro lado, o grau de influência do pai sobre os filhotes é maior do que o inverso. Diante de situações

adversas, a presença do pai em relação à sobrevivência dos filhotes parece ser decisiva em algumas espécies. Em outras situações, o pai pode interferir de forma negativa na vida dos filhotes, como é o caso do infanticídio, principalmente em situações em que a certeza em relação ao grau de paternidade é baixa.

A propósito, o modelo apresentado não esgota todas as possibilidades de interação social decorrentes dos padrões de cuidados parentais e desenvolvimento do filhote. Outros indivíduos podem participar desse processo. Por exemplo, em um grupo familiar podemos encontrar outros participantes, como por exemplo, filhotes mais velhos que já poderiam se afastar do grupo em busca de novas interações, mas que continuam presentes no grupo familiar natal. Nesse caso, esses indivíduos poderiam contribuir no cuidado de irmãos menores (Wang e Nowak, 1992), embora seja um assunto pouco explorado pela literatura. Uma das situações que pode surgir na monogamia obrigatória é os irmãos maiores cuidarem dos irmãos menores (Kleiman, 1977). Também podem participar no cuidado de filhote, fêmeas e machos adultos e maduros sexualmente que teriam condições de gerar novos descendentes a qualquer momento, mas, devido a alguma circunstância, ficam próximos aos filhotes de outros adultos. Futuros modelos deverão considerar também esses outros indivíduos que virtualmente podem participar no cuidado aos animais imaturos.

Com relação às perspectivas futuras de investigação empírica sobre os sistemas de motivação aqui considerados, são apresentadas algumas tendências. Uma delas é continuar investigando os fatores neuroendócrinos e ambientais envolvidos na regulação dos comportamentos. No caso do comportamento materno, o número de evidências empíricas e teóricas sobre a regulação desse comportamento é grandiosa, principalmente utilizando o rato como modelo, que se mostra bastante eficaz até hoje. No entanto, devido à própria natureza de estudos envolvendo a regulação neuroendócrina, ainda não são totalmente conhecidas as bases neurais do cuidado materno com a prole.

No caso do pai, estudos envolvendo situações adversas, comportamento paterno, crescimento e sobrevivência dos filhotes precisam ser continuados. Além disso, também estão surgindo estudos relacionando bases neuroendócrinas e comportamento paterno (Rosenblatt e Ceus, 1998; Lee e Brown, 2002). Embora o controle neuroendócrino seja aparentemente menos complexo no macho do que na fêmea, a fisiologia de machos que cuidam dos filhotes precisa ser mais bem conhecida.

Referências Bibliográficas

Bridges, R. S.; DiBase, R.; Loundes, D. D.; Doherty, D. C. 1985. Prolactin stimulation of maternal behavior in female rats. **Science**, **227**: 782-784.

Brown, R. 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its supression in adult male Long-Evans rats. **Journal of Comparative Psychology**, **100**:155-161.

Brown, R. 1993. Hormonal and experiential factors influencing parental behavior in male rodents: an integrative approach. **Behavioural Processes**, **30**:1-28.

Cantoni, D.; Brown, R. 1997. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus*. **Animal Behaviour**, **54**: 377-386.

Cicirello, D. M.; Wolf, J. O. 1990. The effects of mating on infanticide and pup discrimination in white-footed mice. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **26**: 275-279.

Daly, M.; Wilson, M. 1978. **Sex, evolution and behavior**. Wadsworth Publishing Company, Califórnia, USA, 462 pp.

Day, C. S. D.; Galef, B. G., Jr. 1977. Pup cannibalism: one aspect of maternal behavior in golden hamsters. **Journal of Comparative Physiology and Psychology**, **91**: 1179-1189.

Dudley, D. 1974a. Contributions of parental care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. **Behavioral Biology**, **11**: 155-166.

Dudley, D. 1974b. Paternal behavior in the California Mouse, *Peromyscus californicus*. **Behavioral Biology**, **11**: 247-252.

Elwood, R. W.; Broom, D. M. 1978. The influence of litter size and parental behaviour in the development of Mongolian gerbil pups. **Animal Behaviour**, **26**: 438-454.

Elwood, R. W.; Ostermeyer, M. C. 1986. Discrimination between conspecific and allospecific infants by male gerbils and mice before and after experience of their own young. **Developmental Psychobiology**, **19**: 327-334.

Gubernick, D. J.; Alberts, J. R. 1989. Postpartum maintenance of paternal behaviour in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. **Animal Behaviour**, **37**: 656-664.

Gubernick, D. J.; Winslow, J. T.; Jensen, P.; Jeanotte, L.; Bowen, J. 1995. Oxytocin changes in males over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. **Hormones and Behavior**, **29**: 59-73.

Gubernick, D. J.; Wright, S.; Brown, R. 1993. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. **Animal Behaviour**, **46**: 539-546.

Guerra, R. F. 2000. Mães, filhotes e uma análise dos custos do cuidado parental. In: C. Alonso & A. Langguth (eds). A primatologia no Brasil, Vol. 7, Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, p. 107-149.

Guerra, R. F; Vieira, 1989. Mother-infant interactions in the albino mice (*Mus musculus*). **Biotemas**, **2**: 61-80.

Guerra, R. F; Vieira, 1990. Some notes on mother-infant interactions and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). **Ciência e Cultura**, **42**: 1115-1123.

Huck, U. W.; Soltis, R. L.; Coopersmith, C. B. 1982. Infanticide in male laboratory mice: effects of social status, prior sexual experience and basis for discrimination between related and unrelated young. **Animal Behaviour**, **30**: 1158-1165.

Jacobson, C. D.; Terkel, J.; Gorski, R. A.; Sawyer, C. H. 1980. Effects of small medial preoptic area lesions on maternal behavior: Retrieving and nest building in the rat. **Brain Research**, **194**: 471-478.

Jakubowski, M.; Terkel, J. 1982. Infanticide and caretaking in non-lactating *Mus musculus*: influence of genotype, family group and sex. **Animal Behaviour**, **30**: 1029-1035.

Kleiman, D. G. 1977. Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology**, **52**: 39-69.

Konig, B.; Markl, H. 1987. Maternal care in house mice. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **20**: 1-9.

Krebs, J. R.; Davies, N. B. 1993. **An introduction to behavioural ecology**. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, Inglaterra. 420 pp.

Lee, A.; Brown, R. 2002. Medial preoptic lesions disrupt parental behavior in both male and female California mice (*Peromyscus californicus*). **Behavioral Neuroscience**, **116**: 968-975.

Perrigo, G.; Belvin, L.; Quindry, P.; Kadir, T.; Becker, J.; van Look, C.; Niewoehrer, J.; vom Saal, F.S. 1993. Genetic mediation of infanticide and parental behavior in male and female domestic wild stock house mice. **Behavioral Genetic**, **23**: 525-531.

Reburn, C.J.; Wynne-Edwards, K.E. 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental care and an uniparental mammal. **Hormones and Behavior**, **35**: 163-176.

Ribble, D.O. 1991. The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **29**: 161-166.

Ribble, D.; Salvioni, M. 1990. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, monogamous rodent. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **26**: 9-15.

Rosenblatt, J. S. 1992. Hormone-behavior relations in the regulation of parental behavior. In: Becker, J. B.; Breedlove, S. M. & Crews, D. (eds.). **Behavioral endocrinology**. Massachusetts Institute of Technology Press, Massachusetts, USA, p. 219-229.

- Rosenblatt, J. S.; Ceus, K. 1998. Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats. **Hormones and Behavior**, **33**: 23-30.
- Rosenblatt, J. S.; Siegel, H. I.; Mayer, A. D. 1979. Progress in the study of maternal behavior in the rat: Hormonal, nonhormonal, sensory and developmental aspects. **Advances Study in Behavior**, **10**: 225-311.
- Salm, A. K.; Modney, B. K.; Hatton, G. I. 1988. Alterations in supraoptic nucleus neurons of maternally behaving virgin rats. **Brain Research Bulletin**, **21**: 685-691.
- Salo, A. L.; French, J. A. 1989. Early experience, reproductive success, and development of parental behaviour in Mongolian gerbils. **Animal Behaviour**, **38**: 693-702.
- Sartório, R.; Vieira, M. L. 2001. Análise histórica e perspectivas atuais no estudo do comportamento parental em animais. **Revista de Etologia**, **3**: 119-128.
- Schradin, C.; Anzenberger, G. 1999. Prolactin, the hormone of paternity. **News in Physiological Sciences**, **14**: 223-231.
- Stern, J. M. 1985. Parturition experience influences initial pup preferences at later onset of maternal behavior in primiparous rats. **Physiology and Behavior**, **35**: 25-31.
- Stern, J. M. 1989. Maternal behavior: sensory, hormonal, and neural determinants. In: Brush, F. R. & Levine, S. (eds.). **Psychoendocrinology**. Academic Press, Nova Iorque, USA, p. 105-226.
- Stern, J. M. 1990. Multisensory regulation of maternal behavior and masculine sexual behavior: a revised view. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, **14**: 183-200.
- Stern, J. M. 1997. Offspring-induced nurturance: animal-human parallels. **Developmental Psychobiology**, **31**: 19-37.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.). **Sexual selection and the descent of man 1871-1971**. Aldine, Chicago, USA, p. 136-179.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. **American Zoologist**, **14**: 249-264.

Vieira, M. L.; Brown, R. E. 2003. Effects of the presence of the father on pup development in California mice (*Peromyscus californicus*). **Developmental Psychobiology**, **42**: 246-251.

Wang, Z.; Novak, M. A. 1992. Influence of the social environment on parental behavior and pup development of Meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and Prairie voles (*M. ochrogaster*). **Journal of Comparative Psychology**, **106**: 163-171.

Wang, Z.; Novak, M. A. 1994. Parental care and litter development in primiparous and multiparous Prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Journal of Mammalogy**, **75**: 18-23.

Wright, S. L. 1994. **The importance of parental care for pup survival and development in two species of mice (*Mus musculus* and *Peromyscus californicus*)**. Tese de doutorado, Dalhousie University, Canadá, 363 pp.

Wright, S. L.; Brown, R. 2000. Maternal behavior, paternal behavior, and pup survival in CD-1 albino mice (*Mus musculus*) in three different housing conditions. **Journal of Comparative Psychology**, **114**: 183-192.

Wright, S. L.; Brown, R. 2002. The importance of paternal care on pup survival and pup growth in *Peromyscus californicus* when required to work for food. **Behavioural Processes**, **60**: 41-52.

Wynne-Edwards, K. E. 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). **Animal Behaviour**, **50**: 1571-1585.

Wynne-Edwards, K. E.; Reburn, C. J. 2000. Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. **Tree**, **15**: 464-468.