UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

JULIANA MALANGE MARQUES

**O indivíduo em extinção: personalidade e conservação
em roedores de Mata Atlântica**

São Paulo

2014

JULIANA MALANGE MARQUES

O indivíduo em extinção: personalidade e conservação em
roedores de Mata Atlântica

(Versão original)

Tese apresentada ao Instituto
de Psicologia da
Universidade de São Paulo
para obtenção do título de
Doutor em Neurociências e
Comportamento

Área de Concentração:
Neurociências e
Comportamento

Orientadora: Prof.^a Dr.^a
Patrícia Izar Mauro.

Coorientador: Prof. Dr. Pedro
Luís Bernardo da Rocha.

São Paulo

2014

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTA TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Marques, Juliana Malange.

O indivíduo em extinção: personalidade e conservação em roedores de Mata Atlântica / Juliana Malange Marques; orientadora Patrícia Izar Mauro. -- São Paulo, 2014.

113 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Neurociências e Comportamento) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Consistência no comportamento 2. Personalidade 3. Conservação de espécies 4. Risco de extinção 5. Roedores 6. Mata Atlântica I. Título.

QL737.R6

MARQUES, Juliana Malange

O indivíduo em extinção: personalidade e conservação em roedores de Mata Atlântica

Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo
para obtenção do título de Doutor em
Neurociências e Comportamento

Aprovada em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

À minha querida mãe, pelo apoio
incondicional e pelo amor irrestrito.

E ao querido Lincoln,
pelo suporte logístico e emocional desde sempre.

Ao fazer biologia, ganhei proximidade com criaturas que me contam histórias. Às vezes, são bichos. Outras, rios e árvores. Sei que não estou romantizando. A biologia me serve de tradutora dessas criaturas e me ensina que existem linguagens não humanas que me humanizam.

Mia Couto

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar à minha querida orientadora, Patrícia Izar, por ter me recebido de coração e braços abertos, cheia de entusiasmo, me fazendo voltar a ver sentido na minha vida profissional. Pat, acho que você nem sabe, mas foi você quem me devolveu a crença na humanidade e na ciência. Todo meu agradecimento não será suficiente para demonstrar minha gratidão. Obrigada mesmo.

Ao meu querido Hilton: meu companheiro, meu amigo, minha fonte de inspiração! Eu nem tenho como colocar no papel tudo o que me vem quando tento te agradecer pelo seu imenso espaço na minha vida. Obrigada especialmente por me fazer olhar para o mar todos os dias a caminho do trabalho. Aprendo demais com você!

Ao fofo do Peu, meu pilar de sustentação em Salvador! Sempre disposto a lançar de toda sua coerência e lógica para me ajudar com meus problemas mais profundos. Você é iluminado e eu também sou por tê-lo em minha vida! Além de ser um amigo muito amável e querido, inspira com o seu entusiasmo e sua ética. Sou fã!

Ao meu primeiro e eterno orientador e querido amigo, Carlos Alberts! Agradeço hoje, especialmente, por ter me apresentado à etologia e aos roedores!

À professora Elisabeth Spinelli pelo apoio no início deste trabalho de tese.

Aos queridos membros da banca por terem aceito meu convite. Em especial, agradeço ao Fernando pelos brilhantes comentários durante o exame de qualificação que certamente aprimoraram meu trabalho. Também por ter me oferecido a oportunidade de cursar sua disciplina da pós-graduação, um raro presente que ganhei na minha formação. Obrigada! À Briseida Resende pelos ótimos comentários durante a qualificação, e à Renata Pardini pelas conversas e grande entusiasmo!

Ao pessoal incrível que me auxiliou na coleta dos animais, especialmente: Hilton, Victor Monta, Lucas Lulu, Marcelo Frajola. Não vou esquecer do empenho de vocês, que não pediram nada em troca, apenas me ajudaram! Vocês são incríveis! Agradeço também à Candelária Estavillo, pela ajuda essencial em mais de uma campanha de coleta.

Ao meu querido amigo Jorge Nei, que teve participação fundamental na coleta dos espécimes. Obrigada também pelo apoio moral.

Ao Chico, pela força e paciência que teve em me ensinar a usar o Primer. Obrigada!

Às minhas pupilas, meninas de ouro, que foram fundamentais na ajuda e no cuidado com os animais. Thai, eles foram bem mais felizes com a sua presença, com as sessões de bate-papo e de cafuné! Fabrine, também super cuidadosa e carinhosa com eles, garanto que promoveu muitos momentos divertidos para eles (e nós)! Vocês foram maravilhosas, meninas! Obrigada!

Aos amigos(as) que fazem minha vida mais feliz e divertida! Meus paulistinhas preferidos: Thá, Fê, Ríris, Juba, Igor, Bel, Gui, Gel, e todos os seus filhotinhos. (Gastei minha memória com a tese, então com certeza esqueci de pessoas que estão no meu coração, mas não na minha cabeça agora...me perdoem...). Pessoal querido de Salvador: Charbel, Carol, Peu, Chico, Vanessa, Jorge Nei, Ju Luca, Carol, Gabi, Shay, Dan, Lukinhas, Yus, Fátima, Price, Deco, Luana (et al!).

À minha amada família! Mami, Lincoln, Mari, Fi, Manuzinha, Junior e Sá. Mesmo sem entender muito bem o que eu faço e o porquê das minhas escolhas de vida, vocês são e sempre serão minha fortaleza. É o amor de vocês que me sustenta! Agradeço também à família Japyassú e, especialmente, ao carinho do meu querido sogrinho!

Quero agradecer ao meu pai (*in memoriam*), pelos caracteres herdados, principalmente os comportamentais!

À Val, pelos cuidados e atenção. Obrigada, querida, por me ajudar a entender melhor os sinais do meu corpo! E por todo o cuidado com minha saúde, especialmente nesta difícil reta final.

Aos roedores, que tornam a minha vida mais feliz! Obrigada por me mostrarem sua personalidade e me receberem todos os dias do mesmo jeitinho! Eu espero conseguir

dar um retorno à altura do que eles me proporcionaram. Foi demais conviver com estes animais! Um grande aprendizado!

À querida Cibele Biondo pela identificação das espécies coletadas.

Aos professores e pesquisadores do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, pelo apoio em algumas coletas, e pela oportunidade de integrar o Projeto de Excelência INOMEP.

Ao Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento do IP/USP- Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento, em especial ao prof. Marcelo Fernandes da Costa e à Clarice.

Ao Kevin, da Reserva Ecológica da Michelin, pela autorização de coleta na reserva e pelo suporte na estadia.

Ao CNPq, pela bolsa concedida.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	12
SEÇÃO 1.....	14
INTRODUÇÃO GERAL	14
PERDA E FRAGMENTAÇÃO DO HÁBITAT: IMPACTO DIFERENCIAL SOBRE ESPÉCIES	15
A RELEVÂNCIA DA PERSONALIDADE	21
EM BUSCA DE UMA ABORDAGEM INTEGRATIVA	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
ANEXO 1	34
SEÇÃO 2.....	35
DESCREVENDO A PERSONALIDADE EM ANIMAIS: VALIDAÇÃO DE TESTES COMPORTAMENTAIS PADRONIZADOS PARA ROEDORES SILVESTRES.....	35
RESUMO	36
ABSTRACT.....	37
INTRODUÇÃO	38
MATERIAL E MÉTODOS	43
SUJEITOS EXPERIMENTAIS	43
ÁREA DE ESTUDO E METODOLOGIA DE COLETA.....	44
DESENHO EXPERIMENTAL	46
REGISTRO DE DADOS COMPORTAMENTAIS	46
PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL.....	47
Justificativa para a abordagem multivariada	48
Teste do Campo Aberto (ESCURO - CA) e Campo Aberto Aversivo (CLARO - CAA)	49
<i>Hole board field/</i> Arena de buracos (AB)	51
Objeto Novo Central (ObjN)	53
ANÁLISE DE DADOS	56
Repetibilidade	56
Correlação	57
Considerações metodológicas	57

Efeito da massa.....	57
Ordem dos testes.....	58
RESULTADOS	59
DESCREVENDO TENDÊNCIAS COMPORTAMENTAIS.....	59
Teste do Campo Aberto (ESCURO - CA).....	59
Campo Aberto Aversivo (CLARO - CAA)	60
Arena de Buracos (AB)	62
Objeto Novo (ObjN)	63
TRAÇOS DE PERSONALIDADE.....	64
Análise de repetibilidade	64
Análise de correlação	64
DISCUSSÃO	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	71
ANEXO 2	81
ANEXO 3	85
SEÇÃO 3.....	86
A PERSONALIDADE PODE EXPLICAR A VULNERABILIDADE DIFERENCIAL DE ESPÉCIES À EXTINÇÃO?	86
RESUMO	87
ABSTRACT.....	88
INTRODUÇÃO	89
MATERIAL E MÉTODOS	92
RESULTADOS	94
Personalidade e risco de extinção.....	94
Eixo <i>slow-fast</i>	95
DISCUSSÃO	97
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
SEÇÃO 4.....	111
CONCLUSÕES FINAIS	111
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	113

APRESENTAÇÃO

Impactos ambientais de origem antrópica, tais como perda e fragmentação do hábitat, têm como decorrência a redução da área total de uma paisagem natural, assim como alterações secundárias em sua estrutura e composição. Estas alterações têm sido o principal fator de ameaça à integridade de populações naturais, culminando, cedo ou tarde, na extinção de espécies. Sabe-se, atualmente, que os processos de extinção determinísticos variam no espaço e no tempo e coloca-se em evidência o papel de atributos relacionados ao requerimento de hábitat, tais como os fisiológicos e comportamentais, na determinação desta vulnerabilidade diferencial de espécies.

A literatura tem apontado alguns fatores ecológicos que condicionam as respostas de populações/espécies a distúrbios no hábitat. No entanto, quando avaliados de forma isolada, esses fatores não explicam o fenômeno. Traços individuais ligados ao nicho ecológico estão associados à vulnerabilidade diferencial das espécies. Nos últimos anos, tem sido reconhecido o papel dos traços de personalidade nas relações ecológicas e processos evolutivos de animais: o conceito implica na estabilidade de comportamentos exibidos ao longo do tempo ou entre contextos distintos e ecologicamente importantes.

Nesta tese, adotamos uma abordagem que considera a variabilidade individual como informação biologicamente relevante para acessar os processos que ocorrem em níveis superiores de organização (populações e espécies). Na Seção 1, pretendemos contextualizar o problema da extinção de espécies. Apresentamos alguns dos principais avanços da pesquisa ecológica mostrando que a extinção de espécies não tem ocorrido de maneira aleatória; em seguida mostramos por que atributos do nível do indivíduo podem explicar processos em escalas superiores de organização biológica; por fim, mostramos o papel da personalidade e por que estes traços podem ser valiosos na busca de fatores preditores do risco de extinção de espécies. Na Seção 2 abordamos algumas controvérsias metodológicas acerca das estimativas de personalidade em animais de diferentes táxons, e propusemos um meio de validação das medidas de personalidade

tomadas por testes comportamentais padronizados, para os roedores silvestres estudados. Na Seção 3, abordamos o problema do declínio e extinção de espécies, avaliando traços de personalidade em cinco espécies com vulnerabilidade diferencial ao risco de extinção, e indicando se personalidade é um possível fator preditivo do risco de extinção. A Seção 4 traz as conclusões gerais e finais da tese.

SEÇÃO 1.

INTRODUÇÃO GERAL

PERDA E FRAGMENTAÇÃO DO HÁBITAT: IMPACTO DIFERENCIAL SOBRE ESPÉCIES

As taxas de declínio de populações e de extinção de espécies têm sido elevados a níveis acima do previsto por registros fósseis, e têm atingido os mais diversos biomas, inclusive e sobretudo, no Brasil. Este cenário atual de crise de biodiversidade tem sido referido como a sexta extinção em massa da história da Terra (Barnosky et al. 2011). Alterações de origem antrópica em paisagens naturais e são as principais causas de redução da biodiversidade na atualidade e levam à extinção de populações naturais (Arroyo-Rodriguez e Mandujano 2006, Navas e Otani 2007, Prugh et al 2008, Ribeiro et al 2009).

A diminuição da cobertura vegetal e a fragmentação florestal levam a mudanças em cascata que afetam tanto a configuração como a estrutura das paisagens terrestres (como por exemplo, isolamento e alterações no tamanho de fragmentos), bem como alteram a qualidade de remanescentes, levando a mudanças no microclima, a exemplo de efeitos de borda (Andrén 1994, Turner et al 2001, Fischer e Lindenmayer 2007). A manutenção da integridade de populações tem sido o alvo das pesquisas em ecologia e conservação nos últimos anos. É desafio da biologia identificar os fatores determinantes de extinção de espécies, ainda que eventos estocásticos estejam envolvidos neste processo (Chase e Myers 2011).

A influência da degradação e da fragmentação de hábitat sobre populações naturais é uma questão que tem sido profundamente abordada pela perspectiva da ecologia de populações e de paisagens. A vulnerabilidade de espécies a distúrbios no hábitat tem sido estimada com base em critérios de abundância ou ocorrência, e dependência em relação à qualidade e configuração do hábitat. Avaliando a abundância e/ou ocorrência das espécies em paisagens diferentemente afetadas pela perda de habitat (e.g., com diferentes porcentagens de cobertura vegetal remanescente) ou com diferentes estruturas (e.g., compostas por floresta contínua ou fragmentada; contendo fragmentos com distintos tamanhos e graus de isolamento), diversos autores concluem quais espécies são ou não são capazes de ocupar paisagens antropizadas e utilizar

recursos da matriz não florestada. Esses padrões de distribuição espacial observados em fragmentos de floresta e matriz não florestada indicam o grau de persistência de espécies (Pardini, 2004, Umetsu e Pardini 2007, Bueno 2008, Puttker et al 2008, Martins 2011).

Sabemos hoje, a partir destes estudos que descrevem o padrão de ocupação das espécies, que a perda de espécies em paisagens fragmentadas não ocorre de forma aleatória; as espécies não são igualmente afetadas por distúrbios no hábitat (Viveiros de Castro e Fernandez 2004, Fischer e Lindemayer 2007, Pardini et al 2009). Puttker e colaboradores (2014) sugeriram, a partir de ampla amostragem, que distúrbios no hábitat aumentam a relevância de fatores determinísticos em relação aos processos neutros associados à extinção de espécies.

A extinção de espécies é provavelmente causada por múltiplos fatores. Henle e colaboradores, em 2004, fizeram uma extensa revisão de estudos que testaram empiricamente fatores potencialmente capazes de prever processos de extinção de espécies em resposta ao ambiente fragmentado. Dentre 12 atributos analisados, seis mostraram-se relevantes: tamanho populacional, flutuação populacional, habilidades competitivas, especialização ao micro-hábitat, uso da matriz, raridade e posição biogeográfica. Com base nos dados obtidos nessa revisão, os autores expandiram e modificaram alguns critérios de classificação de sensibilidade de espécies proposto por trabalhos anteriores (como os de Bierdemann et al 1999 e Vos et al 2001, apud Henle et al 2004). Assim, as espécies mais sensíveis à perda de hábitat seriam aquelas que combinam os seguintes traços: baixa abundância natural/alto requerimento individual de área, altas flutuações populacionais, baixo potencial reprodutivo, baixo ou intermediário poder de dispersão, e requerimento de habitats especializados.

O fato de uma espécie ser comum ou abundante não explica por si só sua capacidade de resiliência: estudos empíricos têm sugerido que espécies abundantes localmente são mais vulneráveis à fragmentação do hábitat do que espécies raras (Lynam e Billick 1999; Schulze et al 2000; Bueno 2008). Martins (2011) enfatizou que a abundância local é um atributo correlacionado positivamente com especialização ao hábitat: quanto mais especializada ao recurso, melhor competidora é a espécie, menor a sua capacidade de dispersão e maior a sua abundância local. Portanto, espécies especialistas de floresta e que são abundantes localmente, tendem a apresentar maior

vulnerabilidade a distúrbios do que espécies raras, já que a área de vida relativa e taxa de dispersão destas últimas são maiores, em teoria (Thomas 2000, Bueno 2008, Martins 2011). Tilman e colaboradores (1994) propuseram um modelo teórico que prevê a ocorrência de soluções de compromisso (*trade offs*) entre habilidades competitivas e habilidades de colonização.

É consenso entre os autores que espécies especialistas de florestas têm uma maior sensibilidade a alterações no hábitat do que espécies generalistas. Autores que testaram a hipótese do limiar de extinção encontraram, para espécies de pequenos mamíferos especialistas de floresta, um limiar de 30% de cobertura vegetal - abaixo deste nível de porcentagem de hábitat na paisagem, a riqueza de espécies especialistas tem uma queda abrupta (ver, por exemplo, Estavillo et al 2013).

Metzger e colaboradores (2009), avaliando o atraso (*time-lag*) nas respostas populacionais à fragmentação, concluíram que espécies menos especializadas ao hábitat de floresta não são afetadas pela conectividade entre os fragmentos e nem pela dinâmica estrutural da paisagem porque, para tais espécies, a matriz é permeável, ou seja, os indivíduos percebem-na como hábitat. Fernandez e Viveiros de Castro (2009) ressaltaram a importância da qualidade da matriz não florestada na manutenção de espécies de pequenos mamíferos na Mata Atlântica; a qualidade da matriz não florestada tem relevância para a conservação de espécies especialistas (Pardini et al 2004, 2009).

O grau de especialização ecológica de uma espécie define sua amplitude de nicho, e é um dos fatores determinísticos que pode predispor-la ao risco de extinção (Viveiros de Castro e Fernandez 2004). Estes e outros autores têm salientado a importância de abordagens de processos mecanísticos envolvidos na viabilidade de populações. Considerar as características biológicas particulares das espécies em diferentes níveis de organização, complementando a abordagem da ecologia de paisagens, pode ser promissor na busca de preditores da vulnerabilidade diferencial à extinção.

NICHO ECOLÓGICO: DA ESPÉCIE AO INDIVÍDUO

Embora seja tradicionalmente vista como uma característica da espécie, a amplitude de nicho (grau de especialização ecológica) pode ser considerada em diferentes níveis de organização (Devictor et al 2010). O papel do indivíduo na determinação da amplitude do nicho de uma espécie pode ser maior ou menor a depender do grau de conservação de nicho (*niche conservatism*) ao longo da história evolutiva de um grupo e do quanto os indivíduos são especializados ecologicamente. Wiens e colaboradores (2010) ressaltaram que a crise atual da biodiversidade pode ser uma consequência de processos evolutivos lentos em traços ecológicos que tendem a se manter similares ao longo do tempo, especialmente em relação ao nicho ecológico, o que é previsto pela hipótese da conservação de nicho.

A presença de sinal filogenético na vulnerabilidade à extinção em pequenos mamíferos, indicaria que as respostas a distúrbios no hábitat poderia ser atribuída a uma ancestralidade comum. No entanto, em pequenos mamíferos da Mata Atlântica, a hipótese da conservação de nicho não se sustenta: analisamos dados de especialização ecológica em 18 espécies de pequenos mamíferos não voadores (roedores e marsupiais) da Mata Atlântica, e não encontramos sinal filogenético (função *multiPhylo signal*, pacote Picante em ambiente R) - $K=0,26$; $p= 0,71$. Também não encontramos sinal filogenético para o risco de extinção ($K=0,25$; $p= 0,78$) em 21 espécies deste grupo (Figura 1.1). A correlação de Felsenstein por contrastes independentes (realizada com o auxílio do programa Mesquite®) para estes dados em 18 destas espécies, pode ser vista na Figura 1.1.

Figura 1.1. Correlação de Felsenstein ($r=0.68$; $p<0.01$) entre grau especialização (estados 0: não especializada; 1: baixa especialização; 2: média especialização e 3: alta especialização) e índice de vulnerabilidade (maior a vulnerabilidade quanto mais o valor for próximo de 1). Porque este tipo de análise só é possível entre caracteres contínuos, o software interpreta os níveis discretos do caráter de especialização ao hábitat como contínuos e crescentes (coluna à direita). Filogenia adaptada de: Bonvicino e Moreira (2001); D'Elia (2003) e Miranda (2007), com as distâncias entre os ramos calculadas por passos evolutivos (número de nós). Os dados de especialização ao hábitat (direita) e índice de vulnerabilidade à extinção (esquerda) foram extraídos de Umetsu (2007), Bueno (2008), Pardini et al (2010) e Rossi (2011), que classificaram as espécies com base na ocupação de sítios de área contínua e de matrizes de diferentes composições. A tabela com os valores pode ser encontrada no ANEXO 1.

Ao contrário da expectativa teórica da hipótese da conservação de nicho de que espécies filogeneticamente próximas tendem a conservar suas características ecológicas de nicho no curso da evolução (Losos 2008, Wiens et al 2010), a comunidade de pequenos mamíferos da Mata Atlântica não exhibe esta relação da manutenção do nicho no curso de sua história evolutiva; para este grupo, a história evolutiva parece não determinar diferenças e similaridades no nicho. Requerimento de hábitat, um atributo associado com especialização, pode ser um fator determinante de extinção em pequenos mamíferos. Para suprir sua demanda de hábitat, os indivíduos adquirem e manipulam informações sobre o meio, e o fazem de modo diferencial, a depender de sua história de

vida (Mettke-Hoffman et al 2005). Sendo assim, qual seria o papel do indivíduo na determinação do nicho ecológico de uma espécie?

Especialização ecológica é um conceito estritamente ligado à definição de nicho (revisão em Devictor et al 2010), incluindo tanto a definição Grinelliana - resposta a determinados recursos -, como a definição Eltoniana - amplitude de papéis funcionais da espécie em seu ambiente. Neste trabalho, nos referimos apenas ao conceito Grinelliano de nicho, que mais se aproxima ao conceito de amplitude de nicho, e reflete a área de ocupação e distribuição de uma espécie (Wiens et al 2010).

Alguns autores salientaram que tratar os indivíduos como ecologicamente equivalentes em termos de nicho é uma simplificação extremada que não condiz com o observado na natureza (Bolnick et al 2003; Sargeant 2007; Bolnick et al 2010). Bolnick e colaboradores (2003) encontraram evidências para especialização ecológica no nível do indivíduo em mais de 90 espécies. Com base nestas evidências, tem sido defendida a visão de nicho como uma propriedade emergente dos fenótipos dos indivíduos, em contraposição à visão "tipológica" tradicional de nicho da população (Bolnick et al 2010).

A abordagem mecanicista, de nível do indivíduo, pode contribuir para explicar processos de extinção em níveis de populações e espécies; contudo, este tipo de abordagem tem sido ignorada (Chevin et al 2010). Cruz-Neto e Pardini (comunicação pessoal) vêm mostrando dados empíricos que convergem para a necessidade de uma abordagem que integre informação biológica de causalidade ascendente e descendente (genética, fisiológica, etológica e ecológica) na tentativa de entender o fenômeno de extinção de espécies, com especial foco para pequenos mamíferos.

Informações sobre o comportamento animal, que é muitas vezes negligenciada, pode ser uma ferramenta interessante e esclarecedora, e um preditor determinístico "endógeno" da resposta diferencial de espécies a modificações no hábitat (Fischer e Lindemayer 2007). Shochat e colaboradores (2006) argumentaram que o amplo entendimento dos padrões de distribuição de espécies em decorrência de urbanização recente só é possível por uma abordagem que integre processos ocorrendo no nível individual às pressões ambientais em escalas mais amplas. Nesta tese, focamos na

individualidade comportamental (personalidade) para explicar processos no nível de populações e espécies.

A RELEVÂNCIA DA PERSONALIDADE

A capacidade de perceber as alterações do hábitat e lidar com elas tem sido o foco dos estudos recentes que abordam personalidade animal e síndromes comportamentais, uma característica que tem efeitos na aptidão de indivíduos (Réale e Festa-Bianchet 2003, Smith & Blumstein 2008). Nesta tese, adotaremos o termo personalidade em seu amplo sentido. Por definição, personalidade é a estabilidade que se observa no comportamento ao longo de situações e/ou contextos e/ou ao longo do tempo. É, pois, um atributo que emerge do nível do indivíduo (Stamps e Groothuis 2010), embora seja possível de se observar pela consistência interindividual, ou seja, no nível da população (Japyassú & Malange 2014). Outros termos (temperamento, perfil ou tendência comportamental, síndrome comportamental) podem ser encontrados na literatura para se referir à personalidade.

O conceito de síndrome comportamental, por exemplo, que pode ser considerado análogo à personalidade, temperamento ou, ainda, “estilo de enfrentamento” (Gosling 2001, Bell 2007, Koolhaas et al 2010), é empregado sobremaneira para fazer referência a correlações entre contextos ou atividades ecológicas distintas (por exemplo, correlação entre atividade e exploração, agressividade e neofilia). Este termo é o mais utilizado nos estudos de ecologia comportamental atualmente; a palavra síndrome tem origem nos estudos de ecologia evolutiva para se referir a múltiplos traços que coevoluem (Sih e Bell 2008). Já o termo “estilo de enfrentamento” (*coping style*) tem sua origem e emprego em estudos da área de fisiologia (por exemplo, aspectos hormonais) subjacentes a uma determinada personalidade (ver trabalhos desenvolvidos por Koolhaas e colaboradores nos últimos anos). A adoção de um ou outro termo tem sido feita de maneira não criteriosa, justificada apenas pela tradição de cada programa de

pesquisa (Réale et al 2007) e, sabemos, diferentes termos para se referir a um mesmo conceito e diferentes conceitos associados a um mesmo termo podem comprometer a consolidação de uma área de pesquisa (Japyassú & Malange 2014).

Essas diversas terminologias mencionados acima têm nuances distintas mas, conceitualmente, todas postulam a ocorrência de (1) uma estabilidade no comportamento individual dentro de um mesmo contexto e/ou situação e/ou tempo e (2) a correlação entre os comportamentos ao longo de múltiplas situações e/ou contextos e/ao longo do tempo (Réale et al 2007). As correlações ao longo do tempo e/ou situações (repetibilidade) e entre contextos (análise de correlação simples - Pearson ou Spearman) são fenômenos que emergem do nível da população e são mensurados neste nível (Bell 2007, Brommer 2013).

Utilizaremos a definição proposta por Réale e colaboradores (2007), a qual exclui estados motivacionais e não faz referências a estados psicológicos subjacentes. Seguiremos dentro da proposta de definição de síndromes comportamentais feita por Sih e Bell (2008), para os quais a definição do conceito é baseada na correlação estatística, significativamente diferente de zero. Estes autores fizeram uma extensa revisão para esclarecer incongruências no uso do termo personalidade, e concluíram que, por definição, personalidade **NÃO** pressupõe: independência relacionada ao *status* em um grupo social; manutenção da estabilidade ao longo de toda a vida do animal, ao longo de múltiplos contextos e situações; base genética envolvida; tipos comportamentais bimodais; relação com comportamento subótimo. Mesmo correlações fracas e que apareçam em apenas um período na história de vida do animal podem ter significado biológico importante, a depender do quanto estas correlações estão sujeitas a pressões de seleção.

O estudo da personalidade é uma linha de pesquisa centenária dentro da psicologia humana mas, em animais, foi negligenciada durante muito tempo (Réale et al 2007). Embora tenha despertado interesse apenas recentemente, estudos de personalidade de animais em uma perspectiva ecológica e evolutiva têm aumentado substancialmente nas revistas de ecologia e evolução, especialmente na última década (ver revisão em Réale et al 2010). Diferenças individuais no comportamento são tradicionalmente tomadas como ruído, assim como variabilidade interindividual em outros traços biológicos. Porém, tem sido mostrado que esta variabilidade é

biologicamente informativa e mais comum e evidente do que o esperado; diferenças interindividuais consistentes têm sido encontradas para os mais diversos táxons - de invertebrados a vertebrados (Wilson et al 1994, Ogden 2012).

Traços de personalidade como, por exemplo, exploração e propensão ao risco, estão diretamente associados ao modo como os indivíduos respondem às mudanças em seu ambiente; estes traços influenciam estratégias ecológicas em diversas atividades como encontro de parceiros sexuais, construção de ninho, exploração do ambiente, dispersão, forrageamento e relações sociais hierárquicas (Dingemanse e de Goede 2004, Garamszegi et al 2009) e podem afetar a aptidão na medida em que têm efeitos sobre o sucesso reprodutivo e sobrevivência (Smith e Blumstein 2008). Geralmente mensurados em cativeiro, os traços de personalidade têm correspondência no ambiente natural, refletindo padrões de forrageamento (Herborn et al 2010). Sih e colaboradores (2004a,b) mostraram que traços de personalidade afetam as interações ecológicas, têm efeito sobre o padrão de distribuição das espécies e sobre a tendência das espécies de serem invasivas ou responderem bem a mudanças ambientais (espécies invasoras, por exemplo, possuem alto poder de dispersão, em função de uma síndrome comportamental de maior atividade/exploração).

A correlação entre comportamentos implica em um "carregamento comportamental" ao longo de diferentes contextos (*behavioral carryover* - Sih e Bell 2008). Tomando como exemplo o eixo de agressividade, indivíduos que exibem um comportamento anti-predatório mais agressivo serão previsivelmente os indivíduos mais agressivos em outras situações como, por exemplo, no cuidado parental. A correlação entre comportamentos explica as diferentes soluções de compromisso (*trade-offs*) ecológico, sem recorrer à teoria da optimalidade tradicionalmente adotada pela ecologia comportamental. Em uma síndrome atividade/exploração, por exemplo, um indivíduo com um alto desempenho em situações de forrageamento apresentará também níveis mais altos de exposição a predadores: em contexto de forrageamento este indivíduo será bem sucedido mas o mesmo não ocorre em contexto de predação.

EM BUSCA DE UMA ABORDAGEM INTEGRATIVA

Nesta tese, buscamos uma abordagem que integre o nível mecanístico das respostas comportamentais, emergindo do nível do indivíduo, aos processos ocorrendo em largas escalas espaciais. Traços mecanísticos podem ser preditores do risco de extinção, antecipando o declínio de espécies antes mesmo dele acontecer; são, portanto, ferramentas potencialmente úteis em ações intervencionistas de conservação da biodiversidade.

Avaliamos as respostas comportamentais de indivíduos de diferentes espécies de roedores silvestres a testes experimentais padronizados (testes de arena), que serviram como indicadores (*proxies*) de eixos de personalidade, para buscar entender se a vulnerabilidade diferencial a distúrbios no hábitat está relacionada com os dois aspectos ecológicos mais importantes da personalidade (como sugeriram Sih e colaboradores 2012): a tendência comportamental central da espécie e a variabilidade interindividual nos perfis comportamentais dentro de cada espécie.

Na Seção 2, analisamos de maneira exploratória os desenhos experimentais e os parâmetros de cada teste padronizado proposto como medida de personalidade para avaliar se, de fato, os traços extraídos refletem eixos de personalidade. A proposta para esta Seção foi validar os testes comportamentais padronizados para nosso estudo. As diferenças em tendência central e dispersão (heterogeneidade de tipos comportamentais) entre espécies vulneráveis e não vulneráveis a distúrbios no hábitat foram testadas e expostas na Seção 3.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrén, H. 1994. Effects of hábitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable hábitat: a review. *OIKOS*, 71:355-366.

Arroyo-Rodríguez, V. Y S. e Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15: 4159-4179.

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51–57.

Bell, A.M. 2005. Behavioral differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 464–473

Bell, A.M. 2007. News and Views: Personality in animals. *Nature*. 447: 539-540.

Biedermann, R., Hoffmann, E., Seufert, W. 1999. Auswahl von Tierarten in der Planungspraxis auf populationsökologischer Basis: Das Fallbeispiel Wirbellose in der Porphyrkuppenlandschaft. *In*: Amler K., Bahl A., Henle K., Kaule G., Poschlod P. and Settele, J. (eds) *Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis*. Ulmer, Stuttgart, Germany, pp. 29–37.

Brommer, J.E. 2013. Variation in plasticity of personality traits implies that the ranking of personality measures changes between environmental contexts: calculating the cross-environmental correlation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 1709-1718.

Bolnick, D.I., Svanba, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*. 161 (1): 1-28.

Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L., Paull, J.S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes. *Proceedings of The Royal Society B*. 277:1789-1797.

Bonvicino, C.R., Moreira, M.A.M.. 2001. Molecular Phylogeny of the genus *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome *b* DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 18 (2): 282–292.

Chase, J.M. & Myers, J.A. 2010. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Proceedings of The Royal Society B*. 366: 2351–2363.

D'Elia, G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*. 19: 307-323.

Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Ville, S., Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*. 47: 15-25.

Dingemanse, NJ, de Goede, P. 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*. 15: 1023-1030.

Estavillo, C., Pardini, R., Rocha, P.L.B.d 2013. Forest Loss and the Biodiversity Threshold: An Evaluation Considering Species Habitat Requirements and the Use of Matrix Habitats. *PLoS ONE* 8(12): e82369. doi:10.1371/journal.pone.0082369

Fernandez, F.A.S. & Castro, E.B.V. 2005. Vulnerabilidades diferenciais à extinção de mamíferos em fragmentos florestais e suas implicações para a conservação: a ecologia de populações encontra a ecologia da paisagem. *Anais VII Congresso Brasileiro de Ecologia*.

Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265–280.

Garamszegi, LZ, Calhim, S, Dochtermann, N, Hegyi, G, Hurd, PL, Jorgensen, C, Kutsukake, N, Lajeunesse, MJ, Pollard, KA, Schielzeth, H, Symonds, MRE, Nakagawa, S. 2009. Changing philosophies and tools for statistical inferences in behavioral ecology. *Behavioral Ecology*. 20:1363–1375.

Gosling, SD. 2001. From mice to men: What can we learn about personality from animal research. *Psychological Bulletin* 127:45–86. Henle, K, Davies, KF, Kleyer, M, Margules, C, Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.

Herborn, KA, MacLeod, R, Miles, WTS, Schofield, ANB, Alexander, L, Arnold, KE. 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*. 835-843.

Japyassú, H.F. & Malange, J. 2014. Plasticity, stereotypy, intra-individual variability and personality: Handle with care. Behavioural Processes. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.016>

Koolhaas, JM, De Boer, SF, Coppens, CM, Buwalda, B. 2010. Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology*. 31:307-321.

Lynam, A.J. e Billick, I. 1999. Differential responses of small mammals to fragmentation in a Thailand tropical forest. *Biological Conservation*, 91: 191-200.

Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*. 11: 995–1007.

Martins, TK. 2011. Determinantes ecológicos do risco de extinção: abundância local, amplitude de nicho, capacidade de dispersão e a resposta das espécies de pequenos mamíferos à fragmentação florestal no Planalto Atlântico Paulista. Dissertação Mestrado (Zoologia), Universidade de São Paulo - USP, São Paulo, SP.

Miranda, . 2007. Relações filogenéticas entre as espécies de roedores sul-americanos da tribo Oryzomyini analisadas pelos genes citocromo *b* e IRBP. Tese (Genética e Biologia Molecular), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Porto Alegre, RS.

Metzger, JP, Martensen, AC, Dixo, M, Bernacci, LC, Ribeiro, MC, Teixeira, AMG, Pardini, R. 2009. Time-lag in the responses to landscape changes in highly dynamic Atlantic Forest region (SE Brazil). *Biological Conservation* 142: 1166–1177.

Mettke-Hofmann, C, Wink, M, Winkler, H, Leisler, B. 2005. Exploration of environmental changes relates to lifestyle. *Behavioral Ecology*. 16:247–254.

Navas, C.A. e Otani, L. 2007. Physiology, environmental change and anuran conservation. *Phyllomedusa*, 6(2):83-103.

Ogden, L.E. Do animals have personality? 2012. *Bioscience*. 62(6): 533-537.

Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity Conservation* 13:2567–2586.

Pardini, R, Faria, D, Accacio, GM, Laps, RR, Mariano, E, Paciencia, PA, Dixo, M, Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* 142: 1178–1190.

Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T., Prado, P.I., Metzger, J.P. 2010. Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. *PLoS ONE* 5 (10): e13666. doi:10.1371/journal.pone.0013666

Prugh, LR, Hodgesb, KE, Sinclairc, ARE, and Brashares, JS. 2008. Effect of hábitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 20770 –20775.

Puttker, T, Meyer-Lucht, Y, Sommer, S. 2008. Fragmentation effects on population density of three rodent species in secondary Atlantic Rainforest, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 11–18.

Püttker, T., Bueno, A.A., Prado, P.I., Pardini, R. 2014. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos*, doi: 10.1111/oik.01018.

Réale, D, Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*. 65:463-467.

Réale, D, Reader, S, Sol, D, McDougall, PT, Dingemanse, NJ. 2007. Integrating temperament in ecology and evolutionary biology. *Biological Reviews*. 82:291-318.

Réale, D, Dingemanse, NJ, Kazem, AJN, Wright, J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions - The Royal Society B*. 365:3937-3946.

Ribeiro, MC, Metzger, JP, Martensen, AC, Ponzoni, FJ, and Hirota, MM. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

Rossi, N.F. 2011. Pequenos mamíferos não-voadores do Planalto Atlântico de São Paulo: identificação, história natural e ameaças. Dissertação Mestrado (Zoologia), Universidade de São Paulo - USP, São Paulo, SP.

Sargeant, B.L. 2007. Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, 116: 1431-1437.

Sih, A, Bell, AM, Johnson, JC, Ziemba, R. E. 2004a. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology*. 79: 241—277.

Sih, A, Bell, AM, Johnson, JC. 2004b. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 372—378.

Sih, A, Bell, A.M. 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the study of behavior*. 38: 227-281.

Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., Pruitt, J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*. 15 (3): 278-289.

Schulze, M.D., Seavy, N.E., Whitacre, D.F. 2000. A comparison of phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash and burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32: 174-184.

Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E., Hope, D. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 21(4): 186-191.

Smith, B.R. & Blumstein, D.T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*. 19 (2): 448-455.

Stamps, J. & Groothuis, T.G.G. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*. 85: 301-325.

Thomas, CD. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B (Biological Sciences)*. 267:139-145.

Tilman, D, May, RM, Lehman, CL, Nowak, MA. 1994. Hábitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371(1):65-66.

Turner, MG, Gardner, RH e O'Neill, RV. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag.

Umetsu, F, Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530.

Viveiros de Castro, EB, Fernandez, FAS. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119(1): 73-80.

Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M., Ter Braak, C.J.F. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist*, 158: 24–41.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, J., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 13: 1310-1324.

Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution (TREE)*. 9 (11): 442-446.

ANEXO 1

Tabela 1. Dados de especialização ao hábitat florestal e índice de vulnerabilidade a distúrbios no hábitat para 18 espécies de pequenos mamíferos (12 roedores e 6 marsupiais). Extraído de Umetsu (2007), Bueno (2008), Pardini et al (2010) e Rossi (2011).

Espécie	Ordem	Índice de vulnerabilidade	grau de especialização
Akodon montensis	Rodentia	-0,217	1
Bibimys labiosus	Rodentia	-0,06	0
Blarinomys breviceps	Rodentia	0,055	
Brucepattersonius soricinus	Rodentia	0,126	3
Delomys sublineatus	Rodentia	0,324	3
Drymoreomys albimaculatus	Rodentia	0,388	3
Euryoryzomys russatus	Rodentia	0,82	3
Juliomys spp.	Rodentia	0,604	2
Nectomys squamipes	Rodentia	-0,004	
Oligoryzomys nigripes	Rodentia	0,02	1
Oxymycterus judex	Rodentia	-0,068	1
Phyllomys spp.	Rodentia	-0,068	3
Sooretamys angouya	Rodentia	-0,088	2
Thaptomys nigrita	Rodentia	0,593	3
Marmosa paraguayana	Didelphimorphia	-0,08	
Marmosops incanus	Didelphimorphia	0,264	3
Marmosops paulensis	Didelphimorphia	0,333	3
Monodelphis iheringi	Didelphimorphia	0,611	3
Monodelphis sp. n.	Didelphimorphia	0,273	3
Monodelphis spp.	Didelphimorphia	0,384	3
Gracilinanus microtarsus	Didelphimorphia	-0,184	2

SEÇÃO 2.

**DESCREVENDO A PERSONALIDADE EM
ANIMAIS: VALIDAÇÃO DE TESTES
COMPORTAMENTAIS PADRONIZADOS
PARA ROEDORES SILVESTRES**

RESUMO

MALANGE, J. **Descrevendo a personalidade em animais: validação de testes comportamentais padronizados para roedores silvestres**. 2014. (48 pp.) Tese (Doutorado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

O estudo de personalidade animal é relativamente recente, com crescimento expressivo somente na última década e, com isto, muita controvérsia metodológica e conceitual estão presentes na literatura. Muitas ferramentas metodológicas têm sido usadas para acessar traços de personalidade em animais, sendo mais aceitas aquelas que não fazem referência aos mecanismos subjacentes (e.g. estados motivacionais) a estes traços, especialmente no campo da ecologia comportamental. A maioria destes estudos utiliza testes comportamentais padronizados e consagrados na literatura de psicologia. No entanto, questiona-se a validade destes testes para espécies silvestres, das quais não se conhece o repertório comportamental. Neste trabalho, avaliamos 5 espécies de roedores silvestres (N=51) em quatro paradigmas comportamentais: (1) campo aberto; (2) campo aberto "aversivo"; (3) arena de buracos (*hole board field*) e (4) arena com objeto novo central. A partir da quantificação das variáveis comportamentais descritas em etogramas e da interpretação das correlações comportamentais nos eixos de variáveis sintéticas obtidas por meio de análise multivariada (análise de componentes principais), extraímos os eixos comportamentais de: exploração, ousadia, neofilia e neofobia. Por meio de análises de repetibilidade e correlação validamos esses traços como eixos de personalidade.

Palavras-chave: roedores silvestres; personalidade; consistência; validação de construto; repetibilidade; correlação.

ABSTRACT

MALANGE, J. **Describing animal personalities: validity of standardized behavioral tests to wild rodents.** 2014. (48 pp.) Tese (Doutorado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

Animal personality is a growing research area, with an exponential growth in the last decade. Because of this, we can see a lot of conceptual and methodological controversies in the literature. Many methodological tools have been used to access personality traits in animals; the most accepted ones make no reference to the underlying mechanisms. In behavioral ecology, most studies use standardized behavioral tests from psychological studies. However, the validity of these tests are questionable for wild species, since they were designed for well known species. In this paper, we evaluate five wild rodent species (N = 51) in four behavioral paradigms: (1) open field; (2) aversive open field; (3) hole board field and (4) new central object. We quantify behavioral variables from ethograms and interpret the behavioral correlations present in synthetic variables obtained by multivariate analysis (principal component analysis). We interpret the behavioral traits as: exploration, boldness, neophobia and neophilia. Repeatability and correlation analysis provide the principal component axes validity as personality traits.

Key words: rodents; personality; consistency; construct validity; repeatability; correlation.

INTRODUÇÃO

Ao buscar corroborar modelos de optimalidade propostos tradicionalmente pela ecologia comportamental, pesquisadores notaram que a variabilidade interindividual observada empiricamente era maior do que aquela prevista por teoria como sendo fruto de "ruído" (veja em Ogden 2012). Desde o artigo seminal de Gosling, em 2001, que desconstruiu o medo do antropomorfismo e apontou caminhos para a pesquisa comparativa entre animais humanos e não humanos, traços estáveis e consistentes (*sensu* Stamps e Groothuis 2010) de comportamentos de indivíduos de diversos grupos animais têm sido assumidos como traços de personalidade.

Personalidade é definida como a variabilidade comportamental entre indivíduos, que é consistente ao longo do tempo (Stamps e Groothuis 2010) e/ou situações e/ou contextos (Sih et al 2004, dentre outros). Por se tratar de uma abordagem que considera a variabilidade que está fora dos limites da média populacional (variabilidade interindividual) como informação biologicamente relevante, o estudo da personalidade tem sido apontado como uma quebra de paradigma dentro da ecologia comportamental (Réale et al 2006). Ao considerar múltiplos contextos e/ou situações (*sensu* Sih et al 2004¹), esta abordagem problematiza a visão de ótimos e subótimos comportamentais, explicitando o caráter adaptativo das variadas soluções de compromisso ecológicos (Réale et al 2006). Ainda, ao tratar expressões comportamentais como atributos contínuos (e não discretos), permite incorporar a maior parte da variabilidade biológica observada na natureza (Wilson et al 1994).

Foi a partir do trabalho de Gosling que o estudo da personalidade animal começou a se consolidar dentro do campo da etologia e da ecologia comportamental, tendo crescimento expressivo na última década, como mostrou um levantamento da ocorrência do termo em revistas da área de ecologia e evolução (Réale et al 2010). Por

¹ Sih e colaboradores (2004) definem contexto como "uma categoria comportamental funcional" e situação como "uma série de condições em um dado ponto no tempo. Diferentes situações podem envolver diferentes níveis ao longo de um gradiente ambiental ou diferentes condições ao longo do tempo".

ser uma área de pesquisa ainda em fase de consolidação, muitas controvérsias metodológicas e conceituais têm sido identificadas (Carter et al 2013). Diferentes métodos têm sido usados para acessar um único traço de personalidade e múltiplos traços são acessados através de um mesmo método (Carter et al 2013, Mather & Logue 2013). Este problema pode gerar entraves para a expansão do campo de pesquisa: a falta de consenso entre pesquisadores pode ser a causa da escassez de formalização de modelos a serem testados em estudos de personalidade, como já apontaram Réale e colaboradores (2010).

Diversas metodologias para estimativa de personalidade estão disponíveis. Na pesquisa com humanos, a metodologia mais usual para acessar perfis comportamentais tem sido a classificatória, que pode ser baseada na autoclassificação ou na categorização por outros ("impressão") da personalidade de um indivíduo, que o classificam a partir de um modelo tradicional conhecido como "Big Five". Por este critério, um indivíduo poderia ser categorizado dentro de 5 domínios/constructos/traços de personalidade, que são "Extroversão", "Abertura para Experiência", "Escrupulosidade", "Neuroticismo" e "Socialização" (Hutz et al 1998, Gosling et al 2007, Koski 2011).

Em primatas não humanos, uma metodologia bastante usual é a classificação subjetiva por observadores humanos, o que pode ser criticado devido aos vieses de antropomorfismo na interpretação dos comportamentos de animais (Gosling 2001, Stamps e Groothuis 2010, mas veja Uher & Asendorf 2008). Paradigmas experimentais consagrados em psicologia têm sido utilizados para quantificar comportamentos e medir diferentes traços de personalidade em táxons não primatas. Alguns destes paradigmas/testes são: campo aberto, objeto novo ou ambiente novo, teste do espelho (*mirror test*), encontro com coespecífico, resposta a predador ou estímulo ameaçador, resposta a contenção (*trappability*), arena de buracos (*hole board test*), dentre outros (Verbeek et al 1996, Dingemanse et al 2002, Réale & Festa-Bianchet 2003, Réale et al 2007, Van Oers et al 2004, Blumstein et al 2006, Martin e Réale 2008, Garamszegi et al 2009, Stamps et al 2012).

A escolha pela categorização ou pela quantificação é feita com base na tradição de pesquisa e ambos os métodos apresentam seus prós e contras e suas limitações (Freeman et al 2011). Testes padronizados que quantificam comportamentos têm sido aceitos como meio mais parcimonioso para avaliar traços de personalidade em diversos

táxons animais, uma vez que as interpretações são baseadas em comportamentos observados naturalisticamente ou manipulados experimentalmente (Blumstein & Réale et 2007, Fernández-Juricic 2010, Koski 2011, Carere & Maestripieri 2013).

As respostas induzidas experimentalmente em testes padronizados podem ser criticadas porque os animais são forçados a exibir as respostas em situações que podem jamais terem sido previstas em seu ambiente natural. Weiss & Adams (2013) indicaram que alguns testes comportamentais usados como estimativas de personalidade são específicos para certas espécies. Por esta razão, autores vêm apontando a necessidade de algum meio de validação das respostas comportamentais a testes padronizados, seja por abordagens ecológicas, fisiológicas ou por múltiplos métodos (Réale et al 2007; Uher & Asendorpf 2008; Archard & Braithwaite 2010; Koski 2011; Freeman et al 2011).

Em psicometria, a coleta de dados a partir de indicadores está sempre atrelada à validação dessas medidas (Alexandre & Coluci 2011). Um tipo comum de validação é a validade de face (*face validity*), na qual correlaciona-se a definição teórica de um traço com a resposta do sujeito a determinado teste/questionário (Alexandre & Coluci 2011; Carter et al 2013). Nos estudos de personalidade animal, em ecologia comportamental, a validação não é especialmente uma preocupação dos pesquisadores; neste caso, um traço é geralmente definido pelo contexto de teste (paradigma experimental) e, muito frequentemente, a confirmação do traço extraído é uma etapa negligenciada: assume-se *a priori* que os diferentes testes comportamentais estão medindo diferentes traços de personalidade.

Réale e colaboradores (2007), em sua extensa revisão, sugeriram diretrizes, que são amplamente aceitas na literatura, para que os testes padronizados sejam desenhados de maneira inequívoca. O objetivo de delimitar com exatidão os desenhos experimentais é extrair os 5 eixos "universais" de personalidade: timidez-ousadia, exploração-evitação, atividade, agressividade e socialidade. De fato, o contexto de teste influencia as respostas comportamentais e, por isso, o próprio desenho experimental pode diferenciar o significado de respostas comportamentais similares (Carter et al 2012).

Mesmo assim, as respostas aos testes podem ser muito variáveis, especialmente quando métodos tradicionalmente empregados para linhagens de animais de

laboratório são utilizados para descrever personalidade em animais silvestres. Manaf e colaboradores (2003) mediram as respostas comportamentais de ratos-de-espinho a testes padronizados para ratos de laboratório (campo aberto e labirinto em cruz). Eles não encontraram diferenças entre as respostas comportamentais das três espécies de ratos-de-espinho quando utilizaram somente medidas convencionais; encontraram diferenças, no entanto, quando incluíram outras medidas comportamentais que não eram tradicionalmente utilizadas neste tipo de teste, mas que faziam parte do repertório comportamental das espécies. Outros estudos obtiveram conclusões similares (e.g. Holmes et al 2000).

Esses estudos indicam que não é satisfatório que as estimativas de traços de personalidade estejam restritas ao contexto de teste, isto é, que sejam determinadas *a priori*. Embora dificilmente se questione a confiabilidade e acurácia metodológicas quando utilizados os paradigmas experimentais padronizados (Gosling 2001, Koski 2011), um meio de validação é importante. A confirmação do traço de personalidade mensurado em um teste pode ser feita observando-se a intercorrelação entre comportamentos exibidos nos contextos de teste e o desenho experimental do próprio teste (validade de face ou de constructo).

Ao contrário da categorização, a estimativa de traços de personalidade com base na quantificação de comportamentos não implica em uma suposição prévia da consistência ao longo do tempo e de contextos; na quantificação, é preciso testar se de fato a personalidade ocorre (Stamps e Groothuis 2010). Como sugeriram Réale e colaboradores (2007), quando se busca extrair traços de personalidade deve-se esperar que haja, ao menos, variabilidade e repetibilidade² (uma medida da confiabilidade). Neste trabalho, propusemos a validação de face/constructo dos eixos de variação comportamental encontrados em cada teste experimental; a consistência desta variabilidade interindividual, indicando que a variabilidade é resultado de personalidade, foi estimada com base em análise de repetibilidade e análise de correlação.

² "Repetibilidade é a fração da variação comportamental que é devida a diferenças entre os indivíduos" (Bell et al 2009). Há repetibilidade em um traço quando a variância intra-individual é menor que a variância entre os indivíduos de uma população.

Estimativas de personalidade podem ser baseadas em comportamentos únicos ou múltiplos. Por exemplo, no teste do campo aberto, que pode ser utilizado para medir atividade, exploração e/ou ousadia, pode-se quantificar apenas distância percorrida (como em Wilson et al 1976) ou distância percorrida e outras medidas como tempo de *rearing* (como em Archer 1973). Manaf e colaboradores encontraram diferenças nas respostas de roedores silvestres a testes padronizados quando incluíram mais de uma medida comportamental dentre as respostas ao teste. Neste trabalho, utilizamos uma abordagem multivariável e, por meio de uma análise de componentes principais (PCA), interpretamos a correlação entre as variáveis primárias no eixo principal mais representativo da variação total (PC1), e associamos estas correlações com o contexto de teste. Quando se adota a abordagem multivariável, a Análise de Componentes Principais é a técnica mais utilizada na literatura para descrever perfis comportamentais (Blumstein & Fernandéz-Juricic 2010, Carter & Feeney 2012), uma vez que o método propõe a redução de dimensionalidade entre as variáveis e permite extrair mais de um eixo de personalidade.

Eixos de variação comportamental só podem ser referidos como eixos de personalidade se representarem "diferenças consistentes entre indivíduos ao longo do tempo e/ou situações e/ou contextos". As diferenças significativamente consistentes foram analisadas por meio de análises de repetibilidade - consistência entre situações - a partir de medidas repetidas dentro de um mesmo paradigma, e análises de correlação entre contextos (testes/paradigmas experimentais) (Sih et al 2004, Réale et al 2007, Nakagawa & Schielzeth 2010, Dingemanse & Dochtermann 2013; e veja em "Material e Métodos"). Os contextos foram representados pelos paradigmas experimentais: campo aberto (CA), campo aberto aversivo (CAA), arena de buracos (AB) e objeto novo central (ObjN).

MATERIAL E MÉTODOS

SUJEITOS EXPERIMENTAIS

Foram estudadas cinco espécies de roedores silvestres: *Akodon cursor* (Winge, 1887), N=11 (5M,6F); *Necomys lasiurus* (Lund, 1841), N=9 (5M,4F); *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848), N=4 (2M, 2F); *Hylaeamys laticeps* (Lund, 1840), N=16 (10M, 6F) e *Trinomys denigratus* (Desmarest, 1817), N=11 (5M, 6F). (ver Figura 1.2).

Figura 1.2. Espécies incluídas no estudo: (1) *Akodon cursor*, (2) *Necomys lasiurus*, (3) *Euryoryzomys russatus*, (4) *Hylaeamys laticeps*, (5) *Trinomys denigratus*.

No ANEXO 2, encontra-se uma sucinta caracterização das espécies com relação à sua área de distribuição, *status* de conservação e algumas características de história de vida.

ÁREA DE ESTUDO E METODOLOGIA DE COLETA

Os indivíduos foram coletados em área de Mata Atlântica, na região do baixo sul do Estado da Bahia, nos municípios de Camamu (13°56'29"S 39°7'17"O), Igrapiúna (13°49'31"S 39°7'50"O) e Camassandi (13°10'08."S 38°59'33"O) - Figura 2.2. Nestas paisagens, a porcentagem de cobertura vegetal é da ordem de 45% ou superior (<http://mapas.sosma.org.br/>), critério adotado para aumentar a probabilidade de captura de espécies mais vulneráveis a distúrbios no habitat. Foram realizadas quatro campanhas de coleta, com duração de 7 a 10 dias, que ocorreram entre os meses de outubro e dezembro, nos anos de 2011, 2012 e 2013.

Figura 2.2. Municípios onde foram realizadas as coletas, com indicação das espécies coletadas em cada paisagem.

Foram utilizadas duas metodologias de coleta: armadilhas de queda (“pitfalls” de 30L) e armadilhas de captura viva/interceptação (tipo Shermann e tipo Tomahawk). A disposição das armadilhas não seguiu um protocolo definido, tendo sido dispostas de 30 a 50 armadilhas por ponto de coleta, obedecendo uma distância de 5 metros entre si. A metodologia de coleta visou apenas a otimizar a eficiência de captura. As capturas e coletas foram autorizadas pelo órgão ambiental responsável (IBAMA/ICMBio), sob os registros 12023-1 e 39303-2. Visando reduzir o viés amostral de personalidade, as armadilhas foram mantidas na mesma posição por 7 a 8 dias.

Iscas foram formuladas a partir de frutos e sementes locais, além de proteína e atrativos aromáticos industrializados (pasta de amendoim). Este tipo de isca mista tem tido sucesso na captura de pequenos mamíferos em outros trabalhos (e.g. Estavillo et al 2013). Para minimizarmos um possível viés de amostragem associado à neofobia alimentar alternamos, aleatoriamente, o tipo de isca utilizado: algumas armadilhas com recursos alimentares locais (fruto do dendezeiro) e outras com a isca mista.

Após a captura, os animais foram transportados para Salvador, e alocados no Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, onde foram mantidos em biotério convencional sob temperatura de $25\pm 2^{\circ}\text{C}$, umidade $50\pm 5\%$, e ciclo 12/12h luz/escuro, além de água e ração (Nuvital®) fornecidas *ad libitum*.

Os animais foram identificados por sistematas especialistas e/ou por sequenciamento de DNA e, então, eutanasiados em uma câmara hermeticamente fechada contendo dióxido de carbono (CO_2), um gás não anestésico de ação letal e rápida, que provoca depressão do sistema nervoso central. Este é o principal método de eutanásia por agente farmacológico inalante amplamente aceitável do ponto de vista ético, segundo diretrizes do Animal Welfare Institute, do Canadian Council on Animal Care e do Colégio Brasileiro de Experimentação Animal (COBEA). Os exemplares foram depositados na coleção de mamíferos do Museu de Zoologia da UFBA.

A manutenção em biotério, o procedimento experimental e os demais procedimentos executados foram aprovados pelo Comitê de Ética da UFBA (protocolo CEUA 001/2011).

DESENHO EXPERIMENTAL

Para a quantificação dos comportamentos indicativos de diferenças de personalidade, conduzimos, em laboratório, quatro paradigmas experimentais amplamente utilizados: (1) arena campo aberto (open field - **CA**), (2) arena campo aberto aversiva (sob luz intensa - **CAA**), (3) arena de buracos (*hole board field* - **AB**) e (4) objeto novo central (**ObjN**). Apenas para efeito de padronização, os animais foram mantidos sob as condições controladas de biotério durante 24hs após o transporte do local de captura ao laboratório de manutenção.

REGISTRO DE DADOS COMPORTAMENTAIS

Os animais foram submetidos a cada um dos paradigmas experimentais por três sessões, uma por dia, em três dias consecutivos (delineamento de medidas repetidas), com um intervalo de 24 horas entre as sessões, e um intervalo que variou de 7 a 10 dias entre paradigmas experimentais (contextos). Cada uma das sessões teve duração de cinco minutos, totalizando um registro de 15 minutos/indivíduo, em cada contexto. Uma das desvantagens apontadas no método de quantificação comportamental é a falta de controle da variabilidade resultante das condições microambientais às quais os animais são expostos durante ou anteriormente aos testes (Martin e Réale 2008, Freeman et al 2011); para contornar/minimizar este problema, recomenda-se um delineamento de medidas repetidas, a partir das quais extrai-se um valor médio (Martin e Réale 2008). As medidas repetidas são necessárias, ainda, para avaliar a ocorrência de personalidade (consistência comportamental).

Nos testes de arena simples (CA e CAA) os animais foram colocados no centro da arena, enquanto que em AB e ObjN, eles foram dispostos inicialmente no canto inferior direito da arena. Em CAA e ObjN, as sessões foram conduzidas durante as horas de claro. Nos testes CA e AB, as sessões foram conduzidas nas primeiras horas do período de escuro, considerando o hábito vespertino/noturno destes roedores. Após cada sessão, as possíveis pistas olfativas foram eliminadas com solução de álcool a 70°.

Os animais foram filmados com o auxílio de uma filmadora Panasonic® SDR-T51 Digital. As filmagens totalizaram 3.255 minutos de registro, e foram transcritas a partir dos etogramas descritos abaixo, utilizando-se o software EthoLog 2.0 (Ottoni 2000). Para cada categoria analisada foi considerado o tempo total de exibição, em segundos.

Adotamos a ordem fixa dos testes (1° CA, 2° CAA, 3° AB, 4° ObjN) para todos os sujeitos e assumimos como pressuposto que o efeito de ordem seria similar entre indivíduos com perfis comportamentais semelhantes (ver sobre o efeito de ordem em "Considerações metodológicas").

PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

Em todos os paradigmas utilizamos o mesmo aparato experimental, que foi às vezes modificado em sua composição. A arena era constituída por um quadrado (80x80cm) com laterais de madeira (40 cm), revestidas de material branco e piso acinzentado, subdividido em 64 quadrados de dimensão 10x10cm, 48 representando a periferia e 16 o centro da arena (Figura 3.2). Originalmente em formato circular e, quando quadrangular medindo 40x40cm, a arena para o teste do campo aberto vem sofrendo modificações e adequações de acordo com a espécie estudada (Nahas, 1999).

Neste trabalho, as respostas quantificadas em cada paradigma experimental diferiram das medidas convencionais, tradicionalmente usadas nesses tipos de testes. Elaboramos etogramas com o repertório comportamental comum a todas as espécies de

roedores incluídas no estudo, a partir dos quais foram feitas as decodificações das respostas aos testes.

Justificativa para a abordagem multivariada

Neste estudo, optamos pela abordagem multivariada de análise do comportamento para acessar traços de personalidade, já que este tipo de análise maximiza as chances de se encontrar diferenças entre as espécies de repertório comportamental desconhecido (Manaf et al 2003). A abordagem multivariada tem sido apontada como reveladora de padrões de respostas comportamentais até então não previstos pela abordagem tradicional (baseada em algumas poucas variáveis como, por exemplo, número de quadrados cruzados na arena de campo aberto tradicional); é possível, assim, corroborar ou não a expectativa teórica inicial sobre o tipo de resposta eliciado pelo teste.

É uma abordagem necessária sempre que desconhecemos o repertório comportamental de uma espécie, e permite estimar a influência das interações entre condições ecológicas e fenótipo (Zollner 2000, Mettke-Hofmann et al 2006, Sutter e Kaweki 2009); em outras palavras, o que fornecemos de condição inicial pode não significar informação para os animais em estudo, e isso pode gerar respostas diferentes das esperadas pelo desenho experimental. O estímulo novo inserido em um ambiente familiar é, por exemplo, considerado como fator potencialmente gerador de uma resposta estressora (Wilson, 1994). No entanto, propriedades diferentes do ambiente desencadeiam respostas diferentes, especialmente em se tratando de animais silvestres, justificando a abordagem multivariada. As respostas de linhagens domésticas a testes comportamentais são facilmente interpretáveis porque seu repertório comportamental é conhecido, o que não acontece com a maioria das espécies silvestres (Holmes et al 2000, Manaf et al 2003, Casarrubea et al 2010, Minderman et al 2010).

O teste do campo aberto, por exemplo, é tradicionalmente utilizado como estimativa de ansiedade nas respostas a ambientes abertos em animais de laboratório e foi validado farmacologicamente para ratos Wistar (Montgomery 1955), uma linhagem estudada há pelo menos cem anos, e que possui características comportamentais bem conhecidas (os animais são dóceis e de fácil manipulação). Como apontado por Nahas (1999), muitos dos parâmetros utilizados tradicionalmente podem se apresentar controversos (e.g. número de bolotas fecais). Este problema do uso de um único parâmetro para interpretação de respostas a testes comportamentais já vem sendo debatido e criticado na literatura há pelo menos três décadas (Walsh e Cummins 1976).

Teste do Campo Aberto (ESCURO - CA) e Campo Aberto Aversivo (CLARO - CAA)

Figura 3.2. Aparato experimental onde foram conduzidas as sessões experimentais da arena de campo aberto (I) e arena campo aberto aversiva, sob luz forte (II).

Neste estudo, por considerar a taxa de deslocamento das espécies de roedores estudadas por volta de 5m, ampliamos a dimensão da arena, ainda que o tamanho corporal máximo dos animais fosse em torno de 19cm. Quantificamos, em ambos os testes (CA e CAA), as 14 variáveis expostas no etograma a seguir (Tabela 1.2). As categorias comportamentais discriminam, especialmente, preferências pelas áreas periféricas e/ou centrais da arena, assumindo o pressuposto de que áreas centrais são aversivas para roedores (Hall & Ballachey, 1932).

Tabela 1.2. Etograma composto por 14 categorias (variáveis primárias) registradas durante as sessões experimentais nas condições CA e CAA. Considera-se borda os 48 quadrados marginais e centro os 16 quadrados centrais da arena.

1. Latência central (Lat)	Permanecer parado na posição inicial, a partir do centro da arena. Geralmente seguido por comportamento de locomoção.
2. Cruzar o centro (CCent)	Locomoção/deslocamento de uma borda a outra ou de um canto a outro da arena, passando pela sua área central.
3. Parado canto (stpCN)	O animal permanece sem se locomover, em qualquer dos quatro cantos da arena. Inclui movimentos estacionários.
4. Parado borda (stpB)	O animal permanece sem realizar locomoção, estando posicionado em qualquer local nas bordas da arena (indicando tigmotaxia). Inclui movimentos estacionários.
5. Parado centro (stpCTR)	O animal permanece sem realizar locomoção, estando posicionado na área central da arena. Inclui o comportamento de <i>freezing</i> que ocorre com bastante frequência no início da sessão. Inclui movimentos estacionários.
6. <i>Sniffing</i> total (sniff)	Exibição do comportamento de “cheirar” (movimentar as vibrissas, em direção a qualquer área da arena), estando posicionado nos cantos e bordas da arena. É considerado um comportamento exploratório.
7. <i>Sniffing</i> central (sniffCTR)	Exibição do comportamento de “cheirar” (movimentar as vibrissas se dirigindo a determinada área da arena), estando posicionado no centro da arena. O “cheirar” é considerado um comportamento exploratório.
8. <i>Grooming</i> total (groot)	Comportamento de autolimpeza (<i>selfgrooming</i>), exibido nos cantos e bordas da arena. A autolimpeza pode ser definida como uma série de comportamentos dirigidos ao corpo/face do próprio animal e é reconhecido como sendo relativamente fixo ou estereotipado (Spruijt et al 1992). Envolve ações como lamber patas e espalhar saliva pelo corpo, no sentido de crescimento dos pêlos (“pentear-se”).
9. <i>Grooming</i> central (grooCTR)	Comportamento de autolimpeza exibido durante a sessão, estando o animal posicionado na área central da arena. A autolimpeza pode ser definida como uma série de comportamentos dirigidos ao corpo/face do próprio animal e é reconhecido como sendo relativamente fixo ou estereotipado (Spruijt et al 1992). Envolve ações como lamber patas e espalhar saliva pelo corpo, no sentido de crescimento dos pêlos (“pentear-se”).
10. Ambulação bordas (ambb)	O animal realiza deslocamento ou locomoção, estando posicionado restritamente nas áreas periféricas (bordas) da arena.
11. Ambulação central (ambc)	O animal realiza locomoção nas áreas centrais da arena.

12. <i>Rearing</i> (rear)	Exibição do comportamento de levantar-se sobre as patas traseiras (<i>rearing</i>) exibido durante uma sessão, estando o animal posicionado em qualquer das regiões dos cantos e bordas da arena. O animal pode exibir <i>sniffing</i> durante este comportamento.
13. <i>Rearing</i> central (rearc)	Exibição do comportamento de levantar-se sobre as patas traseiras (<i>rearing</i>) exibido durante uma sessão, estando o animal posicionado na área central da arena. O animal pode exibir <i>sniffing</i> durante este comportamento.
14. <i>Jump</i> (jump)	Comportamento de “saltar”, em que o animal empurra-se, com as patas posteriores, para cima e/ou para frente, de forma vigorosa. Inclui a exibição deste comportamento em qualquer ponto da área da arena.

Hole board field/ Arena de buracos (AB)

Na arena da figura 3.2 foi inserido um piso composto por uma placa de madeira revestida por material plástico, impermeável, a qual possui, na sua área central, 25 buracos circulares (Figura 4.2) de 3 cm de raio e 5 cm de profundidade. Os buracos distavam aproximadamente 20 centímetros dos limites das bordas laterais da arena.

Figura 4.2. Aparato experimental para quantificar as variáveis no *hole board field*. A arena possuía dimensões de 80x80 cm e piso composto por buracos circulares de 3 cm de diâmetro e 5 cm de profundidade.

Com base no etograma proposto por Casarrubea e colaboradores (2010) incluímos neste teste as categorias comportamentais DIP (“dip-head” ou mergulhar a cabeça) e SNIFF direcionado aos buracos (“sniff hole” ou cheirar buracos), como comportamentos indicativos de busca por novidade (Tabela 2.2).

Tabela 2.2. Etograma composto por 14 categorias/variáveis primárias registradas durante as sessões experimentais conduzidas na condição AB. Os buracos estão localizados na área central da arena.

1. Ambulação bordas (ambbb)	O animal realiza deslocamento ou locomoção, estando posicionado restritamente nas áreas periféricas (bordas) da arena.
2. Ambulação central (ambc)	O animal realiza locomoção nas áreas centrais da arena.
3. <i>Grooming</i> total (grooming)	Comportamento de autolimpeza (<i>selfgrooming</i>), exibido em qualquer região da arena. A autolimpeza pode ser definida como uma série de comportamentos dirigidos ao corpo/face do próprio animal e é reconhecido como sendo relativamente fixo ou estereotipado (Spruijt et al 1992). Envolve ações como lamber patas e espalhar saliva pelo corpo, no sentido de crescimento dos pêlos (“pentear-se”).
4. <i>Rearing</i> (rearing)	Exibição do comportamento de levantar-se sobre as patas traseiras (<i>rearing</i>) exibido durante uma sessão, estando o animal posicionado em qualquer das regiões dos cantos e bordas da arena. O animal pode exibir <i>sniffing</i> durante este comportamento.
5. Parado (stopped)	O animal permanece sem realizar locomoção, estando posicionado em qualquer local nas bordas, cantos ou centro da arena. Inclui movimentos estacionários.
6. <i>Sniffing</i> total (sniffing)	Exibição do comportamento de “cheirar” (movimentar as vibrissas, em direção a qualquer área da arena), estando posicionado nos cantos e bordas da arena. É considerado um comportamento exploratório.
7. <i>Jump</i>	Comportamento de “saltar”, onde o animal empurra-se, com as patas posteriores, para cima e/ou para frente, de forma vigorosa. Inclui a exibição deste comportamento em qualquer ponto da área da arena.
8. Escanear (<i>scan</i>)	Comportamento de “sondagem” ou “varredura”, no qual o animal examina a região central (buracos) mantendo distância, através de investidas direcionadas do focinho.
<i>Dipping:</i>	
9. <i>rapid dip</i>	“Mergulhar” a cabeça ou focinho nos buracos da arena. A inserção da cabeça pode ocorrer de maneira rápida, caracterizando o <i>rapid dip</i> (mais frequentemente exibido), de maneira ativa (<i>active dip</i>) ou

10. <i>active dip</i>	estática (<i>static dip</i>), como descrito por Casarrubea e colaboradores (2010).
11. <i>static dip</i>	
<i>Sniffing hole</i> (cheirar buracos):	Comportamento exploratório de cheirar (<i>sniffing</i>), direcionado aos buracos da arena. A categoria inclui os comportamentos de <i>point sniff</i> , <i>circular sniff</i> e <i>central sniff</i> (como descrito por Casarrubea et al 2010) sendo que este último foi observado com maior frequência entre todas as ocorrências.
12. <i>circular sniff</i>	
13. <i>point sniff</i>	
14. <i>central sniff</i>	

Objeto Novo Central (ObjN)

Na arena descrita na figura 3.2, foi introduzido um objeto novo, caracterizado por duas estruturas plásticas resistentes, de coloração vermelha, simulando um recurso do tipo refúgio (Figura 5.2). Este objeto foi fixado no centro da arena com o auxílio de uma fita autocolante preta. Todo o material era descartável e passível de desinfecção com solução de álcool 70°, sem que houvesse comprometimento de sua estrutura. O teste foi conduzido durante as horas de claro, como já mencionado anteriormente, para salientar o objeto.

Figura 5.2. Aparato experimental utilizado na condução do teste de exploração de objeto central na arena. O objeto inserido, de dimensões aproximadas de 20x5 cm possui aberturas nas extremidades.

No presente estudo, quantificamos as 14 variáveis comportamentais listadas no etograma da Tabela 3.2. As categorias contemplam as situações em que o animal se posiciona e/ou explora regiões próximas e distantes do novo recurso (objeto central).

Tabela 3.2. Etograma composto por 14 categorias/variáveis primárias registradas durante as sessões conduzidas na condição experimental de objeto novo central.

1. Ambulação bordas (ambb)	O animal realiza deslocamento ou locomoção, estando posicionado restritamente nas áreas periféricas (bordas) da arena.
2. Ambulação central (ambc)	O animal realiza locomoção nas áreas centrais da arena.
3. Parado (stopped)	O animal permanece sem realizar locomoção, estando posicionado em qualquer local nas bordas, cantos ou centro da arena. Inclui movimentos estacionários.
4. Parado sobre objeto (stop obj)	O animal se aproxima e mantém-se próximo ao objeto (sobre ou dentro), sem executar locomoção e/ou exploração do mesmo. Inclui movimentos estacionários.
5. <i>Rearing</i> (rearing)	Exibição do comportamento de levantar-se sobre as patas traseiras (<i>rearing</i>) exibido durante uma sessão, estando o animal posicionado em qualquer das regiões dos cantos, bordas ou centro da arena. O animal pode exibir <i>sniffing</i> durante este

	comportamento.
6. <i>Grooming</i> total (grooming)	Comportamento de autolimpeza (<i>grooming</i>), exibido nos cantos e bordas da arena. A autolimpeza pode ser definida como uma série de comportamentos dirigidos ao corpo/face do próprio animal e é reconhecido como sendo relativamente fixo ou estereotipado (Spruijt et al 1992). Envolve ações como lamber patas e espalhar saliva pelo corpo, no sentido de crescimento dos pêlos ("pentear-se").
7. <i>Sniffing</i> total (sniffing)	Exibição do comportamento de "cheirar" (movimentar as vibrissas, em direção a qualquer área da arena), estando posicionado em qualquer região da arena. É considerado um comportamento exploratório.
8. Escanear objeto (Scan)	Comportamento de "varredura" ou "miradas", no qual o animal examina o objeto através de investidas do focinho direcionadas ao, estando posicionado distante deste.
9. <i>Sniff</i> objeto (cheirar objeto)	Comportamento de "cheirar" (movimentar as vibrissas, em direção a qualquer área da arena), o objeto podendo ou não estar sobre ele. É considerado um comportamento exploratório.
10. Parado centro (stpCTR)	O animal permanece sem realizar locomoção, estando posicionado na área central da arena.
11. Aproximação 30cm (30cm)	O animal mantém-se a 30/20cm de distância em relação ao objeto, sendo esta a distância máxima possível.
12. Aproximação 20cm (20cm)	O animal mantém-se a 20/10cm de distância em relação ao objeto, sendo esta a distância intermediária possível dentro da arena.
13. Aproximação 10cm (10cm)	O animal mantém-se a 10cm ou menos de distância em relação ao objeto sendo, portanto, que esta é a distância mínima possível do animal em relação ao objeto.
14. Exploração objeto (exploring)	Comportamentos exploratórios dirigidos ao objeto, que envolvem aproximação e contato. Nesta categoria é considerado explorar o ato de: cheirar, morder, apoiar-se sobre o objeto (levantando-se sobre as patas posteriores e apoiando-se sobre o objeto), inserir focinho e/ou corpo dentro do objeto.

ANÁLISE DE DADOS

Após a decodificação dos vídeos, a duração de cada categoria comportamental, em segundos, foi quantificada. A análise de componentes principais (PCA) para cada paradigma experimental, foi feita utilizando-se os valores médios (média das 3 sessões) de cada categoria comportamental descrita nos etogramas. Todas as análises foram realizadas com o auxílio do software SPSS® v.20. Foram extraídos os eixos com autovalor maior que 1 (um). Utilizamos os parâmetros: matriz de covariância (já que os dados primários estão em mesma escala de medida) e rotação Varimax, que busca o melhor ajuste do eixo no conjunto de dados. Os escores individuais obtidos no eixo PC1 (o eixo que explica a maior porcentagem de variância) para as médias foram utilizados na análise de correlação entre contextos e nas representações gráficas.

Os valores para o cálculo de repetibilidade foram obtidos por meio de outra análise de PCA, a partir dos valores da duração de cada categoria comportamental em cada uma das sessões, ou seja, nesta análise, cada indivíduo foi computado três vezes. Precisamos gerar os escores para cada sessão porque a repetibilidade é restrita ao mesmo contexto (consistência entre situações e/ou tempo - *sensu* Sih et al 2004).

Repetibilidade

A análise de repetibilidade (r) é baseada em uma análise de variância, na qual os indivíduos são tomados como um fator fixo em um delineamento de medidas repetidas.

O índice de repetibilidade foi calculado através da seguinte fórmula:

$$r = S^2_A / (S^2 + S^2_A),$$

onde S^2_A é a variância entre sujeitos e S^2 é a variância intraindividual, respectivamente "Between-Subjects" e "Within-Subjects", na tabela da ANOVA (Nakagawa e Schielzeth 2010).

Correlação

Para verificar se houve correlação entre contextos, realizamos uma análise de correlação de Pearson, após o teste Komolgorov-Smirnov indicar a normalidade dos dados. A definição do conceito de personalidade pressupõe correlação entre contextos (a.k.a. síndrome comportamental).

Considerações metodológicas

Nossos resultados podem ser questionados devido a vieses associados ao efeito de diferenças nas massas dos indivíduos e ao efeito de ordem dos testes. Abaixo, algumas considerações acerca destes pontos.

Efeito da massa

É reconhecido na literatura o efeito da massa sobre níveis de atividade dos indivíduos. Os custos para locomoção variam entre indivíduos de tamanhos/massas corpóreas diferentes; animais maiores se comportam de forma a maximizar o seu ganho de energia e têm um custo na escala massa-específica menor para a locomoção do que animais menores (Garland 1983).

Manipulando experimentalmente a massa corpórea em *Calidris canutus*, Bijleveld e colaboradores (2014) não encontraram efeito algum da massa sobre o comportamento exploratório, indicando que a expectativa teórica da relação entre massa e exploração nem sempre é corroborada empiricamente. Também contrariando o esperado pela teoria, em nossos dados o comportamento exploratório foi negativamente relacionado com massa corpórea (dados não apresentados), e não positivamente.

O custo energético para locomoção é muito similar entre animais menores e maiores quando a comparação é proporcional - e.g. pelo número de passadas equivalentes ao próprio comprimento corpóreo do animal (Donovan e Greeson 2008). Por esta razão, e porque não há clareza quanto ao sentido da relação de causalidade - se descendente ou ascendente - entre ajustes fisiológicos e personalidade (Bijleveld et al 2014), não consideramos o efeito de massa neste trabalho.

Ordem dos testes

Tradicionalmente, considera-se aceitável a aleatorização da ordem de testes, a fim de minimizar possíveis vieses de ordem. No entanto, Bell (2012), em seu artigo de opinião, questiona o papel do efeito de ordem nas respostas comportamentais em estudos de personalidade. Por um lado, a aleatorização evita um viés na amostragem, devido ao "carregamento" (*carryover*) comportamental de curto prazo - um carregamento que pode levar à diminuição da variância intraindividual nas respostas.

Por outro lado, sugere a autora, o carregamento de curto prazo não representa um problema dentro do escopo teórico de personalidade, uma vez que as respostas comportamentais ao longo dos contextos e do tempo não são independentes entre si; um carregamento de curto prazo pode ter relevância ecológica (como já indicado por Sih & Bell 2008). A autora ainda ressaltou que a aleatorização dos testes só é válida se feito um controle estatístico para o efeito de ordem; este controle estatístico é inviabilizado, no entanto, quando o estudo inclui mais de duas condições experimentais.

RESULTADOS

DESCREVENDO TENDÊNCIAS COMPORTAMENTAIS

Teste do Campo Aberto (ESCURO - CA)

As variáveis primárias quantificadas neste teste constam do etograma da Tabela 1.2. As categorias muito pouco representadas, com muitas ausências, foram excluídas da análise ou colapsadas, por limitação da PCA. Assim, resultaram as dez variáveis primárias seguintes: latência para sair do centro; cruzamentos pelo centro; manter-se parado nos cantos e bordas; manter-se parado no centro; cheirar em bordas e cantos; cheirar central; autolimpeza em bordas, cantos e área central da arena; ambulação nas bordas; ambulação central; levantar-se sobre as patas traseiras em bordas, cantos e centro.

A PCA resultou em dois componentes principais, sendo que o primeiro componente gerado (PC1) explicou 59,68% da variação nos dados (ver na figura em ANEXO 3). Ambulação e cheirar (*sniffing*) foram as categorias mais fortemente correlacionadas em sentido positivo com o eixo sintético PC1, e as categorias "parado", correlacionadas negativamente. Um extremo do eixo foi composto pelos comportamentos de parado no centro ($r=-0,70$) e parado nos cantos e bordas ($r=-0,42$), enquanto que o outro extremo foi representado pelas categorias *sniffing* ($r= 0,80$), ambulação nas bordas ($r=0,80$) e *rearing* ($r=0,79$).

Figura 6.2. Distribuição dos indivíduos, por espécie, no eixo principal PC1 (eixo x) obtido no teste de campo aberto. Valores negativos no eixo estão associados ao comportamento parar (ou congelamento), e valores positivos estão associados a comportamentos de exploração do centro da arena.

As relações positivas mais fortes entre as variáveis que compõem a variável sintética PC1 estão associadas com comportamentos de exploração e atividade (veja os escores individuais na figura 6.2).

Campo Aberto Aversivo (CLARO - CAA)

As variáveis primárias quantificadas neste teste constam do etograma da Tabela 1.2. Como no paradigma de campo aberto (CA), as categorias com muitas ausências foram excluídas ou colapsadas na análise, resultando em dez variáveis primárias analisadas: latência para sair do centro; cruzamentos pelo centro; manter-se parado nos

cantos e bordas; manter-se parado no centro; cheirar em bordas e cantos; cheirar central; autolimpeza em bordas, cantos e área central da arena; ambulação nas bordas; ambulação central; levantar-se sobre as patas traseiras em bordas, cantos e centro.

A PCA resultou em dois componentes principais, sendo que o primeiro componente gerado (PC1) explicou 67,12% da variação nos dados (ver na figura em ANEXO 3). *Rearing* e ambulação foram as categorias mais fortemente correlacionadas com o eixo sintético PC1, positivamente, e as categorias representadas por "parado", correlacionadas negativamente. Um extremo do eixo foi composto pelos comportamentos de parado no centro ($r=-0,53$) e parado nos cantos e bordas ($r=-0,53$), enquanto que o outro extremo foi representado pelas categorias *rearing* ($r=0,88$), ambulação nas bordas ($r=0,85$) e *sniffing* ($r=0,83$).

Figura 7.2. Distribuição dos indivíduos, por espécie, no eixo principal PC1 (eixo x) obtido no teste de campo aberto aversivo. Valores negativos no eixo estão associados ao comportamento parar (ou congelamento), e valores positivos estão associados a comportamentos de exploração e ambulação.

Assim como no teste de campo aberto - escuro, as relações mais fortes entre as variáveis que compõem a variável sintética PC1 estão associadas com comportamentos de exploração e atividade (veja os escores individuais na figura 7.2).

Arena de Buracos (AB)

As variáveis primárias quantificadas neste teste constam do etograma da Tabela 2.2. Somente a categoria "pular" (*jump*) possuiu muitas ausências e foi eliminada na análise, por limitações da PCA.

A PCA resultou em dois componentes principais, sendo que o primeiro componente gerado (PC1) explicou 85,74% da variação nos dados (ver na figura em ANEXO 3). As variáveis correlacionadas com o eixo PC1 foram: ambulação nas bordas ($r=0,90$), *rearing* ($r=0,93$), circular ($r=0,83$) e central *sniffing* ($r=0,77$) e *rapid dip* ($r=0,77$), positivamente e, negativamente, parado ($r=-0,83$) e *grooming* ($r=-0,21$).

Figura 8.2. Distribuição dos indivíduos, por espécie, no eixo principal PC1 (eixo x) obtido no teste da arena de buracos. Valores negativos no eixo estão associados à imobilidade (animal parado ou congelado) e à autolimpeza, e valores positivos estão associados a comportamentos de exploração, ambulação e cheirar buracos.

As relações mais fortes entre as variáveis que compõem a variável sintética PC1 estão associadas com comportamentos de exploração e busca por novidade (veja os escores individuais na figura 8.2).

Objeto Novo (ObjN)

As 14 variáveis primárias quantificadas neste teste constam do etograma da Tabela 3.2. A PCA resultou em dois componentes principais, sendo que o primeiro componente gerado (PC1) explicou 68,53% da variação nos dados (ver na figura em ANEXO 3). Positivamente correlacionadas com o eixo PC1, estão as categorias: *rearing* ($r=0,85$), ambulação em bordas ($r=0,80$), escanear objeto ($r=0,80$), cheirar objeto ($r=0,57$) e explorar o objeto ($r=0,52$). Negativamente correlacionadas estão as categorias "parado" ($r=-0,86$), manter-se a 30 cm do objeto ($r=-0,12$) e parado sobre o objeto ($r=-0,03$).

Figura 9.2. Distribuição dos indivíduos, por espécie, no eixo principal PC1 (eixo x) obtido no teste do objeto novo central no centro da arena. Valores negativos no eixo estão associados à imobilidade (ou congelamento) do animal nas bordas, e valores positivos estão associados a comportamentos de exploração da arena e do objeto.

As variáveis explicativas do PC1 estão associadas com comportamentos de interação com o objeto (veja os escores individuais na figura 9.2)

TRAÇOS DE PERSONALIDADE

Análise de repetibilidade

A análise de repetibilidade obtida por análise de variância (ANOVA) foi significativa para todos os eixos de variação comportamental obtidos pelas PCAs, indicando que os indivíduos foram comportamentalmente consistentes em suas respostas, em todos os contextos experimentais (tabela 4.2).

Tabela 4.2. Valores da estatística de repetibilidade (r) calculada a partir dos escores obtidos nas medidas repetidas e os valores de significância (p) associados.

Repetibilidade	Campo aberto	Campo aberto aversivo	Arena de buracos	Objeto novo central
S^2A	0,64	0,79	0,87	0,85
S^2	0,4	0,21	0,13	0,16
r	0,61	0,79	0,87	0,84
p	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

Análise de correlação

As correlações foram positivas e significativas entre os 4 traços de personalidade ($p < 0,01$), e acima de 0,5. O maior valor de correlação ocorreu entre os contextos de teste de campo aberto aversivo (CAA) e objeto novo central (ObjN) sugerindo que altos escores nestes eixos indicam maior propensão ao risco - veja todos os valores de correlação na tabela 5.2 abaixo, e as interpretações dos eixos em "Discussão".

Tabela 5.2. Valores das correlações (r) obtidas pela análise de Pearson entre os traços de personalidade e os valores de significância (p) associados a cada uma das correlações.

	Campo aberto	Campo aberto aversivo	Arena de buracos	Objeto novo central
Campo aberto	1	r=,750** p<0,01	r=,549** p<0,01	r=,680** p<0,01
Campo aberto aversivo		1	r=,746** p<0,01	r=,899** p<0,01
Arena de buracos			1	r=0,782** p<0,01
Objeto novo central				1

**correlação é significativa no nível de 0,01 (bicaudal)

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram que houve variabilidade nos eixos comportamentais avaliados em cada paradigma e que estes traços foram repetíveis, ou seja, a variabilidade interindividual foi maior do que a variabilidade intraindividual (Bell et al 2009). Além disso, houve correlação entre os contextos, sugerindo a ocorrência de uma síndrome comportamental. Análises de consistência entre situações (repetibilidade) e entre contextos (correlação) indicam a confiabilidade dos testes comportamentais na extração de traços de personalidade: diferenças individuais consistentes ao longo do tempo e/ou situação e entre contextos está de acordo com a definição conceitual de personalidade (Koolhaas et al 1999, Sih et al 2004, Réale et al 2007, Stamps & Groothuis 2010).

Estudos que abordam a personalidade de animais, em ecologia comportamental, com frequência assumem que contextos diferentes medem traços de personalidade diferentes e, de um modo geral, não apontam qualquer questionamento sobre a validade de suas medidas. Réale e colaboradores (2007) definiram 5 grandes traços de personalidade em animais e propuseram uma metodologia para descrevê-los. São eles: exploração-evitação: respostas de indivíduos a situações novas (ambiente não familiar); timidez-ousadia: respostas comportamentais exibidas em um ambiente de risco, mas em um ambiente familiar; atividade: nível de atividade de um indivíduo em uma situação onde não há risco, e em um ambiente familiar; agressividade: reação de um indivíduo frente a um coespecífico em um contexto social; socialidade: tendência não agressiva de um indivíduo em buscar ou evitar coespecíficos. Os autores desenvolveram este roteiro simplificado com o intuito de encorajar a pesquisa ecológica em personalidade animal. No entanto, pesquisadores têm seguido à risca estas instruções, já que são um meio eficiente de descrever diferenças individuais (Blumstein & Fernandez-Juricic 2010, Edwards 2013).

Tem sido demonstrado que as respostas comportamentais são sensíveis ao contexto em que são exibidas e que, portanto, o contexto pode de fato diferenciar eixos de variação comportamental (Carter et al 2012). Porém, utilizar um mesmo paradigma experimental para espécies com histórias de vida tão distintas (de invertebrados a vertebrados) pode ser problemático, como já mostraram alguns autores (e.g. Manaf et al 2003, Holmes et al 2000). Carter e colaboradores (2013) indicaram preocupação com a questão da validação, em estudos ecológicos, de traços de personalidade em animais: métricas similares têm sido utilizadas para se referir a traços distintos de personalidade e, de mesmo modo, diferentes medidas são tradicionalmente utilizadas para se referir a um mesmo traço de personalidade.

Esses autores resgataram as "lições" aprendidas por campos de pesquisa tradicionais na psicologia (como a psicometria), sugerindo diversas formas de validação de testes. Utilizamos a validade de face (ou validade de constructo) para interpretação dos eixos de variação comportamental extraídos em nossas análises de componentes principais. Este tipo de validação confirma se um teste mediu aquilo a que se propôs inicialmente; em psicologia, isto é usualmente feito por meio de análise de fatores (Roberts & Priest 2006).

Para a validade de face/constructo contrastamos o que o teste se propôs a medir, definido por teoria, com a correlação entre as variáveis primárias no eixo de maior explicação do componente principal PC1 na análise de PCA, em cada paradigma (para ver estas relações, consulte a figura no ANEXO 3). De acordo com a proposição teórica de Réale e colaboradores (2007) e Greenberg & Mettke-Hofmann (2001), os eixos extraídos em cada teste foram interpretados como mostramos a seguir:

- Teste do campo aberto (CA): considerando que o paradigma de teste representa uma situação nova, em um ambiente não familiar, interpretamos este eixo como **exploração-evitação**, como sugerido pela definição de Réale e colaboradores (2007).
- Teste do campo aberto aversivo (CAA): em um contexto familiar e uma situação aversiva (luminosidade intensa), a exibição de comportamento exploratório representa uma tendência a assumir riscos. Sendo assim,

interpretamos este eixo de variação contínua como ousadia (**timidez-ousadia**), como sugerido por Réale et al 2007.

- Teste da arena de buracos (AB): as relações entre as variáveis que compuseram a variável sintética PC1 neste teste estão associadas com comportamentos de exploração e busca por novidade, com exploração da arena e exploração direcionada aos buracos. Assim, interpretamos este eixo de variação contínua como **neofilia** (*seeking novelty*), como definiram Greenberg & Mettke-Hoffman (2001). Estes autores consideram neofilia como um traço expresso na medida em que são percebidos os benefícios envolvidos na exploração do novo recurso, e não ao risco relacionado à exploração. O parâmetro comportamental mais amplamente utilizado neste teste para esta estimativa de grau de neofilia é a inserção da cabeça nos buracos (head-dipping - HD). No entanto, o uso deste único parâmetro vem apresentando resultados inconsistentes e controversos na validação de drogas comprovadamente ansiolíticas, como apontaram Brown e Nemes (2008) e Casarrubea e colaboradores (2010).
- Teste do objeto novo central (OBjN): considerando a relação entre as variáveis e o desenho do teste, interpretamos este eixo como **neofobia** (indivíduos com escores negativos neste eixo são mais neofóbicos). O paradigma aproximação-evitação é amplamente utilizado na literatura para caracterizar indivíduos mais e menos neofóbicos, mas Greenberg (2003) e Greenberg & Mettke-Hofmann (2001) salientaram que a intensidade nas respostas a um novo objeto é mais reveladora do que apenas atração e repulsão frente ao objeto, e é esta resposta complexa que podemos ver em uma análise multivariada.

Métodos desenvolvidos mesmo para espécies filogeneticamente próximas podem falhar ao não incluir determinadas categorias comportamentais das espécies em estudo, ao mesmo tempo em que são importantes para o desenvolvimento de estudos comparativos. Este tipo de problema foi levantado por Freeman e colaboradores (2013) que desenvolveram uma metodologia para análise de personalidade em chimpanzés, a qual combina a abordagem "descendente" (*top-down*) à abordagem "ascendente" (*bottom-up*): integrando desenhos experimentais "universais" (desenvolvidos para

humanos) às ferramentas específicas para detectar personalidade em primatas não humanos, os autores identificaram traços comuns a todos os primatas, facilitando estudos comparativos e evolutivos. Este tipo de estudo indica que incluir múltiplas variáveis comportamentais pode contornar problemas de interpretação de testes, uma vez que estudos comportamentais univariados têm apresentado controvérsias.

O teste do campo aberto, por exemplo, já foi bastante questionado como medida de exploração; medidas convencionais refletiam padrões gerais de atividade e não comportamento exploratório (Brown & Nemes 2008). Recentemente, tem sido contestado o uso de medidas únicas na interpretação de respostas comportamentais a testes padronizados mesmo em roedores de laboratório (Brown e Nemes 2008, Holmes et al 2000, Casarrubea et al 2010), indicando a necessidade de uma etapa de validação dos testes, mesmo no nível de linhagens. Análises da microestrutura e padrões sequenciais de categorias comportamentais detectam melhor as diferenças individuais de respostas comportamentais e refletem melhor a sua relação com as respostas exibidas por animais em seu ambiente natural (Brown e Nemes 2008, Casarrubea et al 2010, Minderman et al 2010).

A literatura de personalidade em estudo de ecologia comportamental sugere a validação fisiológica e/ou ecológica de traços de personalidade. No entanto, como apontaram Bjileveld e colaboradores (2014), existem poucas evidências empíricas mostrando relações claras de dependência entre condições fisiológicas e personalidade. A validação ecológica é desejável (Réale et al 2007, Uher & Asendorf 2008) e é encorajada (Réale et al 2007, Herborn et al 2010, Archard e Braithwaite 2010), tendo sido demonstrada a correspondência entre registros em laboratório e dados obtidos em campo (Briffa et al 2008, Herborn et al 2010). Em nosso estudo, a interpretação das variáveis comportamentais associadas ao primeiro fator na análise de componentes principais indicou que os testes de fato estão discriminando os indivíduos em função do esperado pelo desenho experimental; portanto, os testes foram validados no nível comportamental.

Apesar da série de controvérsias na literatura, os estudos de personalidade em animais, em grande parcela, ainda são baseados em comportamentos únicos e na interpretação *a priori* dos eixos (e.g. Martin e Réale 2008, Briffa et al 2008), definidos pelo desenho experimental. Como apontamos, de um modo geral, a validade destas

medidas não é questionada, o que pode ser problemático do ponto de vista metodológico. Carter e colaboradores (2013) sugerem que este é o reflexo do avanço muito prematuro dos estudos de personalidade animal. Entendemos que este tipo de problema pode ser inerente ao próprio conceito de personalidade, que implica em correlações e em um carregamento comportamental ao longo de situações, contextos e/ou tempo.

Neste sentido, é razoável supor que tendências comportamentais podem ser registradas através das mais diversas metodologias e é também esperado que paradigmas similares sejam utilizados para se extrair diferentes eixos de personalidade. A falta de clareza em se definir e discriminar os traços de personalidade, no entanto, pode limitar a generalização e os estudos comparativos e meta-analíticos. Parece que propor ferramentas que unifiquem as estimativas de personalidade em diversos táxons não é possível uma vez que há uma ampla variabilidade nas respostas comportamentais (Carere & Maestripieri 2013). Porém, medidas simples de validação de traços podem ser de grande valia para a pesquisa comparada em personalidade animal, e contribuirá para o crescimento robusto desta área de pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alexandre, N.M.C. & Coluci, M.Z.O. 2011. Validade de conteúdo nos processos de construção e adaptação de instrumentos de medidas. *Ciência & Saúde Coletiva*, 16(7):3061-3068.

Archard, G. A. & Braithwaite, V. A. 2010. The importance of wild populations in studies of animal temperament. *Journal of Zoology*: 281(3), 149-160.

Archer, J. Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour*. 21: 205–235.

Bell, A.M., Hankison, S.J., Laskowski, K.L. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77:771–783.

Bell, A.M. 2012 . Randomized or fixed order for studies of behavioral syndromes? *Behavioral Ecology*. Online access. doi:10.1093/beheco/ars148.

Bijleveld, A.I., Massourakis, G., van der Marel, A., Dekinga, A., Spaans, B., van Gils, J.A., Piersma, T. 2014. Personality drives physiological adjustments and is not related to survival. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20133135. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3135>.

Blumstein, D.T., Holland, B.D., Daniel, J.C. 2006. Predator discrimination and "personality" in captive Vancouver Island marmots (*Marmota vancouverensis*). *Animal Conservation*, 9: 274-282.

Blumstein, D.T. & Fernández-Juricic, E. 2010. *A Primer of Conservation Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

Bonvicino, C.R., Oliveira, J.A., D'Andrea, P.S. 2008. Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa, Rio de Janeiro.

Briffa, M., Rundle, S.D., Fryer, A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 1305–1311.

Brown, G.R., & Nemes, C. 2008. The exploratory behaviour of rats in the hole-board apparatus: Is head-dipping a valid measure of neophilia? *Behavioral Processes*. 78(3):442-448.

Canadian Council on Animal Care Guidelines on Euthanasia
<http://www.ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Euthanasia.pdf>

Casarrubea, M, Sorbera, F, Santagelo, A, Crescimanno, G. 2010. Microstructure of rat behavioral response to anxiety in hole board. *Neuroscience letters*. 481(2): 82-87.

Carere, C. & Maestripieri, D. 2013. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Carter, A.J., Marshall, H.H., Heinsohn, R., Cowlshaw, G. 2012. How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Animal Behaviour*. 84: 603-609.

Carter, A.J. & Feeney W.E. 2012. Taking a Comparative Approach: Analysing Personality as a Multivariate Behavioural Response across Species. *PLoS ONE* 7(7): e42440. doi:10.1371/journal.pone.0042440.

Carter, A.J., Feeney, W.E., Marshall, H.H., Cowlshaw, G., Heinsohn, R. 2013. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*, 88: 465–475.

Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., Van Oers, K., Van Noordwijk, A.J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behavior*, 64: 929–937.

Dingemanse, N. J. & Dochtermann, N. A. 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82(1): 39-54.

Edwards, H.A., Winney, I.S., Schroeder, J., Dugdale, H.L. 2013. Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits? *Animal Behaviour*, 83: 1295-1300.

Estavillo, C., Pardini, R., Rocha, P.L.B. 2013. Forest Loss and the Biodiversity Threshold: An Evaluation Considering Species Habitat Requirements and the Use of Matrix Habitats. *PLoS ONE*, 8(12): e82369. doi:10.1371/journal.pone.0082369.

Donovan, E.R. & Gleeson, T.T. 2008. Scaling the duration of activity relative to body mass results in similar locomotor performance and metabolic costs in lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 3258-3265.

Freeman, H.D., Gosling, S.D., Schapiro, S.J. 2011. Comparison of Methods for Assessing Personality in Nonhuman Primates, pp. 17-40. In: *Personality and Temperament in Nonhuman Primates*, Weiss, A. et al. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer Science+Business Media.

Freeman, H.D., Brosnan, S.F., Hopper, L.M., Lambeth, S.P., Schapiro, S.J., Gosling, S.J. 2013. Developing a Comprehensive and Comparative Questionnaire for Measuring Personality in Chimpanzees Using a Simultaneous Top-Down/Bottom-Up Design. *American Journal of Primatology*. 75(10):1042-53.

Garamszegi, LZ, Calhim, S, Dochtermann, N, Hegyi, G, Hurd, PL, Jorgensen, C, Kutsukake, N, Lajeunesse, MJ, Pollard, KA, Schielzeth, H, Symonds, MRE, Nakagawa, S. 2009. Changing philosophies and tools for statistical inferences in behavioral ecology. *Behavioral Ecology*. 20:1363–1375.

Garland Jr, T. 1983. Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*, 121(4): 571-587.

Gosling, SD. 2001. From mice to men: What can we learn about personality from animal research. *Psychological Bulletin* 127:45–86.

Gosling, S.D., Gaddis, S., Vazire, S. 2007. Personality impressions based on Facebook profiles. *International Conference on Weblogs and Social Media*, 1-4.

Greenberg, R, Mettke-Hoffman, C. 2001. Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. In: Nolan Jr, V, Thompson, CF (eds). *Current ornithology*, vol 16. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp 119–178.

Greenberg, R. 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: Reader, SM, Laland, KM (eds.). *Animal Innovation*. University Press, pp 175-196.

Hall, C. & Ballachey, E. L. 1932. A study of the rat's behavior in a field: a contribution to method in comparative psychology. *University of California Publications in Psychology*, 6: 1-12.

Herborn, KA, MacLeod, R, Miles, WTS, Schofield, ANB, Alexander, L, Arnold, KE. 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour*. 835-843.

Holmes, A., Parmigiani, S., Ferrari, P.F., Palanza, P., Rodgers, R.J. 2000 Behavioral profile of wild mice in the elevated plus-maze test for anxiety. *Physiology & Behavior* 71: 509-516.

Hutz, C.S., Nunes, C.H., Silveira, A.D., Serra, J., Anton, M., Wieczorek, L.S. 1998. O desenvolvimento de marcadores para a avaliação da personalidade no modelo dos cinco grandes fatores. *Psicologia: Reflexão e Crítica*. 11(2). <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-79721998000200015>.

Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., van der Vegt, B.J., van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J. 1999 Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 23: 925–935.

Koski, S.E. 2011. How to Measure Animal Personality and Why Does It Matter? Integrating the Psychological and Biological Approaches to Animal Personality. *In: From Genes to Animal Behavior: Social Structures, Personalities, Communication by Color*. Inoue-Murayama, Kawamura and Weiss (eds). Springer. Tokyo, Dordrecht, Heidelberg, London, New York.

Manaf, P., Morato, S., Oliveira, E.S. 2003. Profile of wild Neotropical spiny rats (*Trinomys*, *Echimyidae*) in two behavioral tests. *Physiology & Behavior* 79: 129–133

Martin, J.G.A. & Réale, D. 2008. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*. 75:309–318

Mather, J.A. & Logue, D.M. 2013. The bold and the spineless: Invertebrate personalities. *In: Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*. Carere, C., Maestripieri, D. (eds.). Chicago: The University of Chicago Press.

Mettke-Hoffmann, C, Rowe, KC, Hayden, TJ, Canoine, V. 2006. Effects of experience and object complexity on exploration in garden warblers (*Sylvia borin*). Journal of Zoology, 268:405-413.

Minderman, J, Reid, JM, Hughes, M, Denny, MJH, Hogg, S, Evans, PGH, Whittingham, MJ. 2010. Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. Behavioral Ecology, 21(6):1321-1329

Montgomery, K.C. 1955 The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory drive. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 48(4): 254-260.

Nahas, T.R. 1999. O teste do campo aberto. In Xavier, G.F. (ed.) Técnicas para o estudo do sistema nervoso. São Paulo: Editora Plêiade.

Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 85(4): 935-956.

Ogden, L.E. 2012. Do Animals Have Personality? BioScience, 62: 533–537.

Ottoni, E. B. 2000. EthoLog 2.2 - a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 32(3): 446-449.

Réale, D. & Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. Animal Behaviour. 65:463-467.

Réale, D., Sih, A., Bell, A., Dingemanse, N.J. 2006. Do behavioral syndromes represent a paradigm shift? In: ISBE 2006 Symposium Reports. ISBE Newsletter, 18(2) 42-43.

Réale, D., Reader, S., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemanse, N.J. 2007. Integrating temperament in ecology and evolutionary biology. *Biological Reviews*. 82:291-318.

Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Wright, J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions - The Royal Society B*. 365:3937-3946.

Roberts, P. & Priest, H. 2006. Reliability and validity in research. *Nursing Standard*. 20(44): 41-45.

Rossi, N. F. 2011. Pequenos mamíferos não-voadores do Planalto Atlântico de São Paulo: Identificação, história natural e ameaças. (Dissertação) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.

Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 372—378.

Sih, A. & Bell, A.M. 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the study of behavior*, 38: 227-281.

Spruijt, B.M., Van Hoof, J.A.R.A.M., Gispen, W.H. 1992. Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological Reviews*. 72(3): 825-852.

Stamps, J. & Groothuis, T.G.G. 2010. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85: 301-325.

Stamps, J.A., Briffa, M., Biro, P.A. 2012. Unpredictable animals: Individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour* 83(6): 1325-1334.

Sutter, M., & Kawecki, T.J. 2009. Influence of learning on range expansion and adaptation to novel habitats. *Journal of Evolutionary Biology*. 22:2201-2214.

Uher, J. & Asendorpf, J.B. Personality assessment in the Great Apes: Comparing ecologically valid behavior measures, behavior ratings, and adjective ratings. *Journal of Research in Personality*, 42: 821–838.

Van Oers, K., Drent, P.J., de Goede, P., van Noordwijk, A.J. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 65–73

Verbeek, M. E. M., Boon, A., Drent, P. J. 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133: 945–963.

Walsh, R. N. & Cummins, R. A. 1976. The open-field test: a critical review. *Psychology Bulletin*, 83: 482–504.

Weiss, A. & Adams, M. 2013. Differential Behavioral Ecology: The Structure, Life History, and Evolution of Primate Personality. In: *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. Carere, C. & Maestripieri, D. (eds.). University of Chicago Press.

Wilson, R.C., Vacek, T., Lanier, D.L., Dewsbury, D.A. 1976. Open-field behavior in muroid rodents. *Behavioral Biology*. 17: 495–506.

Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T. 1994. Shyness and boldness in humans and in other animals. *Trends in Ecology and Evolution*. 9:442-446.

Zollner, P. A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 15: 523–533.

ANEXO 2

Breve descrição das espécies estudadas (informações baseadas em Bonvicino et al 2008, Rossi 2011, Estavillo et al 2013 Lista Vermelha da IUCN).

Euryoryzomys russatus: Possui hábitos terrestres e noturnos. É endêmica da Mata Atlântica, sendo encontrada estritamente em fragmentos contínuos de floresta. Dada a sua dependência a este tipo de hábitat, é classificado como um especialista de floresta. Abaixo, a área de distribuição do gênero no Brasil.

Figura 1. Área de distribuição de *E. russatus* no Brasil. Extraído de Bonvicino e colaboradores, 2008.

Hylaeamys laticeps: Possui hábitos terrestres. É endêmica da Mata Atlântica, e abundante em paisagens pouco fragmentadas. É classificado como um especialista de floresta, e sua distribuição é restrita a uma porção de floresta que vai da Bahia ao Rio de Janeiro. Abaixo, a área de distribuição do gênero no Brasil.

Figura 2. Área de distribuição de *H. laticeps* no Brasil. Extraído de Bonvicino e colaboradores, 2008.

Trinomys denigratus: Outrora descrito como *Trinomys setosus denigratus*, o táxon foi elevado a espécie (Ximenes, comunicação pessoal). Possui hábitos terrestres e é noturno. É uma espécie endêmica da Mata Atlântica, e não é abundante localmente. É classificado como um especialista de floresta. Abaixo, a área de distribuição do gênero no Brasil.

Figura 3. Área de distribuição de *T. denigratus* no Brasil. Extraído de Bonvicino e colaboradores, 2008.

Akodon cursor: É terrestre. Não é endêmico da Mata Atlântica, e ocupa outros biomas como Caatinga, Cerrado e Campos, ocorrendo em habitats abertos e florestados. Possui hábitos terrestres e é noturno. É uma espécie oportunista, que tem sido favorecida pelo cenário atual de degradação do habitat. Se estende do sudeste do Brasil a nordeste da Argentina. Abaixo, a área de distribuição do gênero no Brasil.

Figura 4. Área de distribuição de *A. cursor* no Brasil. Extraído de Bonvicino e colaboradores, 2008.

Necomys lasiurus: É terrestre e de ampla distribuição. Não é endêmico da Mata Atlântica; ocupa outros biomas como Caatinga, Cerrado, Pantanal e Amazônia, ocorrendo em habitats abertos. É uma espécie que tem sido favorecida pelo cenário atual de degradação do habitat, sendo encontrada em áreas abertas entre fragmentos (matriz não florestada). Na América do Sul, é encontrada no Peru, Argentina, Brasil, Paraguai e Bolívia. Abaixo, a área de distribuição do gênero no Brasil.

Figura 5. Área de distribuição de *N. lasiurus* no Brasil. Extraído de Bonvicino e colaboradores, 2008.

SEÇÃO 3.

**A PERSONALIDADE PODE EXPLICAR A
VULNERABILIDADE DIFERENCIAL DE
ESPÉCIES À EXTINÇÃO?**

RESUMO

MALANGE, J. **A personalidade pode explicar a vulnerabilidade diferencial de espécies à extinção?** 2014. (23 pp.) Tese (Doutorado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

Atualmente enfrentamos a maior crise de biodiversidade do planeta, levando cientistas, de diversas áreas de pesquisa, a buscar maneiras de desacelerar este processo para preservar a fauna e flora remanescentes. Estudos ecológicos recentes têm indicado que a especialização ao hábitat é um dos principais fatores determinísticos relacionados ao declínio de espécies. Traços de personalidade individual têm sido investigados do ponto de vista de seu papel na aptidão e tem sido sugerida sua influência na dinâmica de populações. Tanto o "comportamento médio" da população (tendência central do comportamento dos indivíduos em uma população), quanto a variação de tipos comportamentais dentro da espécie (variabilidade interindividual nestes traços), poderiam, teoricamente, afetar aspectos ecológicos populacionais. Neste trabalho, avaliamos se a vulnerabilidade diferencial de espécies de roedores à extinção (grupo vulnerável - V e grupo não vulnerável - NV) está relacionada ao seu tipo comportamental (personalidade), testando diferenças interespecíficas (1) na tendência central (centroide) e (2) na variabilidade (dispersão) intraespecífica na personalidade, através de técnicas estatísticas de análise de comunidades ecológicas. Encontramos diferenças significativas nos centroides entre os grupos (V x NV) e entre as espécies aninhadas nos grupos. Não houve diferenças na dispersão/heterogeneidade em nenhum dos fatores. De modo geral, nossos resultados sugerem que as novas pressões seletivas, derivadas do panorama atual de distúrbio no hábitat, têm favorecido espécies com tendência a serem exploradores-rápidos (*fast-explorers*). Este tipo de informação pode ser incorporado a modelos de previsão de risco de extinção e fornecer ferramentas para aperfeiçoar estratégias conservacionistas.

Palavras-chave: personalidade; risco de extinção; PERMANOVA; PERMDISP; roedores silvestres.

ABSTRACT

MALANGE, J. **Does personality explains differential extinction risk?** 2014. (23 pp.)
Tese (Doutorado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

We are dealing nowadays with a major biodiversity crisis, and many scientists are seeking ways to slow down this process, in order to maintain the processes that originate biodiversity within ecosystems. Ecological studies are indicating factors that lead to vulnerability to extinction, and the main deterministic factor is habitat specialization. Individual behavioral differences have been connected to changes in fitness, but only recently there have been theoretical developments suggesting the effect of personality traits on population level dynamics. Both the the central tendency of the behavior of individuals in a population and interindividual variability in these traits could theoretically have important effects on the ecological dynamics. In this paper, we evaluated the correlation between personality traits and species vulnerability to extinction (vulnerable group - V and not vulnerable group - NV), using wild rodents from the atlantic forest as models. We tested interspecific differences (1) in the central tendency (centroid) and (2) in the intraspecific variability in personality. We found significant differences between V and NV group centroids, and between species nested within groups. There were no differences in the dispersion of personality traits between the groups. Our results suggest that new selective pressures, from current anthropogenic disturbance (aka HIREC - human induced rapid environmental change), are favoring fast-explorer species. This kind of information could compound extinction risk models and provide rapid assessment tools for wildlife management programmes.

Key words: personality; extinction risk; PERMANOVA; PERMDISP; wild rodents.

INTRODUÇÃO

Em função da expansão das atividades humanas, tais como atividade agropecuária, urbanização e crescimento industrial, que são baseadas na exploração de recursos naturais, vivemos atualmente uma grave crise mundial de biodiversidade, sem precedentes na história. A União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) estima que mais de 20.000 espécies estejam ameaçadas de extinção; trata-se de uma subestimativa, já que na Lista Vermelha encontram-se apenas aproximadamente 5% do total de espécies descritas no mundo (Caro & Sherman 2011, IUCN 2014). Esta grave crise de diversidade biológica tem atingido níveis superiores às taxas de extinção de espécies previstas por registros fósseis, resultando no quadro atual de sexto processo de extinção em massa (Barnosky et al 2011). A perda de espécies atinge todos os biomas do planeta e é especialmente alarmante na Mata Atlântica, um *hotspot* de biodiversidade e área de endemismo de anfíbios, aves, mamíferos e plantas e que, atualmente, está restrito a 8% de sua área original (Tabarelli 2005, Fernandez e Castro 2009, Critical Ecosystem Partnership Funding 2011).

Dentro deste panorama, tem sido crescente o interesse da biologia na identificação de fatores relacionados ao risco de extinção em diferentes escalas e níveis de organização (Thomas et al 2004, Henle et al 2004, Cardillo et al 2005, Collen et al 2011, Arregoitia et al 2013, Pearson et al 2014). Investiga-se o papel de fatores determinísticos (e.g. Henle et al 2004) e estocásticos neste processo de extinção (e.g. Chase e Myers 2011). Embora ambos fatores tenham pesos variáveis ao longo de gradientes espaço-temporais, os estudos de longo prazo, que têm avaliado o efeito de distúrbios no hábitat sobre populações de pequenos mamíferos, indicam um forte papel de fatores determinísticos, mais especificamente fatores ligados ao nicho ecológico da espécie (Pardini 2004, Pardini et al 2005, Pardini e Umetsu 2006, Pardini et al 2009, Pardini et al 2010, Estavillo et al 2013, Puttker et al 2014).

As conclusões mais recentes destes estudos apontam para o requerimento de hábitat (característica do nicho) como a principal variável condicionando a vulnerabilidade diferencial de espécies à extinção: associa-se o grau de especialização ao

hábitat florestal às respostas populacionais (alterações na riqueza, abundância e composição) de pequenos mamíferos a alterações no hábitat. Puttker e colaboradores (2014) sugeriram que a homogeneização na composição de espécies em paisagens perturbadas salienta a relevância do papel dos fatores determinísticos no processo de extinção. Os autores atribuíram a homogeneização à pressão de seleção imposta pelas alterações antrópicas, que atuam como um filtro ecológico, selecionando apenas espécies com capacidades similares de resiliência a ambientes mais hostis.

O grau de especialização ecológica - uma característica indicativa de requerimento de hábitat - pode ser tratado em diferentes níveis de organização (Devictor et al 2010), sendo reconhecido o papel do indivíduo na determinação da amplitude de nicho de uma espécie (Bolnick et al 2003, Sargeant 2007, Bolnick et al 2010). Bolnick e colaboradores (2003) encontraram evidências para especialização ecológica no nível do indivíduo em mais de 90 espécies, e têm defendido a visão de nicho como uma propriedade emergente do fenótipo de cada indivíduo (Bolnick et al 2010).

Traços de personalidade influenciam estratégias ecológicas em diversas atividades como encontro de parceiros sexuais, construção de ninho, exploração do ambiente, dispersão, forrageamento, relações sociais hierárquicas e resposta à predação (Réale e Fiestra-Bianchet 2003, Dingemanse & de Goede 2004, Garamszegi et al 2009), e têm efeitos na aptidão (Smith & Blumstein 2008). O interesse por traços de personalidade em animais, dentro da perspectiva ecológica e evolutiva, tem crescido de maneira expressiva na última década (ver revisão em Réale et al 2010).

Alterações na estrutura do hábitat afetam a quantidade e qualidade de recursos disponíveis (Marsh 2003, Arroyo-Rodriguez e Mandujano 2006), influenciando o esforço e decisões de forrageamento (Nour et al 1997, Stoner et al 2002, Bicca-Marques 2003), comportamento de deslocamento e colonização de novos ambientes (Kotler et al 1991, Wolff et al 1997, Lynam e Billick 1999, Niu 2007, Blas et al 2007, Hinam e St. Clair 2008). Considerando a relevância do indivíduo em um aspecto-chave associado ao risco de extinção, que é a determinação do nicho ecológico e sabendo que um ambiente em mudança gera alterações das respostas e mecanismos comportamentais, que estão associados com a personalidade (ver revisões em Candolin & Wong 2013), investigaremos se traços de personalidade explicam a vulnerabilidade diferencial de espécies à extinção.

Sih e colaboradores (2012) identificaram mecanismos pelos quais a tendência central e a variabilidade de tipos comportamentais dentro de uma espécie influenciam fenômenos de nível populacional, sugerindo o importante papel da personalidade na dinâmica da população. Neste trabalho, avaliamos diferenças de personalidade em 5 espécies de roedores silvestres com diferenças na vulnerabilidade à extinção. É a primeira vez que um estudo propõe a relação entre personalidade e risco de extinção de espécies.

O estudo comparativo da personalidade tem sido encorajado mas poucas são as ferramentas estatísticas disponíveis que viabilizam a comparação de similaridades e diferenças de personalidade entre espécies, principalmente em função de seu caráter multivariado; esta comparação tem sido possível com o auxílio de técnicas estatísticas não paramétricas de análise de comunidades (Carter & Feeney 2012). Com base nas múltiplas variáveis que representam os eixos de personalidade correlacionados exploração, ousadia, neofilia e neofobia, avaliamos as diferenças interespecíficas nos centroides de personalidade (por uma análise de variância permutacional PERMANOVA - Anderson 2001), e testamos diferenças entre espécies na amplitude da variabilidade intraespecífica (por uma PERMDISP - Anderson 2006). Nosso desenho experimental testou simultaneamente dois fatores fixos: vulnerabilidade e espécie. As espécies selecionadas cumprem papéis ecológicos distintos em termos de uso do hábitat e por isso representam um fator de interesse nas análises.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudadas cinco espécies de roedores silvestres: *Akodon cursor* (N=11), *Necomys lasiurus* (N=9), *Euryoryzomys russatus* (N=4), *Hylaeamys laticeps* (N=16) e *Trinomys denigratus* (N=11) (Figura 1.2). Os métodos de coleta de espécimes e manutenção, bem como os protocolos e métodos de extração de traços de personalidade estão descritos na Seção 2.

A escolha destas espécies foi baseada no critério de requerimento de hábitat, seguindo Estavillo e colaboradores (2013): a partir de dados de uso do hábitat e distribuição geográfica, os autores classificaram *A. cursor* como generalista, *N. lasiurus* como especialista de área aberta e as demais espécies (*E. russatus*, *H. laticeps* e *T. denigratus*) como especialistas de floresta. Embora não sejam espécies equivalentes ecologicamente, *A. cursor* e *N. lasiurus* podem ser consideradas espécies não vulneráveis à extinção (NV), porque ambas são favorecidas em contexto de distúrbios no hábitat. As demais espécies, especialistas de floresta, são consideradas vulneráveis à extinção (V), de acordo com Umetsu (2007), Bueno (2008), Pardini et al (2010) e Rossi (2011).

Para avaliar diferenças nos centroides da personalidade entre grupos NV e V, e entre espécies, utilizamos o método multivariado não paramétrico PERMANOVA® com dois fatores fixos (grupo e espécie, com espécie aninhado em grupo). Utilizamos matrizes de distância euclidiana, com base na soma dos quadrados parcial/tipo III (a mais recomendada para dados não balanceados, de acordo com Coimbra et al 2006), e até 1000 permutações. Embora seja relativamente sensível a diferenças na variação da dispersão dos dados, a PERMANOVA® é considerada o método mais robusto, quando comparada a métodos similares como ANOSIM® e teste de Mantel: as taxas de rejeição da hipótese nula na PERMANOVA® mantêm-se constantes a despeito do desbalanceamento das amostras, e tendem a diminuir com amostras heterogêneas (Anderson & Walsh 2013).

Para avaliar diferenças entre espécies na amplitude de variação intraespecífica nos dados de personalidade, utilizamos o método multivariado PERMDISP, que é complementar ao PERMANOVA. O PERMDISP testa a hipótese nula de igualdade das

variâncias das amostras de um fator (aqui, espécie), com base na comparação das distâncias dos centroides intragrupo com o centroide total, para cada espécie. Foram executadas até 1000 permutações para gerar um valor de significância (p) a partir de uma distribuição nula simulada.

Para as diferenças significativas foram feitos testes post-hoc ("pairwise comparisons") com a finalidade de se identificar quais espécies ou grupos de espécies diferiram no centroide e na dispersão, quando comparadas par a par. As análises foram executadas com auxílio do pacote computacional Primer v.6 (Clarke & Gorley 2006; <http://www.primer-e.com>). Não fizemos correção para o valor de alpha pois seguimos a sugestão de Anderson e colaboradores (2008), para os quais o ajuste deste valor fica a critério do pesquisador já que "os valores de p permutados fornecem um teste exato de cada hipótese nula de interesse individualmente".

Para efeito destas análises, foram utilizados os escores das variáveis sintéticas obtidas pelas análises de componentes principais (PCAs) realizadas anteriormente (ver Seção 2) que caracterizaram os eixos: exploração, ousadia, neofilia e neofobia. Além disso, os escores dos indivíduos nas variáveis sintéticas em cada um dos traços foram utilizados para gerar uma nova variável sintética (PCA dos PCAs), a qual denominamos eixo "slow-fast" (Carere 2010). Os escores obtidos neste eixo foram utilizados apenas para representação gráfica e visualização das tendências comportamentais. Este eixo "slow-fast" reflete os estilos de enfrentamento (*coping styles*) reativos e proativos (como definido por Koolhaas et al 1999), nos quais uma série de traços como exploração, atividade, ousadia, neofilia, agressividade, forrageamento e caracteres fisiológicos (reatividade do eixo hipotálamo-pituitária-adrenal), estão positivamente correlacionados.

RESULTADOS

Personalidade e risco de extinção

A hipótese nula testada pela PERMANOVA ("os centroides dos grupos são equivalentes para todos os grupos") foi rejeitada, indicando que há diferenças significativas na personalidade dos grupos NV e V. Além disso, as espécies também diferem quanto à personalidade (Tabela 1.3).

Tabela 1.3. Valores das estatísticas geradas pelas análises de variância permutacional multivariável (PERMANOVA), pseudo-F e p, para a personalidade analisada no fator "Vulnerabilidade" (NV/V) e no fator "Espécie".

Personalidade	Pseudo-F	Valor de p
Vulnerabilidade	52,05	0,001
Espécie	7,69	0,001

Foram feitos testes *post-hoc* para a análise das diferenças entre cada par do fator "Espécie", aninhado no fator "Vulnerabilidade" (NV/V). O teste *post-hoc* para cada par de espécies aninhadas indicou que houve diferenças significativas entre *A. cursor* e *N. lasiurus*, dentro do grupo NV. Não houve diferenças entre *E. russatus* e *H. laticeps*, mas houve entre estas duas e *T. denigratus*, no grupo V (Tabela 2.3).

Tabela 2.3. Valores das estatísticas geradas pelas análises de variância permutacional multivariável (PERMANOVA), pseudo-t e p, para a personalidade analisada nos testes *post-hoc* por duplas de espécies, dentro dos aninhamentos em "vulnerabilidade" (NV e V). Espécies não vulneráveis (NV), estão em destaque na tabela.

	Pseudo-t	Valor de p
<i>A. cursor</i> vs <i>N. lasiurus</i>	3,39	0,005
<i>E. russatus</i> vs <i>H. laticeps</i>	0,83	0,569
<i>E. russatus</i> vs <i>T. denigratus</i>	2,41	0,011
<i>H. laticeps</i> vs <i>T. denigratus</i>	3,08	0,001

Não houve diferenças significativas na dispersão/heterogeneidade no fator "Vulnerabilidade" ($p=0,29$), e nem no fator "Espécie" ($p=0,99$).

Eixo *slow-fast*

Considerando que as diferenças nos centroides de "Espécies" (e "Grupos") foram significativas, para entendermos melhor em que sentido se dão estas diferenças individuais, no nível das espécies, criamos um eixo sintético, por análise de PCA, a partir das variáveis sintéticas representativas de exploração, ousadia, neofilia e neofobia, e interpretamos este eixo como a variável *slow-fast* (como em Carere 2010). O que se nota é que as espécies menos vulneráveis estão deslocadas para valores mais positivos no eixo *slow-fast*, o que implica que apresentam um tipo comportamental mais ousado, neofílico e explorador, além de menos neofóbico (Figura 1.3).

Figura 1.3. Representação gráfica dos escores individuais ao longo do eixo de variação *slow-fast*, gerado por análise de componentes principais a partir das variáveis sintéticas representativas de exploração, ousadia, neofilia e neofobia, apenas para visualização dos escores individuais. Espécies menos vulneráveis estão deslocadas para valores mais positivos no eixo, indicando que são tipos *fast explorers*.

DISCUSSÃO

A personalidade está relacionada com o risco de extinção de espécies (Tabela 1.3), podendo ser considerada um fator preditivo deste processo. Neofilia, exploração e ousadia estão positivamente correlacionadas entre si, e negativamente correlacionadas à neofobia, caracterizando uma síndrome comportamental no eixo *slow-fast*. As espécies vulneráveis apresentam escores mais baixos no eixo *slow-fast* (Figura 1.3), o que indica que neofobia, baixos níveis de exploração e timidez são traços que podem predispor espécies ao declínio populacional frente a distúrbios no hábitat. Até onde sabemos, é a primeira vez que um estudo empírico compara a personalidade de diferentes espécies e busca esta relação com risco de extinção.

Quando analisamos o fator "Espécie", aninhado em "Vulnerabilidade", encontramos diferenças nos centroides de personalidade entre as espécies NV (*N. lasiurus* e *A. cursor*). Esta diferença pode explicar o porquê de *A. cursor* habitar tanto áreas de mata quanto de matriz não florestada, enquanto *N. lasiurus* ocupar somente matriz (segundo resultados de Estavillo et al 2013). Nos histogramas de frequência da Figura 1.3, notamos que indivíduos de *A. cursor* estão representados por perfis intermediários no eixo *slow-fast*, enquanto que *N. lasiurus*, está representada por perfis *fast*, em sua maioria. A literatura de personalidade tem associado perfis comportamentais *fast* à formação de rotinas e baixa flexibilidade comportamental (Briffa et al 2008, Natarajan et al 2009, Coppens et al 2010); este traço de personalidade está associado com um padrão superficial de exploração e detecção rápida de pistas no ambiente, por isso a baixa flexibilidade (Mathot et al 2012).

A plasticidade/flexibilidade pode ser importante para o estabelecimento e ocupação de novas áreas (Pintor & Sih 2009), o que poderia explicar o padrão generalista de *A. cursor*, embora isso não tenha sido testado e, como sabemos, plasticidade e personalidade não são conceitos mutuamente dependentes (Japyassú & Malange 2014). Sol e colaboradores (2011) encontraram que espécies de pássaros que habitam regiões antropizadas, resolvem tarefas de maneira mais rápida do que as espécies de ambientes menos afetados pelo homem. Espécies generalistas ocupam oportunisticamente regiões de floresta, e podemos sugerir que sua persistência depende

da habilidade em explorar novos recursos e se engajar em comportamentos exploratórios (como ocorre com as espécies invasoras - Chapple et al 2011).

Dentre as espécies especialistas de floresta (vulneráveis), *E. russatus* e *H. laticeps* não diferiram entre si nos centroides, enquanto ambas diferiram de *T. denigratus*. Uma possível explicação para isso é que as duas primeiras cumprem papéis ecológicos similares, na medida em que são dependentes de floresta e localmente abundantes, enquanto que a última é uma espécie localmente mais rara: em um esforço amostral de mais de 20mil armadilhas por noite e 197 capturas, em um gradiente de cobertura vegetal, Estavillo e colaboradores 2013 capturaram apenas 4 indivíduos de *T. denigratus*. Embora Estavillo e colaboradores (2013) tenham englobado especialistas de floresta em um grupo único, a informação sobre a área de distribuição das espécies não foi utilizada para esta classificação, e é um indicador de requerimento de hábitat (González- & Revilla 2013). Em nosso estudo, também categorizamos as espécies em grandes grupos quanto ao estado de vulnerabilidade à extinção (NV e V), mas defendemos que estas diferenças sutis de vulnerabilidade entre as espécies ecologicamente distintas sejam contabilizadas em estudos futuros.

Observando as curvas de distribuição da figura 1.3, notamos que todos os indivíduos de *T. denigratus* representam tipos *slow* e esta ausência de variabilidade de tipos poderia colocar a espécie em *status* de maior vulnerabilidade. Indivíduos reativos, frente a incertezas no hábitat, requerem mais tempo para amostragem de pistas no ambiente e se mantêm inativos por mais tempo, a fim de processar os estímulos (Mathot et al 2012). Isso implica em maior flexibilidade comportamental, que, em teoria, pode favorecer a ocupação de novas áreas (Pintor& Sih 2009) mas que, por outro lado, envolve custos e limitações (Chevin et al 2010), a depender da estabilidade do ambiente.

A qualidade e disponibilidade de recursos no hábitat pode influenciar o desenvolvimento da personalidade de animais. Minderman e colaboradores (2010) encontraram uma correlação negativa entre atividade e qualidade do hábitat: indivíduos forrageando em habitats com melhor qualidade de recursos possuem a área de vida estimada e a capacidade de dispersão menores, o que se reflete como menor atividade e exploração em experimentos de cativeiro (Herborn et al 2010). Riechert e Hall (2000) encontraram que populações/espécies de aranhas, que foram expostas ao longo do

tempo a ambientes de baixa disponibilidade de recursos evoluíram para estratégias mais agressivas do que espécies com histórico de recursos abundantes.

Sabe-se que traços de personalidade estão ligados a diversos contextos ecológicos como dispersão, seleção de parceiros, uso do espaço, seleção de hábitat, forrageamento, sociabilidade, predação (Marchetti & Drent 2000, Dingemanse et al 2003, Réale & Festa-Bianchet 2003, Chapple et al 2011; ver revisão em Réale et al 2010), e que muitos traços podem estar correlacionados com comportamentos que são dependentes de densidade, com o indivíduo tendo um papel ativo na expressão comportamental densidade-dependente - tipos comportamentais são diferencialmente afetados pela densidade (Frid & Dill 2002, Sih et al 2012). Decisões comportamentais são baseadas na avaliação diferencial de risco, que direciona os padrões de forrageamento, reprodução e fuga (Lima & Dill, 1990, Candolin & Wong 2012).

Sih e colaboradores (2012) compilaram informações indicando que traços de personalidade podem influenciar o limite de distribuição de uma espécie, a interação entre espécies, a dinâmica de populações, a habilidade de uma espécie ser invasora e as respostas rápidas a mudanças ambientais antropogênicas. A habilidade de populações e espécies em lidar com as múltiplas adversidades do ambiente é que vai determinar sua capacidade de resiliência. Diferentes ameaças afetam diferencialmente as espécies, a depender de seus atributos próprios; porém, na medida em que aumentam os fatores ameaçadores (e.g. poluição, perda de hábitat, fragmentação de hábitat, caça), o risco de extinção aumenta para todas as espécies (González-Suárez & Revilla 2014).

A variabilidade interindividual de traços genéticos, comportamentais e de história de vida, dentro de uma população, é considerada uma proteção contra risco de extinção (González-Suárez & Revilla 2013). Com relação à heterogeneidade (dispersão dos dados), não houve diferenças significativas em nenhum dos fatores ("Vulnerabilidade" e "Espécie"), que foram analisados separadamente; neste ponto, nossos resultados não indicam nenhuma diferença entre as espécies.

A expectativa teórica (pela própria definição do conceito de personalidade), era, de fato, que a variabilidade interindividual ocorresse em todas as espécies, já que estamos lidando com traços individuais. Graficamente, o que observamos dentro do espectro *slow-fast* são espécies representadas pelos extremos e espécies intermediárias,

e as implicações disso foram discutidas acima. Consideramos que o melhor desenho para se testar a hipótese de diferenças na variabilidade é a amostragem populacional: comparando-se populações diferentes de uma mesma espécie, sob diferentes graus de pressão ambiental, poderíamos avaliar como a evolução contemporânea de traços de personalidade afeta a variabilidade do traço nas diferentes espécies (por ser um traço ligado à aptidão, a personalidade pode sofrer efeito de evolução contemporânea - McDougall et al 2006).

Tem sido encontrado na literatura uma correlação positiva entre agressividade e exploração em populações nas quais a pressão de predação é alta, quando comparadas com populações nas quais os predadores estão ausentes (Dingemanse et al 2007, Bell 2005, por exemplo). Em nossos resultados, os traços de exploração, ousadia, neofilia e neofobia estão positivamente correlacionados - ver Seção 2 (com altos escores no eixo "neofobia" indicando menor neofobia), caracterizando uma síndrome comportamental (*sensu* Sih et al 2004) que sintetizamos no eixo *slow-fast*. A síndrome comportamental que descreve uma correlação positiva entre exploração, atividade, ousadia e neofilia, tem sido incorporada dentro do conceito de síndrome do "ritmo de vida" (*pace-of-life syndrome*), na qual traços metabólicos, hormonais e características imunológicas coevoluíram com particularidades da história de vida das espécies (Réale et al 2010), indicando que alguns traços fisiológicos podem estar correlacionados aos traços de personalidade.

Na figura 1.3, observamos que os indivíduos da espécie classificada como especialista de área aberta, *N. lasiurus*, (*sensu* Estavillo et al 2013) apresentam os escores mais altos no eixo *slow-fast* sendo, portanto, considerados *fast explorers*, seguidos pela espécie generalista de hábitat *A. cursor*. Interessante notar que esta similaridade nas tendências de personalidade entre espécies que desempenham papéis ecológicos distintos, indica que o perfil *fast* pode ser um preditor de "resiliência", ou menor risco de extinção, independentemente da espécie. Smith & Blumstein (2008) encontraram, a partir da meta-análise de mais de 30 artigos que relacionaram algum traço de personalidade a uma medida de aptidão (sobrevivência ou sucesso reprodutivo), que exploração possui efeito significativo na sobrevivência enquanto que agressão tem efeito significativo no sucesso reprodutivo, concluindo que a personalidade afeta a aptidão e tem efeito nas taxas de crescimento populacional.

Populações com as mais altas taxas de dispersão são compostas por indivíduos mais ousados, exploradores e agressivos, em sua maioria. Esta relação tem sido encontrada para diversos táxons, em diversos habitats (peixe *Rivulus hartii* - Fraser et al 2001; camundongo comum *Mus musculus* - Krackow 2003; aves *Parus major* - Dingemanse et al 2003; caranguejo *Pacifastacus leniusculus* - Pintor et al 2008). Estes traços caracterizam espécies que são capazes de lidar com alterações de origem antropogênica (Pintor & Sih 2009, Cote et al 2011, Evans et al 2011), corroborando nossos resultados. Alterações no habitat impõem novos regimes seletivos na medida em que a perda de cobertura vegetal acarreta na exposição a ambientes abertos e, consequentemente, a predadores potenciais e flutuações na disponibilidade de recursos. Neste sentido, o estudo da personalidade permite entender porque espécies não vulneráveis, que têm perfil comportamental proativo, têm apresentado melhor aptidão em ambientes alterados; pressões seletivas atuais, fruto de mudanças rápidas causadas por distúrbios antrópicos, estariam favorecendo indivíduos mais agressivos e exploradores - "proativos" (Smith e Blumstein 2008).

Minderman e colaboradores (2010) encontraram uma correlação negativa entre atividade e qualidade do habitat: indivíduos que forrageiam em habitats com melhor qualidade de recursos possuem a área de vida estimada e a capacidade de dispersão menores, o que se reflete como menor atividade e exploração em experimentos de cativeiro (Herborn et al 2010). Riechert e Hall (2000) encontraram que populações/espécies de aranhas, que foram expostas ao longo do tempo a ambientes de baixa disponibilidade de recursos evoluíram para estratégias mais agressivas do que espécies com histórico de recursos abundantes.

Pressões de seleção alteram a distribuição dos tipos comportamentais em uma população e é desta maneira que influenciam a dinâmica de populações via personalidade. Por este motivo, descrever as propriedades da curva de distribuição de tipos em uma população/espécie (tendência central e dispersão) permite gerar previsões de respostas populacionais frente a diferentes cenários ambientais (Figura 1.3). Nosso importante resultado com a relação aos centroides, confere à personalidade animal um *status* de ferramenta promissora para ser incorporada em modelos de

declínio populacional, podendo aprimorar ferramentas proativas de intervenções conservacionistas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46.

Anderson, M.J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62: 245-253.

Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER. Guide to software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.

Anderson, M.J. & Walsh, D.C.I. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4): 557–574.

Arregoitia, L.D.V., Blomberg, S.P., Fisher, D.O. 2013. Phylogenetic correlates of extinction risk in mammals: species in older lineages are not at greater risk. *Philosophical Transactions of The Royal Society: B*, 280, 20131092.

Arroyo-Rodríguez, V. Y S. & Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15: 4159-4179.

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51–57.

Bell, A.M. 2005. Behavioral differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*. 18, 464–473.

Bicca-Marques, J.C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK (ed) *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academics Plenum Publishers, New York, NY, p. 283–303.

Blas, J., Bortolotti, G. R., Tella, J. L., Baos, R., Marchant, T.A. 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104 (21): 8880-8884.

Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161(1): 1-28.

Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L., Paull, J.S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Philosophical Transactions of The Royal Society: B*, 277: 1789–1797.

Briffa, M, Rundle, SD, Fryer A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B (Biological Sciences)*. 275: 1305–1311.

Candolin, U. & Wong, B.B.M. 2012. *Behavioural Responses to a Changing World - Mechanisms and Consequences*. Oxford University Press, UK, 251 p.

Cardillo, M., Mace, J.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L., Purvis, A. 2005. Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science*, 309: 1239-1241.

Carter, A.J. & Feeney, W.E. 2012. Taking a comparative approach: analysing personality as a multivariate behavioural response across species. *PLoS ONE*, 7(7): e42440. doi:10.1371/journal.pone.0042440.

Caro, T. & Sherman, P.W. 2011. Endangered species and a threatened discipline: behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(3): 111-118.

Chapple, D.G., Simmonds, S.M., Wong, B.B.M. 2011 Know when to run, know when to hide: can behavioral differences explain the divergent invasion success of two sympatric lizards? *Ecology and Evolution*: 1(3), 278–289.

Chase, J.M. & Myers, J.A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of The Royal Society: B*, 366, 2351–2363.

Chevin, L-M, Lande, R, Mace, GM. 2010. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *Plos Biology*. 8(4): 1-8.

Coimbra, J.L.M., Souza, V.Q., Kopp, M.M., Silva, J.G.C, Oliveira, A.C., Carvalho, F.I.F. 2006. Esperanças matemáticas dos quadrados médios: uma análise essencial. *Ciência Rural*, 36(6): 1730-1738.

Collen, B., McRae, L., Deinet, S., De Palma, A., Carranza, T., Cooper, N., Loh, J., Baillie, J.E.M. 2011. Predicting how populations decline to extinction. *Philosophical Transactions of The Royal Society: B*, 366: 2577–2586.

Coppens, CM, de Boer, SF, Koolhaas, JM. 2010. Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365: 4021–4028.

Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., Sih, A. 2010 Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of The Royal Society B (Biological Sciences)*: 365, 4065-4076.

Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47: 15–25.

Dingemanse, N. J., Both, C., van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., Drent, P. J. 2003 Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of The Royal Society B*: 270, 741 – 747.

Dingemanse, N.J. & de Goede, P. 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*. 15: 1023-1030.

Dingemanse, N.J., Wright, J., Kazem, A.J.N., Thomas, D.K., Hickling, R., Dawnay, N. 2007. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*. 76:1128-1138.

Estavillo, C., Pardini, R., Rocha, P.L.B. 2013. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS ONE*, 8(12): e82369. doi:10.1371/journal.pone.0082369.

Evans, K. L., Chamberlain, D. E., Hatchwell, B. J., Gregory, R. D., Gaston, K. J. 2011. What makes an urban bird? *Global Change Biology*, 17: 32-44.

Fernandez, F.A.S. & Castro, E.B.V. 2005. Vulnerabilidades diferenciais à extinção de mamíferos em fragmentos florestais e suas implicações para a conservação: a ecologia de populações encontra a ecologia da paisagem. *Anais VII Congresso Brasileiro de Ecologia*.

Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T. 2001 Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*: 158, 124–135.

Frid, A. and L. M. Dill. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1): 11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art11/>.

Garamszegi, L.Z., Calhim, S., Dochtermann, N., Hegyi, G., Hurd, P.L., Jorgensen, C., Kutsukake, N., Lajeunesse, M.J., Pollard, K.A., Schielzeth, H., Symonds, M.R.E., Nakagawa, S. 2009. Changing philosophies and tools for statistical inferences in behavioral ecology. *Behavioral Ecology*. 20:1363–1375.

González-Suárez, M. & Revilla, E. 2013. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. *Ecology Letters*: 16 (2), 242–251.

González-Suárez, M. & Revilla, E. 2014. Generalized drivers in the Mammalian endangerment process. PLoS ONE. 9(2): e90292. doi:10.1371/journal.pone.0090292

Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. Biodiversity and Conservation 13: 207-251.

Herborn, KA, MacLeod, R, Miles, WTS, Schofield, ANB, Alexander, L, Arnold, KE. 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. Animal Behaviour. 835-843.

Hinam, H.L. e St. Clair, C.C. 2008. High levels of hábitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. Biological Conservation, 141: 524-535.

Japyassú, H.F. & Malange, J. 2014. Plasticity, stereotypy, intra-individual variability and personality: Handle with care. Behavioural Processes. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.016>

Kotler, B.P., Brown, J.S., Hasson, O. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. Ecology, 72(6): 2249-2260.

Krackow, S. 2003. Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). Ethology, 109: 671—689.

Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation. Canadian Zoology. 68: 619–640.

Lynam, A.J. & Billick, I. 1999. Differential responses of small mammals to fragmentation in a Thailand tropical forest. Biological Conservation, 91: 191-200.

Marchetti, C. & Drent, P.J. 2000. Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. Animal Behaviour, 60: 131-140.

Marsh, L.K. 2003. The nature of fragmentation. In: Primates in fragments. Marsh, L.K. (Ed.). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p. 1-10.

Mathot, K.J., Wright, J., Kempenaers, B., Dingemanse, N.J. 2012. Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. *Oikos*. 121(7): 1009-1020. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20339.x

Minderman, J, Reid, JM, Hughes, M, Denny, MJH, Hogg, S, Evans, PGH, Whittingham, MJ. 2010. Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*. 21(6):1321-1329.

Natarajan, D., de Vries, H., Saaltink, D.J., de Boer, S.F., Koolhaas, J.M. 2009. Delineation of violence from functional aggression in mice: an ethological approach. *Behavioral Genetics*. 39: 73–90.

Niu, H. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiology and health status of wood thrush (*Hylocichla mustelina*) in the upper midwest. Tese, University of Michigan.

Nour, N, Matthysen, E, Dhondt, AA. 1997. Effects of hábitat fragmentation on foraging behaviour of tits and related species: does niche space vary in relation to size and degree of isolation of forest fragments. *Ecography* 20:281–286.

Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity Conservation* 13:2567–2586.

Pardini, R, Souza, SM, Braga Neto, R, Metzger, JP. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*. 124(266): 253-266.

Pardini, R, Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica*. 6(2):1-22.

Pardini, R, Faria, D, Accacio, GM, Laps, RR, Mariano, E, Paciencia, PA, Dixo, M, Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* 142: 1178–1190.

Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P. 2010. Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. *PLoS ONE*, 5(10): e13666. doi:10.1371/journal.pone.0013666.

Pearson, R.G., Stanton, J.C., Shoemaker, K.T., Aiello-Lammens, M.E., Ersts, P.J., Horning, N., Fordham, D.A., Raxworthy, C.J., Ryu, H.Y., McNees, J., Akçakaya, H.R. 2014. Life history and spatial traits predict extinction risk due to climate change. *Nature Climate Change*, 4: 217-221.

Perfil do Ecossistema: Mata Atlântica, hotspot de biodiversidade. 2001. Critical Ecosystem Partnership Fund. Disponível em: <http://www.cepf.net/Documents/final.portuguese.atlanticforest.pdf>

Pintor, L. M., Sih, A. & Bauer, M. L. 2008. Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos*, 117: 1629-1636.

Pintor, L. M. & Sih, A. 2009. Differences in growth and foraging behavior of native and introduced populations of an invasive crayfish. *Biological Invasions*, 11: 1895-1902.

Püttker, T., Bueno, A.A., Prado, P.I., Pardini, R. 2014. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos*, doi: 10.1111/oik.01018.

Réale, D. & Festa-Bianchet, M. 2003. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*. 65: 463-470.

Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Wright, J. 2010. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 365: 3937-3946.

Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 365: 4051-4063. doi:10.1098/rstb.2010.02084051

Riechert, SE, Hall, RF. 2000. Local populations success in heterogeneous habitats: reciprocal transplant experiments completed on a desert spider. *Journal of Evolutionary biology*. 13:541-550.

Sargeant, B.L. 2007. Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, 116: 1431-1437.

Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., Pruitt, J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15(3): 278-89.

Smith, BR, Blumstein, DT. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2): 448-455.

Sol, D, Griffin, AS, Bartomeus, I, Beoyce, H. 2011. Exploring or Avoiding Novel Food Resources? The Novelty Conflict in an Invasive Bird. *PlosOne*. 6(5):1-7.

Stoner, K.E., Quesada, M., Rosas-Guerrero, V., Lobo, J.A. 2002. Effect of forest fragmentation on Colima long-nosed bat (*Mwonycterh harrisonsz*) foraging in tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*. 344: 462-467.

Tabarelli, M, Siqueira Filho JA, Santos, AMM. 2006. A Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco, p. 25–40. In: Pôrto K, Almeida-Cortez J, Tabarelli, M (Orgs.). *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 363 p.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C5, Barend, E.F.N., Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145-148.

Wolff, J.O., Schaubert, E.M., Edge, W.D. 1997. Effects of habitat Loss and Fragmentation on the Behavior and Demography of Gray Tailed Voles. *Conservation Biology*, 11(4): 945-956.

SEÇÃO 4.

CONCLUSÕES FINAIS

O apelo por abordagens integrativas que incluam informação comportamental na resolução de problemas de conservação tem sido crescente na literatura (Gosling & Sutherland 2000, Festa-Bianchet & Apollonio 2003, Caro & Sherman 2011, Candolin & Wong 2012). No entanto, esforços neste sentido ainda são discretos, especialmente devido a dificuldades metodológicas e às lacunas, por vezes consideradas intransponíveis, na conexão entre a pesquisa básica produzida pelos estudiosos do comportamento e a aplicação deste conhecimento na prática conservacionista (Blumstein & Fernández-Juricic 2010, Berger-Tal et al 2011, Candolin & Wong 2012).

Abordagens que lidam com a variabilidade individual como informação biologicamente relevante, como é o caso do estudo de personalidade, serão cada vez mais chamadas para compor estratégias de manejo e conservação da vida silvestre, uma vez que a biodiversidade está em declínio e é, cada vez mais, representada por espécies em seu subótimo adaptativo (Caro & Sherman 2011).

A manutenção da diversidade de tipos comportamentais em uma população tem sido apontada como o principal fator garantindo o sucesso de espécies (Sih & Watters 2005) em programas de reintrodução; um feito que pode ser obtido com a reprodução de espécimes em cativeiro (McPhee 2004). Este ponto tem sido o mais enfatizado e explorado na literatura, pois representa uma importante estratégia de aplicação conservacionista (Blumstein & Fernández-Juricic 2010). Reconhece-se que a variabilidade em caracteres biológicos é um dos pilares necessário para o processo evolutivo e, por esta razão, pode permitir a resiliência de espécies frente às pressões de seleção decorrentes de mudanças rápidas induzidas pelo homem (González-Suárez & Revilla 2013, e revisão em Smith & Blumstein 2013).

Nesta tese, identificamos traços de personalidade que são comuns a espécies vulneráveis a pressões de origem antropogênica, indicando que medidas de comportamentos consistentes que variam interindividualmente podem prever a vulnerabilidade diferencial ao risco de extinção de espécies. A vantagem deste tipo de medida é antecipar a perda de indivíduos/populações/espécies antes mesmo dela ocorrer (Berger-Tal et al 2011). Incorporar esta informação a modelos de risco de extinção e perda de espécies pode resultar em medidas proativas de intervenção conservacionista.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kotler, B.P., Saltz, D. 2011 Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behavioral Ecology*, 22: 236-239.

Blumstein, D.T. & Fernández-Juricic, E. 2010. *A Primer of Conservation Behavior*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA, 224p.

Candolin, U. & Wong, B.B.M. 2012. *Behavioural Responses to a Changing World - Mechanisms and Consequences*. Oxford University Press, UK, 251 p.

Caro, T. & Sherman, P.W. 2011. Endangered species and a threatened discipline: behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(3): 111-118.

Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. 2003. *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press, Connecticut, Washington, DC, USA, 394 p.

González-Suárez, M. & Revilla, E. 2013. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. *Ecology Letters*: 16 (2), 242–251.

Gosling, L.M. & Sutherland, A.W.J. 2000. *Behaviour and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 452 p.

McPhee, M.E. 2004. Generations in captivity increases behavioral variance: considerations for captive breeding and reintroduction programs. *Biological Conservation*, 115: 71–77.

Smith, B.R. & Blumstein, D.T. *Animal Personalities and Conservation Biology: The Importance of Behavioral Diversity*. 2013. *In*: Carere, C. & Maestripieri, D. *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press.