

Hormonas e Comportamento — Aspectos Actuais da Endocrinologia Comportamental

RUI FILIPE DE OLIVEIRA (*)

1. INTRODUÇÃO

A Endocrinologia Comportamental é um dos campos de investigação, no domínio do estudo da causalidade próxima do comportamento, que mais se tem desenvolvido nas últimas décadas. A publicação ininterrupta desde 1969 de um jornal científico trimestral (*Hormones & Behavior*) inteiramente dedicado à investigação nesta área, constitui um marco do seu desenvolvimento. O estabelecimento de correlações entre hormonas e comportamentos específicos já vem de longa data. Um exemplo comum é o recurso à castração de animais domésticos como forma de manipular o seu comportamento. Para uma perspectiva histórica desta disciplina ver Beach (1981) que apresenta uma excelente resenha sobre o seu desenvolvimento.

No presente trabalho proponho-me analisar, com base na literatura existente, alguns aspectos actuais da relação existente entre as hormonas e o comportamento.

2. HORMONAS E COMPORTAMENTO

A relação entre hormonas e comportamento, não é uma relação linear do tipo uma hormona um comportamento.

Não existem, em regra, hormonas específicas para determinado comportamento. Os comportamentos expressam sim o «resultado final» de um estado fisiológico momentâneo no qual podem estar envolvidas várias hormonas.

Assim, quase se pode afirmar que todas as hormonas podem, mais ou menos directamente, ser correlacionadas com determinados parâmetros comportamentais. Isto porque: (1) Existem «feedbacks» no sistema endócrino devido aos quais as concentrações plasmáticas de determinadas hormonas são interdependentes; (2) As hormonas têm um «tempo de vida» limitado sendo transformadas em metabolitos alguns dos quais são biologicamente activos (*e.g.*, a redução da testosterona em 5-alfa-di-hidro-testosterona);

(*) Unidade de Investigação em Eco-Etologia, ISPA. Laboratório Marítimo da Guia, Faculdade de Ciências de Lisboa.

(3) Existem acções indirectas das hormonas sobre o comportamento. Spiliotis (1974), trabalhando com ciclídeos, descobriu que a tiroxina aumentava os índices de agressividade destes peixes. No entanto, como ele próprio refere, o efeito da tiroxina não se fica a dever a uma acção directa sobre os sistemas motivacionais envolvidos na agressão, mas antes a um aumento geral da actividade motora. Outro exemplo é-nos dado por Haller e Wittenberger (1988) que, num estudo sobre as influências sociais na bioenergética do peixe combatente (*Betta splendens*), demonstraram que os indivíduos dominantes (ou vencedores de confrontos agonísticos) são capazes de produzir mais energia por unidade de tempo do que os dominados (ou derrotados em confrontos agonísticos). Assim, as hormonas com acção sobre o metabolismo basal podem ter um efeito indirecto sobre o comportamento.

3. RELAÇÃO BIUNÍVOCA HORMONAS-COMPORTAMENTO

A relação entre hormonas e comportamento é uma relação biunívoca: se por um lado determinadas hormonas estão «por detrás» de determinados comportamentos, não é menos verdade que estes induzem a alteração de determinados estados endócrinos.

3.1. A Influência das Hormonas no Comportamento

De entre os múltiplos exemplos da acção das hormonas sobre o comportamento seleccionarei os seguintes que passo a apresentar.

3.1.1. Acção da prolactina sobre o comportamento parental

A prolactina está envolvida na organização dos comportamentos parentais em diferentes grupos de vertebrados.

Nos peixes a prolactina parece estar implicada no comportamento de ventilação dos ovos em espécies com cuidados parentais. Slijkhuis *et al.* (1984), verificaram que os machos parentais do esgana-gata-de-três-espinhos (*Gasterosteus aculeatus*) que apresentam o comportamento de ventilação dos ovos têm uma taxa de síntese e libertação de prolactina consideravelmente superior à dos machos sexualmente activos que não exibem este comportamento. Para testar o envolvimento da prolactina no comportamento de ventilação dos ovos, de Ruitter *et al.* (1986), implantaram um lobo hipofisário adicional de células tipo prolactina na musculatura dorsal de machos de esgana-gata com ninho mas sem ovos. Alguns dias após o implante o comportamento de ventilação exibido por estes machos aumentou significativamente.

Nas Aves, e segundo o trabalho clássico de Lehrman (1955) em rolas (*Streptopelia risoria*), a prolactina controla o comportamento de alimentação parental das crias. No entanto é de salientar que, embora seja a prolactina a responsável imediata pelo comportamento de alimentação parental das crias, ela não está implicada na incubação dos ovos a qual parece ser determinada pelos níveis circulantes de progesterona (para uma revisão do assunto ver Cheng, 1979).

3.1.2. Acção das prostaglandinas sobre o comportamento sexual feminino

As prostaglandinas têm sido implicadas no controlo do comportamento sexual das fêmeas de diferentes grupos de Vertebrados (Mamíferos: Rodriguez-Sierra & Komisaruk, 1978; Buntin & Lisk, 1979; Marrone *et al.*, 1979; Anfíbios: Diakow & Nemiroff, 1981; Teleósteos: Stacey, 1976, 1981). Quer em mamíferos quer em teleósteos as prostaglandinas parecem exercer uma acção central quase imediata induzindo alterações comportamentais no espaço de alguns minutos (Rodriguez-Sierra & Komisaruk, 1978; Stacey & Peter, 1979).

Passemos a analisar o caso dos teleósteos com mais pormenor.

Nas fêmeas dos peixes o comportamento sexual está dependente da existência de oócitos maduros nos ovários. Em fêmeas não ovadas o comportamento reprodutor pode ser induzido pela injeção de oócitos maduros de outra fêmea para o interior do lumen do ovário da fêmea receptora (Stacey & Liley, 1974). As prostaglandinas parecem mediar o efeito da presença de oócitos maduros no interior dos ovários sobre o comportamento sexual das fêmeas. Stacey (1976), trabalhando com o peixe-vermelho (*Carassius auratus*), verificou que: (1) a administração de Indometacin, que é um inibidor da síntese das prostaglandinas, bloqueava o comportamento sexual quer em fêmeas maduras quer em fêmeas não-maduras mas com oócitos maduros implantados nos ovários; (2) a administração de prostaglandinas a fêmeas não ovadas desencadeava o comportamento sexual, inclusivé com simulação de oviposição.

É curioso verificar que machos injectados com prostaglandinas apresentam o comportamento sexual feminino indistinguível do de uma fêmea (Stacey, 1981). No entanto, é de referir que o comportamento sexual masculino destes machos não foi afectado; machos tratados com prostaglandinas apresentam o comportamento sexual feminino na presença de outro macho, mas na presença de uma fêmea exibem o comportamento sexual masculino. Parece portanto que nos peixes, e ao contrário do descrito para Vertebrados superiores, não existe um dimorfismo sexual dos mecanismos centrais responsáveis pelo comportamento sexual.

3.1.3. Acção dos androgénios sobre o comportamento agonístico dos machos

Vários estudos, nos quais se recorre à castração e administração exógena de androgénios, demonstraram o envolvimento destes nos comportamentos agonísticos dos machos de diferentes espécies de vertebrados (para uma revisão da literatura ver Svare, 1983). Em geral verifica-se que em espécies nas quais os comportamentos agressivos são sexualmente dimórficos: (1) a castração reduz os níveis de agressão nos diferentes grupos; (2) a administração de testosterona aos indivíduos castrados restabelece os níveis «normais» dos comportamentos agressivos.

3.1.4. Acção conjunta dos estrogénios e da progesterona sobre o comportamento de construção do ninho em fêmeas de Aves

Um último exemplo da influência das hormonas no comportamento é-nos dado pelo trabalho de Lehrman (1958) no qual ele propõe o envolvimento dos estrogénios no comportamento de construção do ninho pelas fêmeas de rola *Streptopelia risoria*. Segundo a sua hipótese o comportamento de corte dos machos induzia um aumento da secreção de estrogénios nas fêmeas os quais por sua vez eram responsáveis pelo comportamento feminino de construção do ninho. Posteriormente, e perante os dados referentes aos níveis hormonais de estrogénios durante o ciclo sexual das fêmeas (Korenbrat *et al.*, 1974) e a experiências de ovariectomia e substituição exógena de estrogénios (Cheng, 1973; Cheng & Silver, 1975), chegou-se à conclusão de que o comportamento de construção do ninho não é controlado apenas pelos estrogénios mas sim pela acção conjunta da progesterona e dos estrogénios (Cheng, 1979).

3.2. A Influência do Comportamento Sobre as Hormonas

O conhecimento da influência que as interacções sociais têm nos níveis hormonais constitui uma das descobertas mais estimulantes nesta área.

Os encontros agonísticos têm efeitos imediatos sobre os níveis hormonais dos intervenientes. As alterações produzidas estão bem caracterizadas e têm um padrão comum

para os grupos já investigados (Mamíferos: Brain, 1977, 1978, 1979; Aves: Harding & Follett, 1979; Teleósteos: Hannes *et al.*, 1984). Existe um aumento do nível plasmático de corticóides e um decréscimo das concentrações de gonadotropinas e testosterona circulantes. Estas alterações ocorrem quer em vencedores quer em vencidos mas tendem a ter uma magnitude e uma duração maiores nos derrotados.

Também se verificam profundas variações endócrinas após a cópula. Nas aves e mamíferos já estudados, incluindo o Homem, ocorre uma subida da concentração de testosterona e LH nos machos e de prolactina nas fêmeas (Harding, 1981).

4. MECANISMOS DE ACÇÃO DAS HORMONAS SOBRE O COMPORTAMENTO

As hormonas podem actuar sobre o comportamento a dois níveis diferentes: (1) Actuando durante a ontogénese sobre a diferenciação das estruturas subjacentes ao comportamento, sejam elas estruturas sensoriais, «de decisão», motoras ou somáticas; (2) Nos indivíduos em que a diferenciação das estruturas está terminada podem também actuar em dois pontos: (a) no sistema nervoso a diferentes níveis: nos mecanismos sensoriais, alterando os processos de percepção; nos mecanismos motores/efectores, modificando a resposta aos estímulos e/ou a produção de estímulos; nos mecanismos centrais, actuando sobre os sistemas motivacionais dos adultos; (b) sobre as estruturas somáticas com significado social, alterando os estímulos que o indivíduo envia aos seus conspécíficos.

4.1. *Mecanismos de acção hormonal sobre o comportamento dos adultos*

4.1.1. Acção das hormonas sobre os mecanismos Sensoriais

Segundo Beach e Levinson (1950) a estimulação do comportamento sexual de roedores pelos androgénios fica-se a dever em parte a uma acção central sobre o cérebro, mas também a uma facilitação da estimulação táctil do pénis durante a cópula.

As rolas alimentam as crias com um líquido leitoso produzido pela descamação das células da parede interna do papo. O desenvolvimento do papo durante a época de reprodução é induzido pela prolactina. Lehrman (1955) verificou que a alimentação parental das crias podia ser induzida pela administração de prolactina. No entanto, se se anestizar localmente o papo a resposta à prolactina é inefectiva. Logo, a acção da prolactina na alimentação parental das crias não é uma acção central; é mediada por um estímulo enviado pelo papo aos mecanismos centrais.

Outros exemplos da acção das hormonas sobre os mecanismos sensoriais podem ser encontrados em Beach (1974).

4.1.2. Acção das hormonas sobre os mecanismos efectores

As hormonas podem actuar ao nível dos sistemas efectores modulando a sua actividade, na exibição de posturas («displays»), na produção de vocalizações ou na emissão de marcas odoríferas ou feromonas.

Luine *et al.*, (1980) demonstraram que os androgénios podem modular o canto dos machos de diamante-mandarim (*Poephila guttata*) através de uma acção directa sobre as colinesterases dos neurónios motores que controlam os músculos da siringe.

Também no charroco americano *Porichthys notatus* Brantley *et al.* (1993), demonstraram que a administração crónica de androgénios provoca um desenvolvimento da musculatura sónica adjacente à bexiga gasosa, que está envolvida na produção de sons envolvidos na atracção de fêmeas para o ninho.

4.1.3. Acção das hormonas sobre os mecanismos centrais

A acção das hormonas sobre o comportamento pode-se efectuar através de uma acção directa em regiões específicas do cérebro, que podem por sua vez regular determinados comportamentos. Existem diferentes tipos de evidências que suportam esta hipótese: (1) O desenvolvimento das técnicas de autoradiografia e o aumento do número de hormonas tritiadas disponíveis permitiu o estudo da distribuição neuroanatômica das células com receptores para hormonas específicas. Assim, actualmente conhecem-se as distribuições cerebrais dos receptores hormonais de várias hormonas, em diferentes grupos de vertebrados. Por exemplo, sabe-se que os receptores de esteróides sexuais (*i.e.*, estradiol, testosterona e di-hidro-testosterona) se localizam em núcleos do hipotálamo e da área preóptica e ainda na amígdala, enquanto, por exemplo, os receptores de glucocorticóides se localizam no hipocampo em especial nas células piramidais (Luttge, 1983); (2) A implantação intracerebral de hormonas em zonas específicas, conjugada com a técnica de autoradiografia referida no ponto anterior, permitiu indentificar áreas-alvo no cérebro para determinadas hormonas associadas a determinados comportamentos (Mamíferos: Johnston & Davidson, 1972; Aves: Hutchison, 1971; Répteis: Crews & Morgentaler, 1979); (3) Outra fonte de dados sobre os circuitos cerebrais de determinados comportamentos são os estudos que recorrem a lesões cerebrais experimentais e a técnicas de estimulação eléctrica de determinadas áreas do cérebro. Resultados deste tipo de experiências permitiram, por exemplo, correlacionar a amígdala e o septo com alguns comportamentos agonísticos em roedores. Excelentes revisões desta área podem ser encontradas em Brain (1981) e Huntingford e Turner (1987).

4.1.4. Acção das hormonas sobre estruturas somáticas envolvidas no comportamento

Existem uma série de estruturas somáticas que por terem significado social podem influenciar o comportamento dos conspecíficos. Entre elas podem-se referir os padrões de coloração, os apêndices, como por exemplo as cristas dos Galliformes ou as armações dos veados, e a secreção de feromonas.

Aparentemente existe um controlo hormonal dos padrões de coloração nos vertebrados. Fernald (1976) refere que no ciclídeo *Haplochromis burtoni* a administração de propionato de testosterona induz o padrão de coloração típico do macho. Nas aves existem várias referências a este fenómeno (ver Harding, 1983). Por exemplo, sabe-se que as mudanças de cor do bico na época de reprodução estão relacionadas com o aumento do nível de androgénios circulantes; sabe-se também que a cor das penas está sob controlo hormonal, embora neste ponto haja alguma discussão sobre os papéis relativos dos androgénios e da LH (Harding, 1983). Também nos répteis há evidências do controlo hormonal da coloração; as fêmeas de iguanídeos do género *Crotaphytus* na altura da reprodução adquirem uma coloração própria, que consta de marcas cor-de-laranja nos flancos e no dorso, e tornam-se agressivas para com os outros indivíduos. Cooper e Ferguson (1972) colocaram em evidência os papéis relativos da progesterona e da testosterona no controlo destas marcas, mostrando que ambas as hormonas são efectivas sendo a progesterona mais potente.

O desenvolvimento da crista dos galos e dos faisões, bem como dos esporões dos galos está também dependente dos níveis séricos de androgénios (Watson & Parr, 1981; Harding, 1983).

4.2. Mecanismos de acção hormonal sobre o comportamento durante a ontogénese

Durante o desenvolvimento os níveis a que actuam as hormonas sobre o comportamento são essencialmente os mesmos que no animal adulto, isto é: mecanismos sensoriais, efectores e centrais do sistema nervoso e estruturas somáticas envolvidas no comportamento. A grande

diferença usualmente apontada é de que durante a ontogenia as hormonas têm um papel organizacional enquanto que no animal adulto têm um papel activacional. Ou seja, os efeitos das hormonas durante o desenvolvimento são efeitos permanentes enquanto que os efeitos pós-ontogenia são temporários. Uma das implicações desta hipótese é a existência de limites temporais durante os quais os organismos são sensíveis à acção de hormonas específicas — «períodos críticos». A existência destes períodos está relacionada com as fases do desenvolvimento durante as quais se dá a diferenciação de estruturas envolvidas no comportamento em causa.

Um exemplo clássico da acção organizacional das hormonas durante um período crítico da ontogenia é a diferenciação perinatal do comportamento sexual nos ratos. Nestes animais existe um dimorfismo do sistema nervoso central que se reflecte por um lado em padrões diferentes de neurosecreção e por outro pela expressão de comportamentos sexualmente dimórficos. Nesta espécie o cérebro do feto tem as características do cérebro feminino. Para se dar a masculinização do encéfalo é necessário que este seja exposto a um aumento súbito dos níveis de testosterona proveniente dos testículos, o que ocorre logo nos primeiros dias de vida. Se um macho for castrado logo após o nascimento o seu comportamento quando adulto vai ser tipicamente feminino. Não será agressivo para com os outros machos e se tratado com estradiol assume a postura de lordose característica das fêmeas. No entanto se após a castração lhe for administrada testosterona durante os primeiros 3 a 5 dias de idade apresentará quando adulto os comportamentos típicos do macho, se for estimulado com tratamentos hormonais específicos. As fêmeas se forem tratadas durante o período crítico com testosterona apresentaram quando adultas o comportamento masculino (Gryer & Burk, 1992).

5. PRINCIPAIS TIPOS DE ERROS EM ENDOCRINOLOGIA COMPORTAMENTAL

Os estudos de endocrinologia comportamental cometem frequentemente dois tipos de erro.

5.1. Utilizam unidades comportamentais grosseiras que não têm por base os comportamentos naturais da espécie. Grande parte destes estudos são ainda realizados em cativeiro, muitas vezes em condições artificiais, muito afastadas da realidade biológica da espécie em estudo. Em relação a esta crítica gostaria de salientar dois pontos: (1) desde o início dos anos 80 que se tem verificado uma crescente adesão a uma abordagem etológica dos estudos de endocrinologia comportamental, bem como de psicofarmacologia, a qual tem por objectivo a utilização dos métodos e dos conceitos da etologia nestas áreas (Olivier & van Dalen, 1982; Brain, 1989; Dixon & Fisch, 1989; Dixon *et al.*, 1990); (2) por outro lado, tem-se feito um esforço considerável para levar os trabalhos nesta área para fora dos laboratórios estudando-se os animais no seu próprio meio. Exemplos desta nova atitude são os trabalhos de Pankhurst (1990) que estudou *in situ* a relação entre os comportamentos sexuais e os níveis séricos de esteróides sexuais de um pomacentrídeo endémico da Nova Zelândia, *Chromis dispilus*, de Cardwell e Liley (1990) que demonstraram o envolvimento dos androgénios no comportamento territorial do scarídeo protogínico *Sparisoma viride* dos recifes de coral do Belize, e de Wingfield (1984, 1985) que estudou a relação entre a testosterona e os comportamentos agonísticos no pardal *Melospiza melodia*.

5.2. A maior parte dos estudos baseia-se na observação dos efeitos da administração de determinada quantidade de uma hormona, quantidade essa que não tem em conta os valores fisiológicos normais dessa hormona para a espécie em estudo. Testam-se assim efeitos «anormais» (por excesso ou por defeito) de determinada hormona e não os efeitos dessa hormona dentro dos padrões normais para a espécie em estudo.

A solução para este problema consistiria em, para a espécie em estudo, conhecer: (1) os níveis hormonais a as suas flutuações diárias, sazonais ou contextuais. Por exemplo Hannes e Franck (1983) referem, para duas espécies diferentes de teleósteos, que os níveis séricos de androgénios e de corticosteróides sofrem um decréscimo em indivíduos mantidos em isolamento social. Actualmente com o desenvolvimento das técnicas de «radio-immuno-assay» (RIA) é possível dosear grande parte das hormonas a partir de amostras de plasma ou de urina, embora ainda exista alguma dificuldade na obtenção de anticorpos específicos para vertebrados inferiores; (2) a taxa de absorção para a via de administração que se pretende utilizar. Hoje em dia este tipo de estudos pode ser realizado recorrendo à utilização de isótopos radioactivos.

6. CONVERSÕES METABÓLICAS DAS HORMONAS

Os resultados positivos obtidos em estudos que recorrem à administração de hormonas devem ser encarados cuidadosamente. Muitas vezes não é a substância utilizada mas um seu metabolito que é responsável pelos resultados obtidos.

Um caso bastante estudado é o do metabolismo dos esteróides sexuais. A testosterona pode ser metabolizada a nível cerebral, em dois outros esteróides biologicamente activos: estradiol, através de uma aromatização ou em di-hidro-testosterona (DHT), através de uma redução. Estas duas vias ocorrem quer em aves quer em mamíferos embora com algumas diferenças (Balthazart & Schumacher, 1983; Massa *et al.*, 1983).

Com base neste facto surgiu a hipótese da aromatização neural dos androgénios em estrogénios, segundo a qual os resultados que implicavam a acção da testosterona nos sistemas motivacionais da agressão se ficavam a dever a uma bioconversão desta em estradiol o qual por sua vez actuava sobre os mecanismos motivacionais (Brain, 1981).

Para testar esta hipótese têm-se realizado estudos sobre os efeitos da administração de anti-estrogénios nos comportamentos accionados pela administração de androgénios. Verifica-se que a administração de anti-estrogénios (*i.e.*, Tamoxifen, MER-25, CI-628, CI-680), ou destes conjuntamente com testosterona, provoca um decréscimo dos comportamentos agonísticos desencadeados pela administração de testosterona (Brain *et al.*, 1988; Hasan *et al.*, 1988). Parece portanto viável a hipótese exposta acima.

AGRADECIMENTOS

Gostava de agradecer ao Prof. Vitor Almada as sugestões e críticas que fez ao manuscrito do presente texto. Durante a elaboração deste trabalho o autor era bolseiro de doutoramento do Programa Ciência da JNICT (BD/1032/90-IG).

BIBLIOGRAFIA

- Balthazart, J. & Schumacher, M. (1983). Testosterone metabolism and sexual differentiation in quail. In *Hormones and Behaviour in Higher Vertebrates* (J. Balthazart, E. Prove & R. Gilles, Eds.), pp. 237-260, Berlin: Springer-Verlag.
- Beach, F.A. (1974). Behavioral endocrinology and the study of reproduction. *Biol. Reprod.*, 10: 2-18.
- Beach, F.A. (1981). Historical origins of modern research on hormones and behavior. *Hormones and Behavior*, 15: 325-376.
- Beach, F.A. & Levinson, G. (1950). Effects of androgen on the glans penis and mating behavior of castrated male rats. *Journal of Experimental Zoology*, 114: 159-168.

- Brantley, R.K., Marchaterre, M.A. & Bass, A.H. (1993). Androgen effects on vocal muscle structure in a teleost fish with inter- and intra-sexual dimorphism. *Journal of Morphology*, 216: 305-318.
- Brain, P.F. (1977). *Hormones and Aggression — Annual Research Reviews*, vol.1. Montreal: Eden Press.
- Brain, P.F. (1978). *Hormones and Aggression — Annual Research Reviews*, vol.2. Montreal: Eden Press.
- Brain, P.F. (1979). *Hormones, Drugs and Aggression — Annual Research Reviews*, vol.3. Montreal: Eden Press.
- Brain, P.F. (1981). Hormones and aggression in infra-human vertebrates. In *The Biology of Aggression* (P.F. Brain & D. Benton, Eds.), pp.181-213, Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Nordhoff.
- Brain, P.F. (1989). An Ethoexperimental approach to Behavioral Endocrinology. In *Ethoexperimental Approaches to the Study of Behavior* (R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C. Blanchard & S. Parmigiani, Eds.), pp. 539-557. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Brain, P.F. & Benton, D. (Eds.) (1981). *The Biology of Aggression*. Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Nordhoff.
- Brain, P.F., Simon, V., Hasan, S., Martinez, M. & Castano, D. (1988). The potential of antiestrogens as centrally-acting antihostility agents: recent animal data. *International Journal of Neuroscience*, 41: 169-177.
- Buntin, J.D. & Lisk, R.D. (1979). Prostaglandin E2-induced lordosis in estrogen-primed female hamsters: relationship to progesterone action. *Physiology & Behavior*, 23: 569-575.
- Cardwell, J.R. & Liley, N.R. (1990). Current status of behavioural endocrinology in tropical marine teleosts. In *Progress in Comparative Endocrinology*, (A. Eppele, C.G. Scares & M.H. Sletsen, Eds.), pp. 673-677, New York: Wiley-Liss.
- Cheng, M.-F. (1973). Effect of estrogen on behavior of ovariectomized ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 83: 234-239.
- Cheng, M.-F. (1979). Progress and prospects in Ring Dove research: a personal view. In *Advances in the Study of Behavior*, vol. 9 (J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, C. Beer & M.-C. Busnel, Eds.), pp.97-129, New York: Academic Press.
- Cheng, M.-F. & Silver, R. (1975). Estrogen-progesterone regulation of nest-building and incubation behavior in ovariectomized ring doves. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88: 256-263.
- Cooper, W.E. Jr. & Ferguson, G.W. (1972). Relative effectiveness of progesterone and testosterone as inductors of orange spotting in female collared lizards. *Herpetologica*, 28: 64-65.
- Crews, D. & Morgentaler, A. (1979). Effects of intracranial implantation of oestradiol and dihydrotestosterone on the sexual behaviour of the lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Endocrinology*, 82: 373-381.
- De Ruiter, A.J.H., Wendelaar Bonga, S.E., Slijkhuis, H. & Baggerman, B. (1986). The effect of prolactin on fanning behavior in the male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *General and Comparative Endocrinology*, 64: 273-283.
- Diakow, C. & Nemiroff, A. (1981). Vasotocin, prostaglandin and female reproductive behavior in the frog, *Rana pipiens*. *Hormones and Behavior*, 15: 86-93.
- Dixon, A.K. & Fisch, H.U. (1989). The Ethopharmacological study of drug induced changes in behaviour. In *Ethoexperimental Approaches to the Study of Behavior* (R.J. Blanchard, P.F. Brain, D.C. Blanchard & S. Parmigiani, Eds.), pp. 451-473, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Dixon, A.K., Fisch, H.U. & McAllister, K.H. (1990). Ethopharmacology: a biological approach to the study of drug-induced changes in behavior. In *Advances in the Study of Behavior*, vol.19 (P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt & C. Beer, Eds.), pp.171-204, New York: Academic Press.
- Fernald, R.D. (1976). The effect of testosterone on the behaviour and colouration of adult male cichlid fish (*Haplochromis burtoni*). *Hormones and Research*, 7: 172-178.
- Grier, J.W. & Burk, T. (1992). *Biology of Animal Behavior*. Mosby-Year Book Inc.: St. Louis.
- Haller, J. & Wittenberger C. (1988). Biochemical energetics of hierarchy formation in *Betta splendens*. *Physiology & Behavior*, 43: 447-450.
- Hannes, R.-P. & Franck, D. (1983). The effect of social isolation on androgen and corticosteroid levels in a cichlid fish (*Haplochromis burtoni*) and in swordtails (*Xiphophorus helleri*). *Hormones and Behavior*, 17: 292-301.

- Hannes, R.-P., Franck, D. & Liemann, F. (1984). Effects of rank-order fights on whole-body and blood concentrations of androgens and corticosteroids in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65: 53-65.
- Harding, C.F. (1981). Social modulation of circulating hormone levels in the male. *American Zoologist*, 21: 223-231.
- Harding, C.F. (1983). Hormonal influences on avian aggressive behavior. In *Hormones and Aggressive Behavior* (B.B. Svare, Ed.), pp.435- 467, New York: Plenum Press.
- Harding, C.F. & Follett, B.K. (1979). Hormone changes triggered by aggression in a natural population of blackbirds. *Science*, 203: 918-920.
- Hassan, S.A., Brain, P.F. & Castano, D. (1988). Studies on effects of tamoxifen (ICI 46474) on agonistic encounters between pairs of intact mice. *Hormones and Behavior*, 22: 178-185.
- Huntingford, F. & Turner, A. (1987). *Animal Conflict*. London: Chapman & Hall.
- Hutchison, J.B. (1971). Effects of hypothalamic implants of gonadal steroids on courtship behavior in barbary doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Endocrinology*, 50: 97-113.
- Johnston, P. & Davidson, J.M. (1972). Intracerebral androgens and sexual behavior in the male rat. *Hormones and Behavior*, 3: 345-357.
- Korenbrat, C.C., Schomberg, D.W. & Erickson, C.J. (1974). Radioimmunoassay of plasma estradiol during the breeding cycle of ring doves. *Endocrinology*, 94: 1126-1132.
- Lehrman, D.S. (1955). The physiological basis of parental feeding behaviour in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *Behaviour*, 7: 241-286.
- Lehrman, D.S. (1958). Effect of female sex hormones on incubation behavior in the ring dove. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51: 142-145.
- Luine, V., Nottebohm, F., Harding, C. & McEwen, B.S. (1980). Androgen affects cholinergic enzymes in syringeal motor neurons and muscle. *Brain Research*, 192: 89-107.
- Luttge, W.G. (1983). Molecular mechanisms of steroid hormone actions in the brain. In *Hormones and Aggressive Behavior* (B.B. Svare, Ed.), pp. 247-311, New York: Plenum Press.
- Marrone, B.L., Rodriguez-Sierra, J.F. & Feder, H.H. (1979). Differential effects of prostaglandins on lordosis behaviour in female guinea pigs and rats. *Biol. Reprod.*, 20: 853-861.
- Massa, R., Bottoni, L. & Lucini, V. (1983). Brain testosterone metabolism and sexual behaviour in birds. In *Hormones and Behaviour in Higher Vertebrates* (J. Balthazart, E. Prove & R. Gilles, Eds.), pp. 230-235, Berlin: Springer-Verlag.
- Olivier, B. & van Dalen, D. (1982). Social behaviour in rats and mice: an ethologically based model for differentiating psychoactive drugs. *Aggressive Behavior*, 8: 163-168.
- Pankhurst, N.W. (1990). Changes in plasma levels of gonadal steroids during spawning behaviour in territorial male demoiselles *Chromis dispilus* (Pisces: Pomacentridae) sampled underwater. *General and Comparative Endocrinology*, 79: 215-225.
- Rodriguez-Sierra, J.F. & Komisaruk, B.R. (1978). Lordosis induction in the rat by prostaglandin E2 systematically or intracranially in the absence of ovarian hormones. *Prostaglandins*, 15: 513-524.
- Slijkhuis, H., de Ruiter, A.J.H., Baggerman, B. & Wendelaar Bonga, S.E. (1984). Parental fanning behavior and prolactin cell activity in the male three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *General and Comparative Endocrinology*, 54: 297-307.
- Spiliotis, P.H. (1974). The effect of thyroxine and thiourea on territorial behaviour in cichlid fish. *Dissertation Abstracts International*, 35B: 1030-1031.
- Stacey, N.E. (1976). Effects of indomethacin and prostaglandins on spawning behaviour of female goldfish. *Prostaglandins*, 12: 113-126.
- Stacey, N.E. (1981). Hormonal regulation of female sexual behaviour in teleosts. *American Zoologist*, 21: 305-316.
- Stacey, N.E. & Liley, N.R. (1974). Regulation of spawning behaviour of female goldfish. *Nature*, 247: 71-72.
- Stacey, N.E. & Peter, R.E. (1979). Central action of prostaglandins in spawning behaviour of female goldfish. *Physiology & Behavior*, 22: 1191-1196.
- Svare, B.B. (Ed.) (1983). *Hormones and aggressive behavior*. New York: Plenum Press.
- Watson, A. & Parr, R. (1981). Hormone implants affecting territory size and aggressive and sexual behaviour in red grouse. *Ornis Scand.*, 12: 55-61.
- Wingfield, J.C. (1984). Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow, *Melospiza melodia*. II. Agonistic interactions as environmental information stimulating secretion

of testosterone. *General and Comparative Endocrinology*, 56: 417-424.
Wingfield, J.C. (1985). Short-term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Hormones and Behavior*, 19: 174-187.

RESUMO

No presente trabalho o autor propõe-se analisar, com base na literatura existente, a relação existente entre hormonas e comportamento. São de salientar os seguintes pontos: (1) Não existe uma hormona específica para determinado comportamento; os comportamentos expressam sim o «resultado final» de um estado fisiológico momentâneo no qual podem estar envolvidas várias hormonas; (2) A relação entre hormonas e comportamento é biunívoca. Não só as hormonas influenciam o comportamento como também estes modulam determinados estados hormonais; (3) As hormonas podem estar envolvidas no comportamento a dois níveis diferentes: durante a ontogenia com um papel organizacional e no animal adulto com um papel activacional. Em ambos os níveis as hormonas podem actuar sobre quatro sistemas diferentes: mecanismos sensoriais, mecanismos motivacionais, mecanismos motores e sobre características somáticas com valor social (e.g., caracteres sexuais secundários); (4) Os estudos de endocrinologia comportamental cometem frequentemente dois tipos de erros: a) Utilizam unidades comportamentais grosseiras, muitas vezes afastadas da realidade biológica da espécie em estudo; b) Na maior parte dos trabalhos em que se recorre à administração de hormonas utilizam-se dosagens farmacológicas e não fisiológicas; (5) Os resultados positivos obtidos com administração de hormonas devem ser encarados cuidadosamente uma vez que a maior parte das hormonas tem um tempo de vida muito curto e os seus metabolitos podem ser biologicamente activos.

Palavras-chave: Hormonas, Comportamento, Endocrinologia, Etologia, Vertebrados.

ABSTRACT

In the present paper the author analysis, based on the existing literature, the relationship between Hormones and Behaviour. The main conclusions are as follows: (1) There are no specific hormones for specific behaviors. Behavior is the final expression of a physiological state that evolves in time. So we can say that almost every hormone can more or less directly influence behavior; (2) The relationship between hormones and behaviour is reciprocal. Hormones may influence behaviour and behaviour may influence the endocrine parameters; (3) Hormones can modulate behaviour at two different levels: at an organizational level during the ontogeny or at an activational level during adulthood. At both levels hormones may act upon any of four different systems: sensorial mechanisms; motivational mechanisms; motor systems; somatic organs with social value (e.g., sexual secondary characters); (4) There are two main types of error in behavioural endocrinology studies: the use of coarse behavioural units that are not good indicators of the biological reality of the species that is being studied; the use of pharmacological instead of physiological dosages in hormone administration experiments; (5) The positive results obtained in hormone administration studies should be taken with caution. Most of the hormones have a short life span and their metabolites can be biologically active.

Key words: Hormones, Behaviour, Endocrinology, Ethology, Vertebrates.